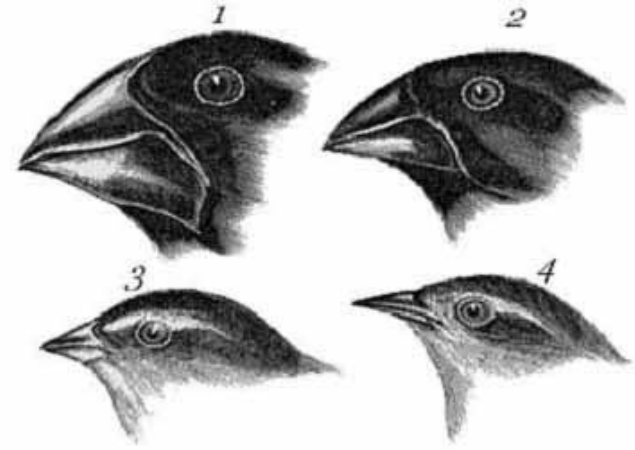


Curso de Evolución 2024
Facultad de Ciencias
Montevideo, Uruguay

<http://eva.fcien.universidad.edu.uy/>

<https://www.youtube.com/@CursoEvolucion/videos>



5. Selección natural. Principales tipos de selección sobre caracteres mendelianos sencillos y sobre caracteres continuos. Interacciones entre deriva y selección.

Biston betularia
(polilla moteada)

¿Cuántas ves?







Mecanismo propuesto por Darwin en *El Origen de las Especies* (1859), para explicar la evolución de todas las formas de vida en la tierra:

“Como nacen muchos más individuos de una especie que los que posiblemente pueden sobrevivir, habrá entre ellos una recurrencia frecuente a la lucha por la existencia, que permite que cualquier ser, aunque varíe poco en cualquier manera que le sea beneficioso, bajo condiciones de vida complejas y a veces cambiantes, tendrá una mejor chance de sobrevivencia, y por lo tanto, será naturalmente seleccionado. Dado el fuerte principio de la herencia, cualquier variedad seleccionada tenderá a propagarse en su forma nueva y modificada”

Es decir,

- En todas las especies, **se produce más descendencia de la que puede sobrevivir y reproducirse**
- Los organismos **difieren en su habilidad de sobrevivir y reproducirse, en parte debido a diferencias en sus genotipos**
- En cada generación, los genotipos que promueven la supervivencia y reproducción están presentes en exceso en la etapa reproductiva, y **contribuyen desproporcionadamente a la descendencia de la siguiente generación**
- Los alelos (o combinaciones alélicas) que potencian la supervivencia y reproducción **incrementan gradualmente su frecuencia** de generación a generación, y la población se vuelve progresivamente más capaz de sobrevivir y reproducirse en dicho ambiente... o estamos en una fase de equilibrio.

Condiciones para que opere la selección natural

Debe haber variación heredable que influya en la probabilidad de dejar más descendencia

Variación fenotípica entre los individuos de una población

Dicha variación **heredable**, al menos parcialmente, independiente del ambiente

Relación entre la variación y la **probabilidad de sobrevivir y/o reproducirse**

SELECCIÓN NATURAL (Vrba 1984)

La selección es la **interacción** entre la variación **heredable** de caracteres **emergentes** y el **ambiente**, que causa diferencias en las tasas de nacimiento y/o muerte entre individuos* a un nivel dado.

individuos biológicos: incluyen, pero no se limitan a los organismos;

ciclo vital: nacimiento (por reproducción biológica), reproducción (no siempre), y muerte;

caracteres emergentes vs. agregados

VARIACIÓN GENÉTICA

- 1) surge por **mutación** y **recombinación**
- 2) es al azar **con respecto a** la dirección de la **adaptación**

La eficacia darwiniana (fitness) es una medida del éxito reproductivo

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** (viabilidad)
- b) **fertilidad / fecundidad diferencial** (fertilidad)
- c) **apareamiento, cópula, cuidado parental** (reproducción)

Selección natural, evolución y adaptación

La selección natural resulta
en la **ADAPTACIÓN**

PERO...

La selección natural puede resultar tanto en
el **CAMBIO** como en su **AUSENCIA**.

Y ADEMAS...

