

Unidades de seleção

Gabriel Marroig

Departamento de Genética e Biologia Evolutiva,
Instituto de Biociências/USP, São Paulo, SP



Unidade de seleção - Qual o nível de organização genética que permite prever a *resposta* a seleção?

Em geral nós tratamos a unidade de seleção como um sistema de um locus e a resposta sendo medida como a alteração de frequências neste único *locus*. Embora isto seja didático e conveniente matematicamente, porque não um sistema de 2 *loci* ou mesmo o genoma inteiro?

Históricamente posições extremas

Ronald Fisher - Insistia que 1 *locus* (ao menos para organismos de rep. Sexuada) é o nível apropriado - segue da sua visão de arquitetura genética e mutação sendo um sistema linear (aditivo)



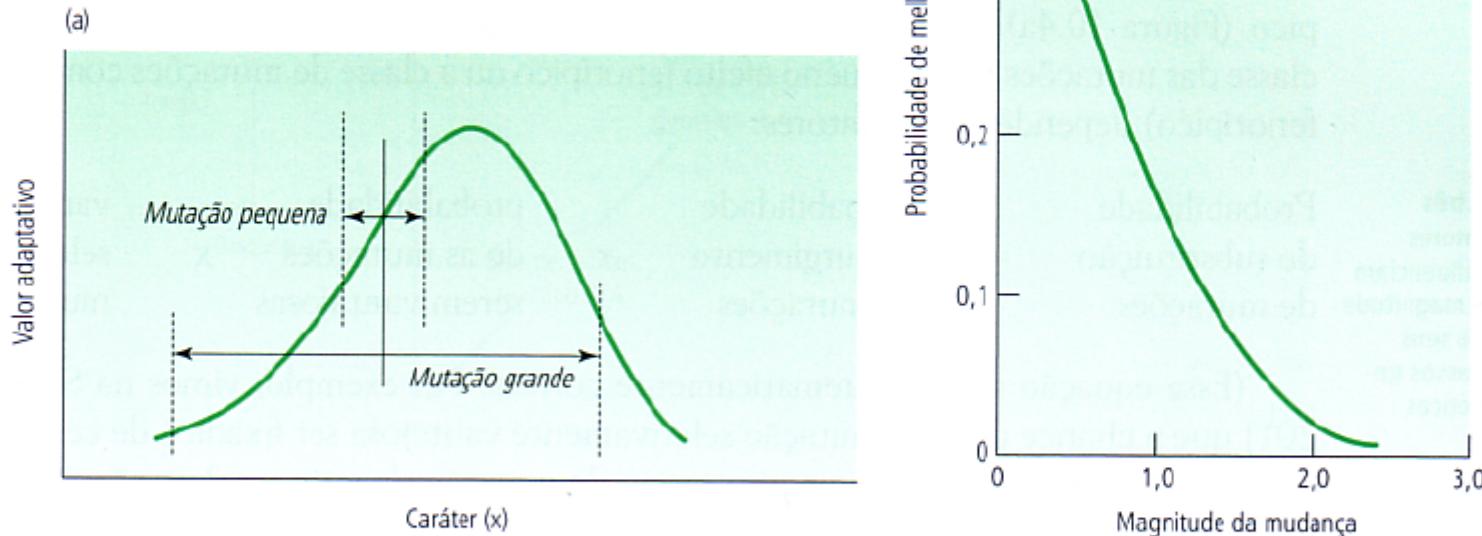


Figura 10.4

(a) Um modelo geral de adaptação. Dado um traço (x), a adaptação de um indivíduo é ideal em um certo valor de x e, fora desse ponto, diminui. Então, há um monte de valores adaptativos. Uma mutação que muda o valor de x também muda o valor adaptativo de seus portadores. Uma mutação de pequeno efeito tem mais probabilidade de melhorar o valor do portador dela se este está próximo ao pico adaptativo. (b) Os cálculos de Fisher sobre a chance de que uma mutação melhore o valor adaptativo, dependendo da magnitude do efeito fenotípico dessa mutação. As unidades do eixo y referem-se a esse modelo, mas a forma geral do gráfico será a mesma em qualquer modelo como (a).



Sewall Wright

- Acreditava que o papel da epistasia (interação entre *loci*) era muito mais importante do que Fisher imaginava.