Evolución sin selección:

Los cambios en la composición de las poblaciones pueden darse por otros procesos, como la deriva genética y el flujo génico

Selección sin evolución:

La selección mantiene un equilibrio en la población

Tipos de selección

a) Criterio 1

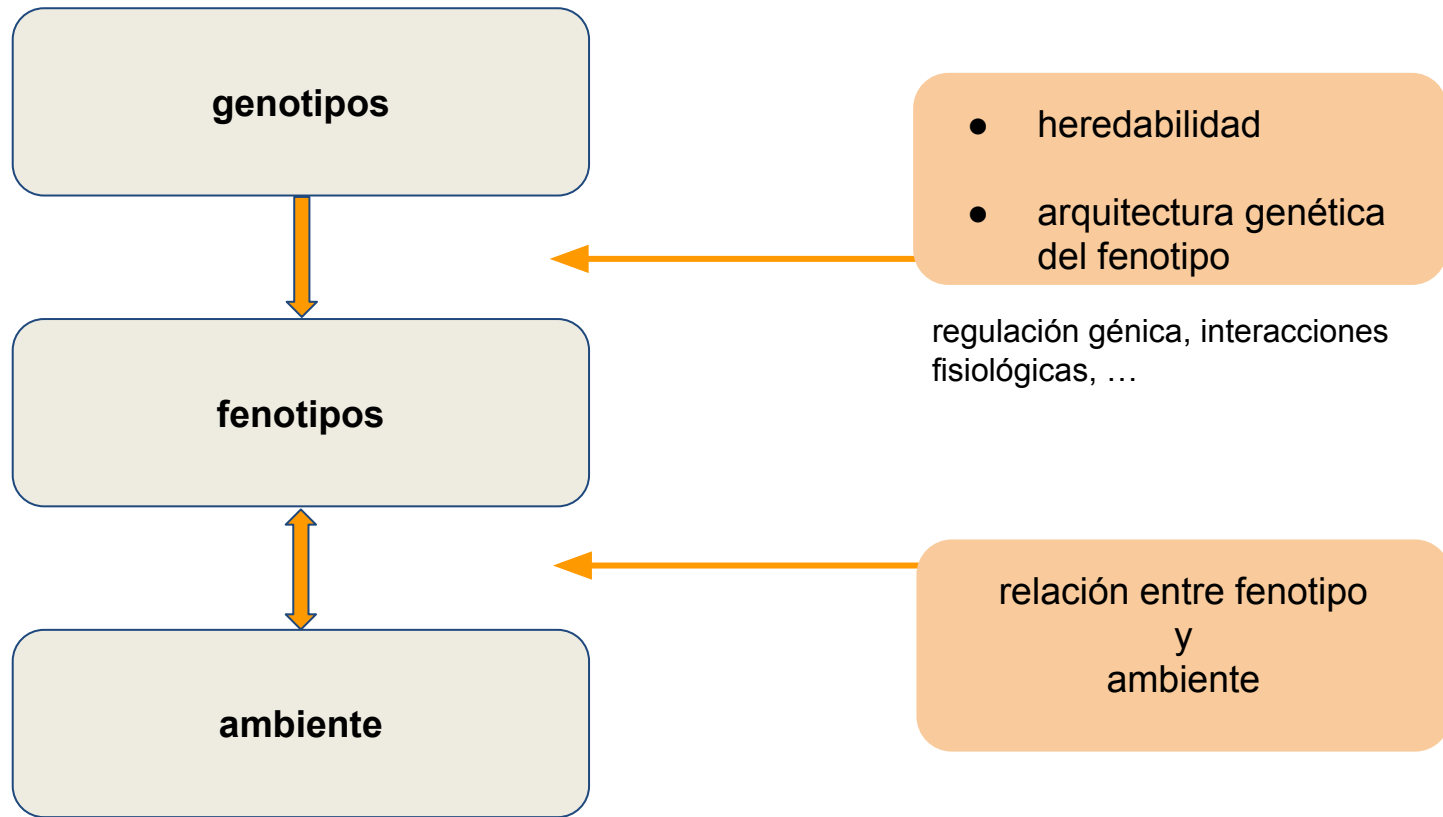
- sexual / no sexual

b) Criterio 2

- positiva / negativa

c) Criterio 3

- direccional
- estabilizadora
- disruptiva
- dependiente de la frecuencia
- dependiente de la densidad, etc.



Selección natural: un proceso general, pero toma distintas formas según las relaciones entre genotipos, fenotipos y ambiente.

Fenotipo: se desarrolla y mantiene en conexión tanto con el genotipo como con el ambiente.

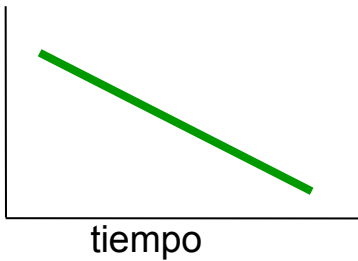
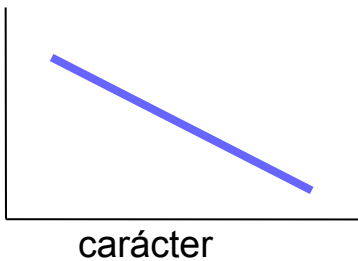
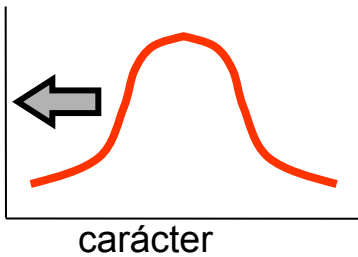
Ambiente: no se restringe a factores abióticos, ni tampoco a organismos de otras especies.

frecuencia

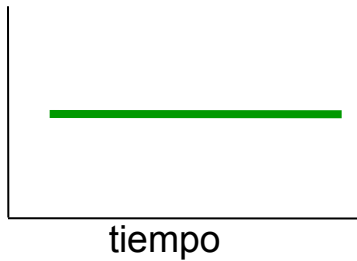
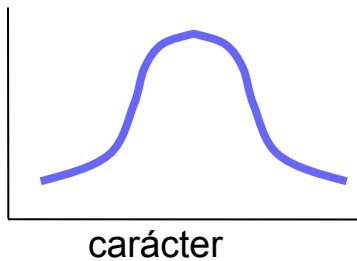
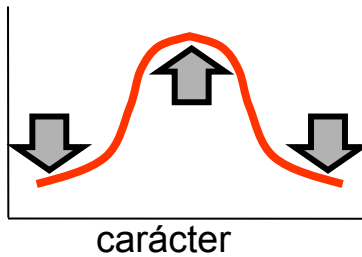
eficacia

Carácter promedio en la población

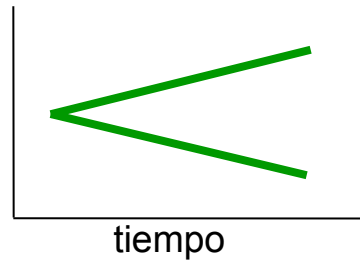
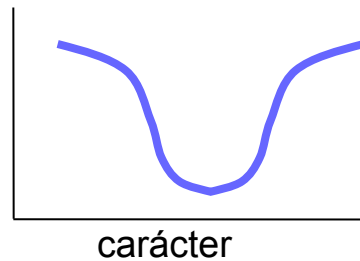
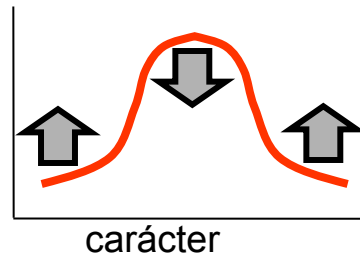
DIRECCIONAL