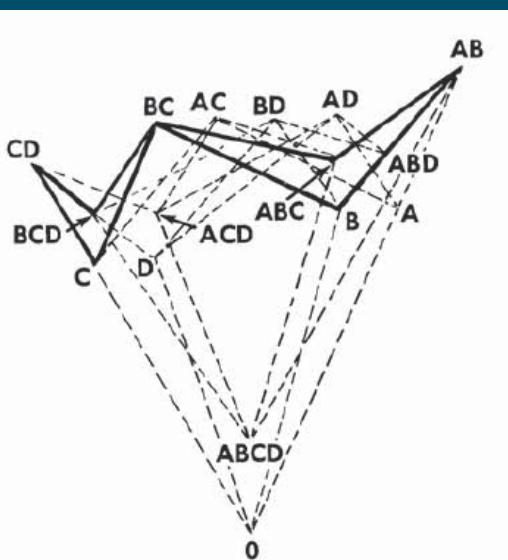


FIG. 3. Total selective values of the 16 homallellic genotypes of Fig. 2 according to the contributions indicated there, supplemented by equal semi-dominant pleiotropic effects of genes *A* and *B* (from Wright, 1964b, Fig. 9).

Evolution, 36(3), 1982, pp. 427-443

CHARACTER CHANGE, SPECIATION, AND THE HIGHER TAXA

SEWALL WRIGHT

Laboratory of Genetics, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin 53706

Received December 9, 1980

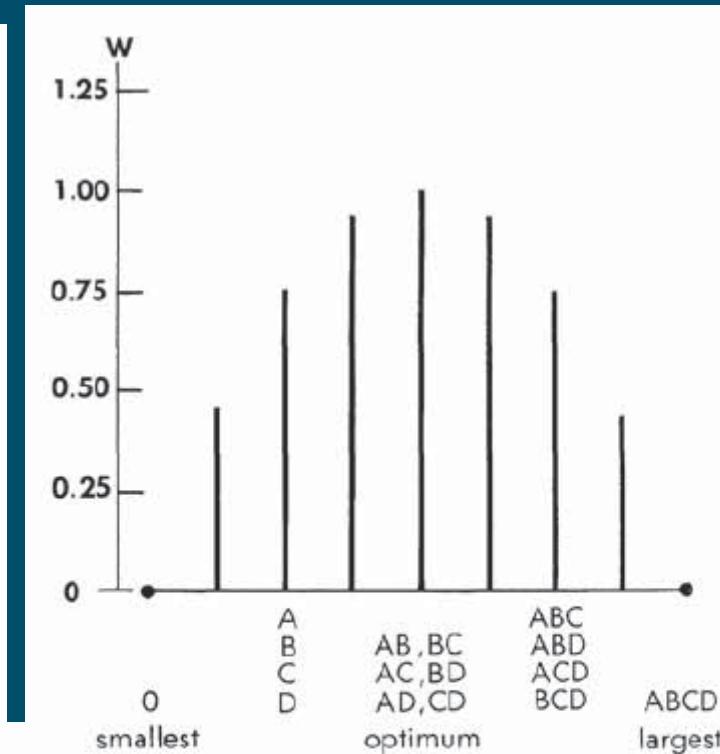
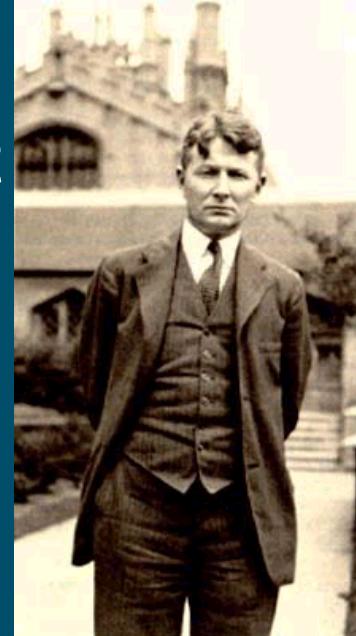


FIG. 2. Contributions to selective value of the combinations of four pairs of alleles to a quantitatively varying character, assuming equality and additivity with optimum in the middle. *AB* represents *AABBccdd*, etc. (from Wright, 1964b, Fig. 8).