ESTABILIZADORA



DISRUPTIVA



Ejemplo de selección dependiente de la frecuencia

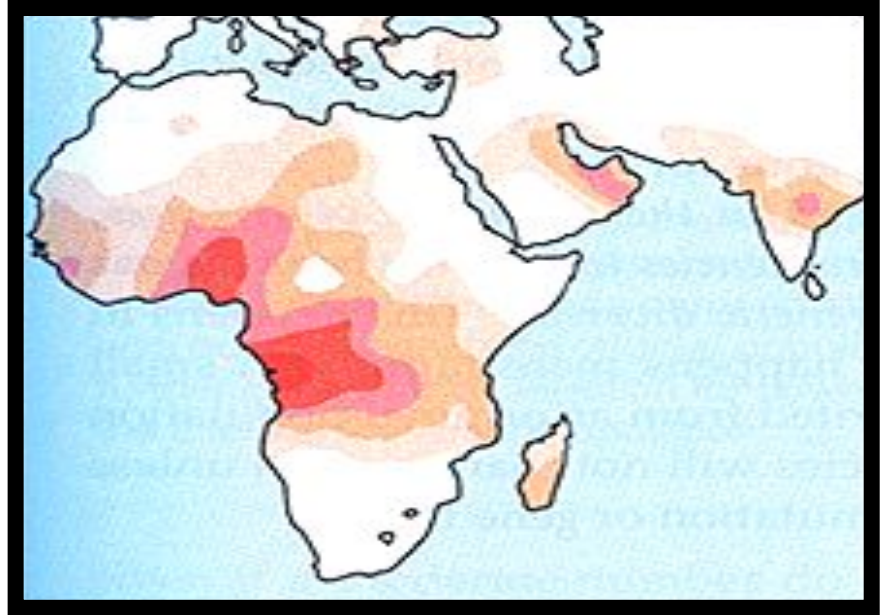
- Cíclido que se alimenta de escamas
- Morfología asimétrica con bases genéticas simples



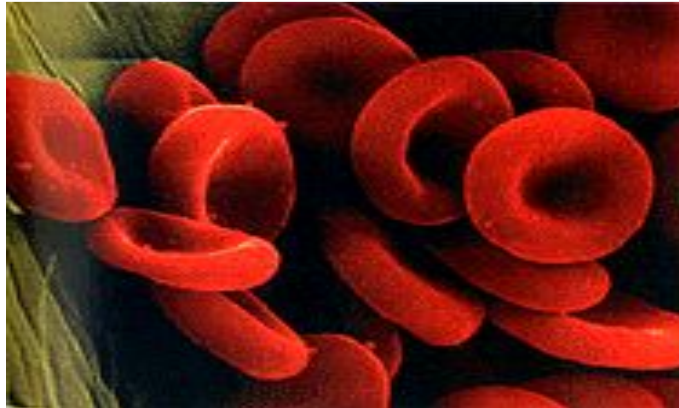
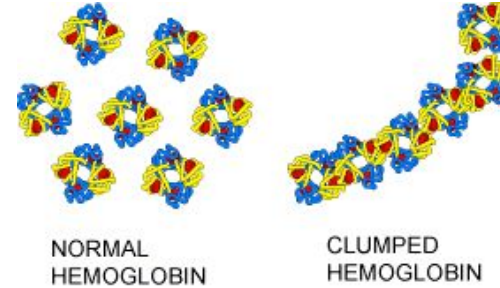
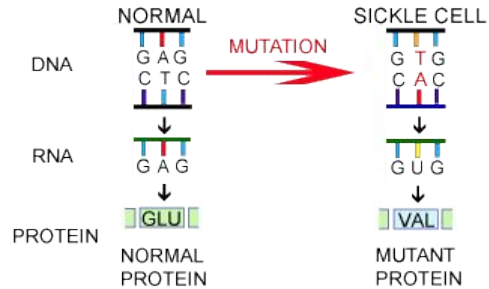
Algunos métodos para estudiar la selección natural

- **Demografía:** estudiar la supervivencia y reproducción de las variantes de interés (en la naturaleza, o en ambientes controlados).
- **Líneas divergentes:** experimentos de selección artificial.
- **Modelos y señales:** estudiar las respuestas a modelos que capturan aspectos relevantes de la variación (por ej: ratones de plástico pintados ante depredadores) o señales (por ej., acústicas de machos presentadas a hembras).
- **Asociación genotipo-fenotipo**, y variación genética: estudiar genes o regiones de efectos fenotípicos principales, y examinar en ellas las consecuencias de la selección.
- **Apartamientos de lo esperado bajo modelos** nulos estrictos o sus variantes:
 - Hardy-Weinberg
 - Wright-Fisher

Distribución de la incidencia de **malaria** y **anemia falciforme**



Anemia falciforme: causada por un único cambio aminoacídico en la posición 6 de la betaglobina (en homocigosis)



Eficacia darwiniana y Coeficiente de Selección

Eficacia absoluta = porcentaje o proporción de individuos de cada clase (fenotipo o genotipo) que sobreviven, u otra medida absoluta de éxito

Eficacia relativa w = las eficacias de cada clase, con respecto al de mayor eficacia absoluta

Coeficiente de selección = s

$$w = 1 - s$$

La selección natural puede causar desviaciones del equilibrio Hardy- Weinberg

Genotipo adultos	Frec. obs	Frec. esp	O / E (H-W)	Eficacia relativa
SS	29	187,4	0,155	0,14
SA	2993	2672,4	1,120	1,00
AA	9365	9527,2	0,983	0,88
Total	12387	12387		

[se infiere que $p = 0,877$, $q = 1-p = 0,123$]

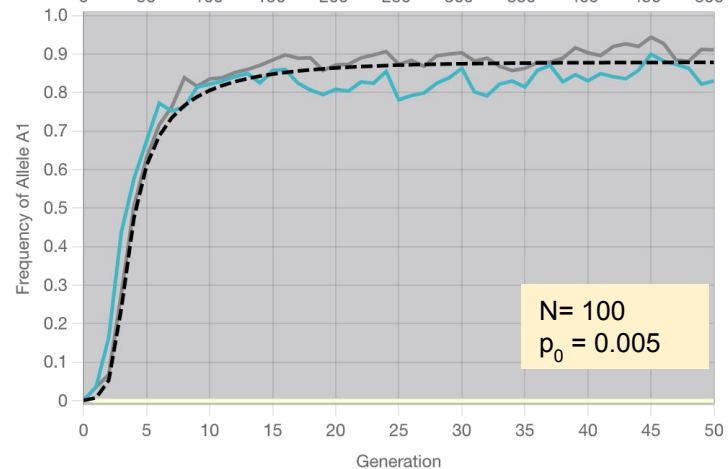
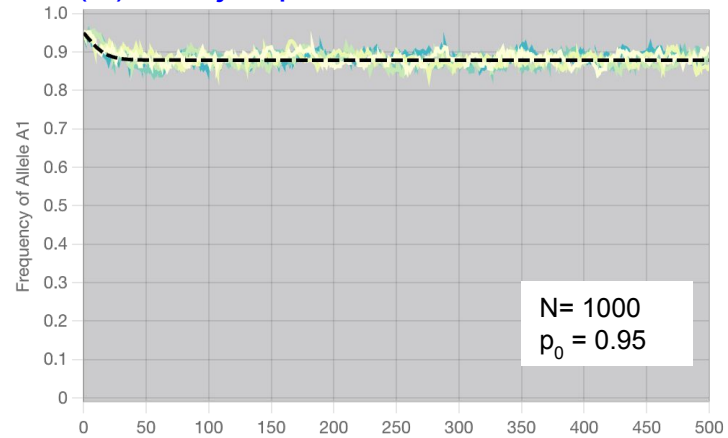
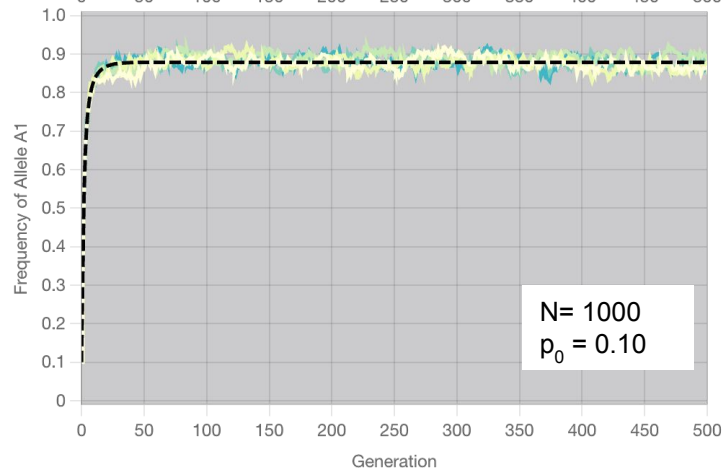
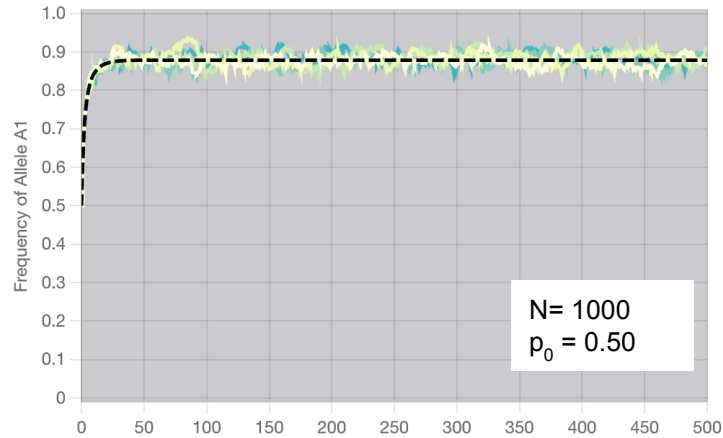
<u>Eficacia</u>	SS	$0,155 / 1,12 = \mathbf{0,14}$
	SA	$1,12 / 1,12 = \mathbf{1,00}$
	AA	$0,983 / 1,12 = \mathbf{0,88}$