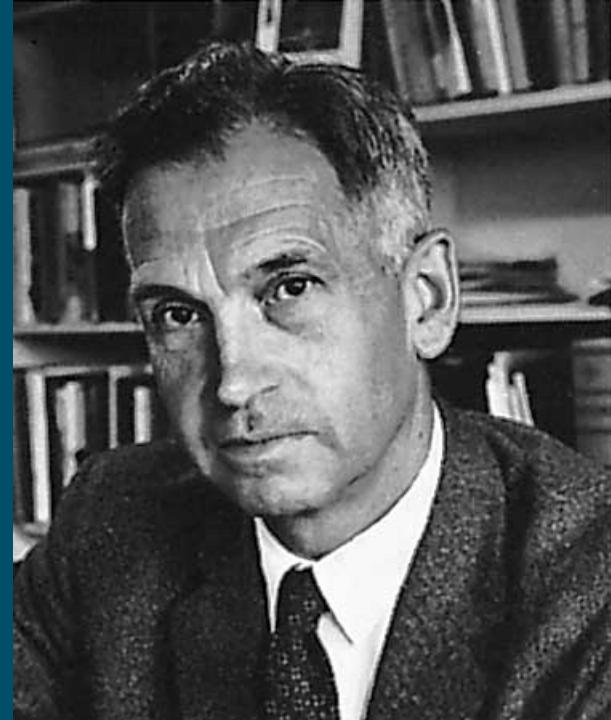
R. Fisher

Sewall Wright



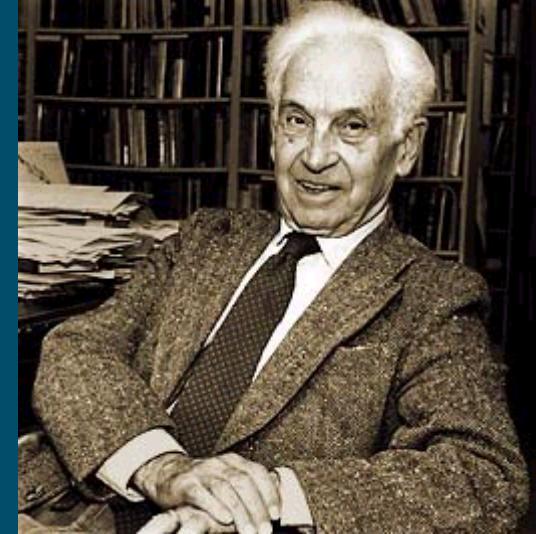
- Fisher argumentava que eram os efeitos principais do genes que importavam e que estes eram em geral pequenos e aditivos (tanto dentro de 1 *locus* como entre *loci*).
- Por outro lado, Wright argumentava que epistase e pleiotropia eram fundamentais para entender a aptidão. Ainda assim, como Fisher, alocava a aptidão a níveis de organização abaixo do indivíduo.

Ernst Mayr



- é o indivíduo que é o **alvo da seleção** devido a unidade do genótipo.
- O indivíduo é que possui um conjunto completo de *loci* no qual a seleção atua, devido a como em conjunto estes *loci* afetam o indivíduo como um todo.

Ernst Mayr



“Geneticistas de saco de feijão”! São os indivíduos que nascem e morrem, reproduzem ou não, são férteis ou estéreis, etc...

Portanto, é o genótipo intacto multi-locus do indivíduo (que interage entre si em uma arquitetura genética complexa com relações epistáticas entre genes além de pleiotropia) que irá sofrer a seleção.

characters. In terms of Mendelian heredity, this case applies best to favorable major mutations, supposed by early Mendelians to occur occasionally in otherwise nearly homallellic wild populations, and to advance toward fixation under constant selection pressures as worked out especially by Haldane. This is what Mayr (1959) referred to as the "bean bag" theory, which he erroneously attributed to Fisher (1930) and myself (1931) as well as correctly to one aspect of Haldane's (1932) theory.

Figure 1B represents the multiple factor hypothesis, uncomplicated by pleiotropy, while Figure 1D represents genotype and phenotype connected by a network of reactions implying both universal multifactorial heredity and universal pleiotropy.

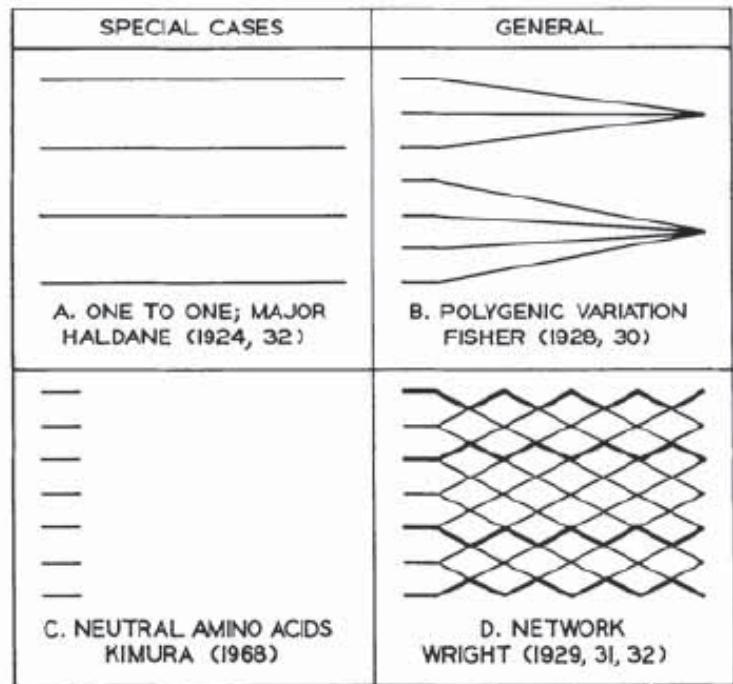


FIG. 1. Four assumptions on the relationship of genotype (left) to phenotype (right).

EVOLUTION

INTERNATIONAL JOURNAL OF ORGANIC EVOLUTION
PUBLISHED BY
THE SOCIETY FOR THE STUDY OF EVOLUTION

Vol. 34

September, 1980

No. 5

Evolution, 34(5), 1980, pp. 825-843

GENIC AND ORGANISMIC SELECTION

SEWALL WRIGHT

Laboratory of Genetics, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin 53706

Received June 2, 1980. Revised June 10, 1980

Porque então geneticistas como Fisher, Haldane e Wright atribuíram aptidão a um nível de organização genética abaixo do indivíduo???

Porque então geneticistas como Fisher, Haldane e Wright atribuíram aptidão a um nível de organização genética abaixo do indivíduo???

A razão é que em organismos sexuados, de reprodução aberta e com populações polimórficas os genótipos individuais (como determinados por todos os *loci*) são eventos únicos. Mesmo genótipos simples não são passados para a prole de forma intacta. Com genótipos tão grandes e complexos como os multi-locus encontrados nos indivíduos completos não existe base para a resposta a seleção porque os mecanismos genéticos como segregação, recombinação e reprodução sexual “embaralham” a unidade do genótipo a cada geração.

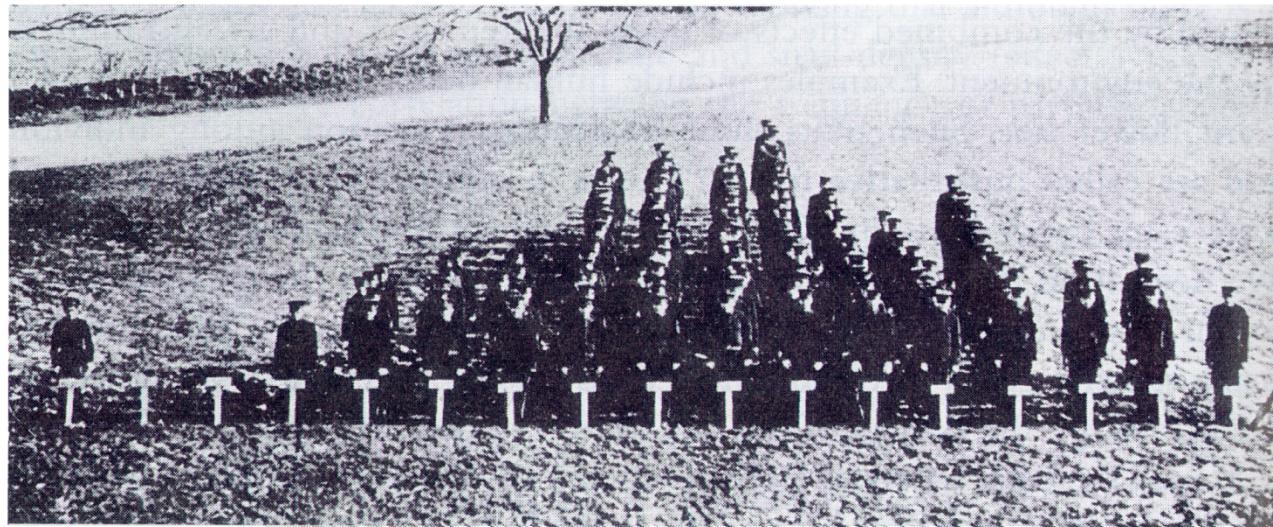
Mensagem - O indivíduo não é o nível apropriado de organização genética para atribuir a aptidão, de forma que a resposta à seleção possa ser prevista. Indivíduos são eventos únicos sem continuidade no espaço e no tempo. Portanto não existe resposta previsível neste nível. Atribuímos a aptidão a uma classe genotípica e estimamos a média dos fenótipos desta classe (uma coleção de indivíduos que compartilham o mesmo genótipo em um ou mais loci, desta forma fazendo uma transição para o nível populacional e não individual)