- El heterocigota tiene mayor eficacia que los homocigotas
- Es un polimorfismo balanceado (selección equilibradora /estabilizadora)
- A pesar de que la selección actúa en contra suyo, los homocigotas no desaparecen, ya que los heterocigotas los siguen produciendo como resultado de su reproducción
- Un polimorfismo de este tipo será estable, a diferencia de un polimorfismo neutral
- Si el régimen selectivo que lo mantiene persiste, puede durar mucho más de lo esperado para un polimorfismo neutro.

Genotipo	Eficacia relativa	Fenotipo
AA	0.88	susceptible
AS	1.00	resistente
SS	0.14	anémico
AC	0.9	susceptible
SC	0.7	anémico
CC	1.3	resistente

CC: Pese a ser óptimo, se mantiene a muy baja frecuencia (simulaciones en <https://phytools.shinyapps.io/drift-selection/>, o <https://faculty.washington.edu/herronjc/a1/>)

Destino de un alelo favorable: anemia falciforme (A,S),
con los valores de eficacia darwiniana (w) del ejemplo



2/10

1 nuevo
mutante S
en 200
alelos

8/10

Destino de un alelo favorable

- frecuencia inicial: $1/2N$ (mutación nueva)
- selección “pura” (N infinito!): proceso determinista, sin deriva
- selección fuerte ($s \gg 1/2N$): la selección domina el proceso si el alelo no se extingue rápidamente
- selección débil ($|s| < 1/2N$): dependiendo de w , varía la frecuencia de casos de aumento o pérdida del alelo
- neutralidad ($s = 0$): opera solamente la deriva genética.

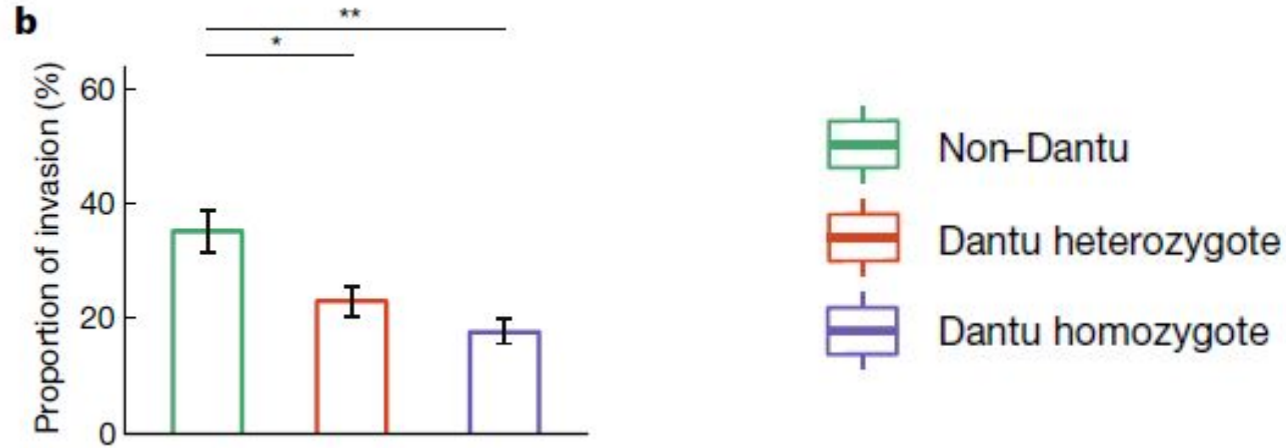
s único en los casos más simples: el nuevo alelo es dominante o recesivo. La dominancia “muestra” la eficacia del alelo desde el comienzo, pese a su baja frecuencia pero “oculta” el alelo deletéreo a altas frecuencias.