Seleção natural

Aptidão darwiniana (“Fitness”) - é o fenótipo sob seleção; todos os outros caracteres não neutros sofrem apenas seleção indireta, não sendo portanto diretamente otimizados

Coloca o problema da evolução via seleção natural dentro do contexto da genética quantitativa pois aptidão é um caráter contínuo de herança complexa, poligênica ou multifatorial.

(a)



(b)

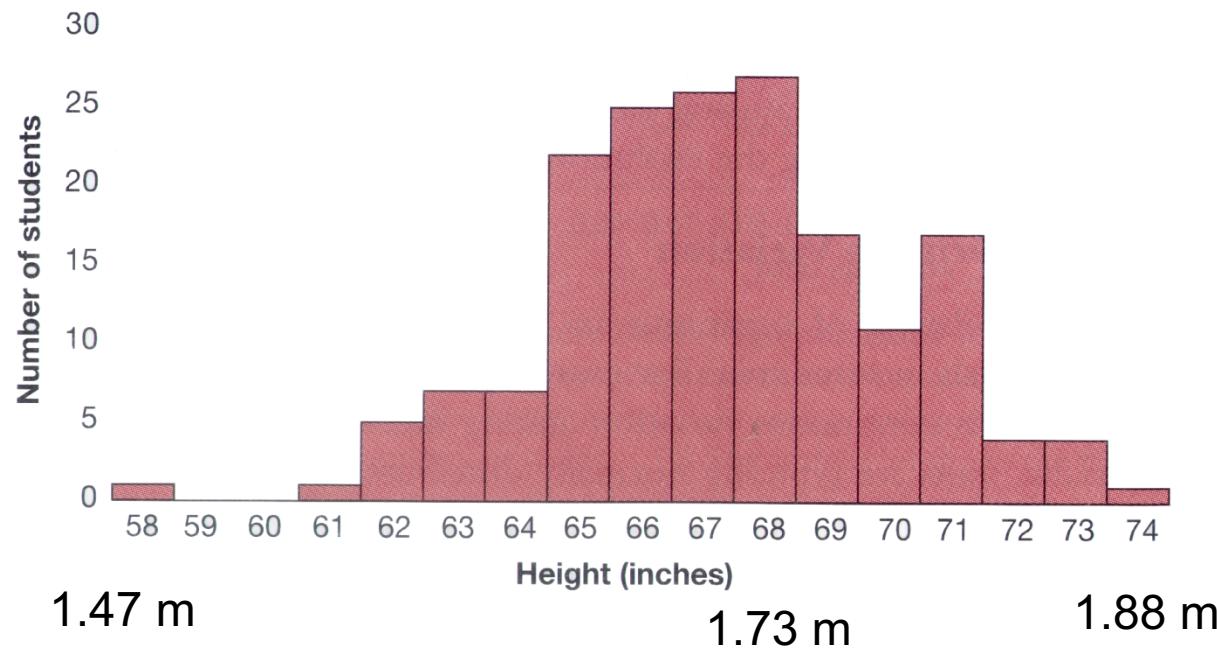


Figure 6.11 Normally distributed variation in a trait

(a) A photograph, published in the Journal of Heredity in 1914 by Albert Blakeslee, of a group of students at Connecticut Agricultural College sorted by height. The arrangement of the students forms a living histogram. (b) A graphical histogram representing the distribution of heights among the students shown in (a).