La selección no necesita valores grandes de s para ser eficaz, pero su eficacia depende también de N .

- La mayoría de los portadores del alelo C, están en heterocigosis, y sólo muy raramente en homocigosis.
- Los homocigotas son menos favorables que otros genotipos, lo que impide aumentar su frecuencia.
- El orden histórico en que han surgido los genotipos, condiciona la dinámica del mantenimiento del polimorfismo
- El genotipo óptimo (CC), que tiene la eficacia mayor, nunca se va a fijar con este régimen selectivo.

La selección opera sobre lo que ya existe y en forma “instantánea” en cada generación; está sujeta por tanto a restricciones de tipo histórico.

Genes que confieren resistencia a la malaria: un ejemplo adicional



**Red blood cell tension protects against
severe malaria in the Dantu blood group**

<https://doi.org/10.1038/s41586-020-2726-6> Kariuki et al. 2020, Nature

Comparación esquemática de modelos nulos (de referencia)

	Hardy-Weinberg	Wright-Fisher sin mutación	Wright-Fisher + mutación neutral
parámetros	$\{p_i\}$	$\{p_i\}, N$	$\{p_i\}, N, \mu$
escala de tiempo	$\sim$ generación	$\sim N$	$\sim N$
			Modelo neutral estándar
	Selección natural en tiempo generacional		Selección natural en tiempo evolutivo

Incorporando la selección natural

Selección
natural en
tiempo
generacional

Selección
natural en
tiempo evolutivo

parámetros

$\{p_i\}$, N , $\{s_i\}$

$\{p_i\}$, N , μ , $\{s_i\}$

Modelo nulo

HW

WF

Comentarios

incorporamos selección
sobre los genotipos, pero
desestimamos mutación

incorporamos selección
sobre los alelos, pero
desestimamos el régimen
de apareamiento

Ejemplo de
aplicación
("cargando
los datos")

$$\begin{aligned} P(A_1A_1) &= p_1^2 w_{11} = p_1^2 (1-s_{11}) \\ P(A_1A_2) &= 2p_1p_2 w_{12} = \\ &2p_1p_2 (1-s_{12}) \\ &\dots \end{aligned}$$

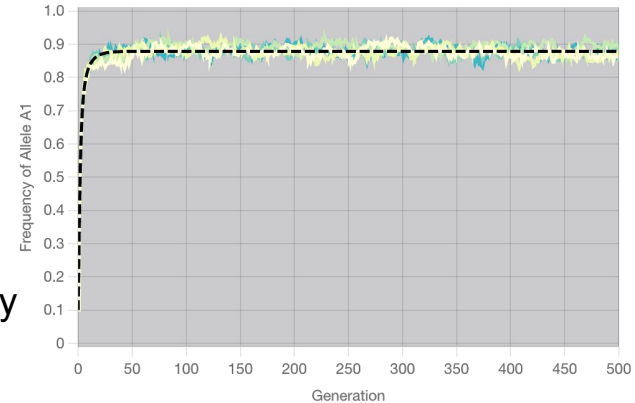
$$\begin{aligned} P(A_1) &= p_1^2 w_1 = p_1^2 (1-s_1) \\ P(A_2) &= p_2^2 w_2 = p_2^2 (1-s_2) \\ &\dots \end{aligned}$$

Comentarios adicionales del ejemplo de anemia falciforme

- para estimar las frecuencias alélicas en la muestra, estamos asumiendo que el polimorfismo balanceado está en las frecuencias de equilibrio (no cambiaron de la generación precedente a la de la muestra)
- podemos usar el coeficiente de endocría F (que describimos como una variante demográfica–sin selección– del modelo HW) como un descriptor que compara heterocigosidades esperadas y observadas, independientemente de las causas de posibles desviaciones:

$$H_o = H_e(1 - F)$$

$$F = \frac{H_e - H_o}{H_e}$$



- De nuestra tabla de datos, $H_e = 0.2157$; $H_o = 0.2416$; por tanto $F = -0.12$. Hay un 12% de exceso de heterocigotas con respecto a HW; denotando “exogamia”... pero la causa es la selección equilibradora.
- ¿Valores típicos en humanos?: mediana de 0.0143 (-0.0806, 0.1191) en Lemes et al. 2018, doi: [10.1371/journal.pone.0196360](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196360)