Valor fenotípico = valor genotípico + desvio ambiental

$$P = G + E$$

Organismos de reprodução sexuada passam adiante seus genes e não seus genótipos!

Logo, para deduzir as propriedades de uma população em conjunto com a sua estrutura familiar nós temos que lidar com a transmissão do “valor” dos pais para os filhos e isto não pode ser feito por meio dos valores genotípicos apenas, porque os pais passam adiante apenas seus genes e não seus genótipos intactos para a próxima geração, genótipos sendo criados novamente em cada geração pela fusão de gametas.

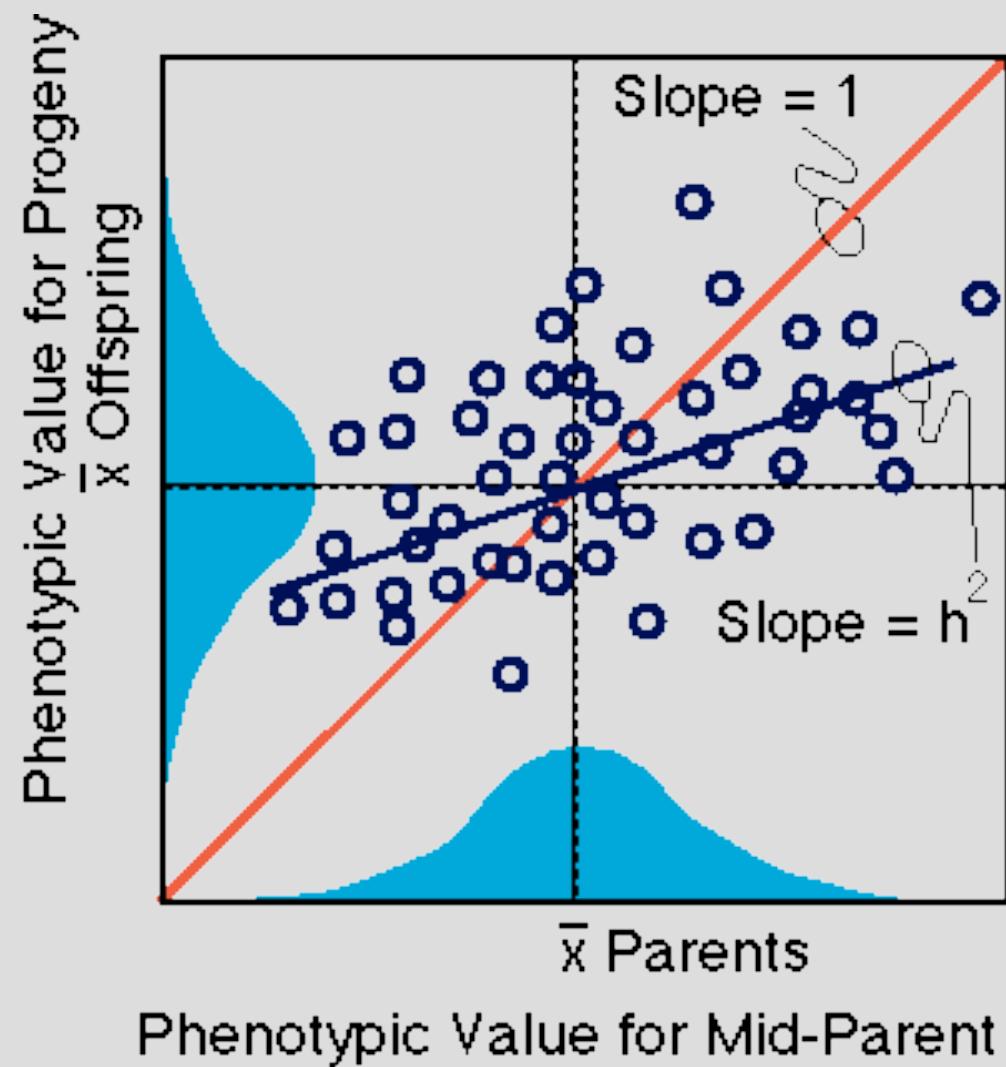
Precisamos de uma medida de “valor” que se refere aos genes e não aos genótipos

Efeito médio de um alelo em particular é o desvio médio em relação a média da população daqueles indivíduos que recebem este alelo de um dos pais com o outro alelo vindo ao acaso da população.

Colocando isto de outra forma:

Pegue um número de gametas todos carregando o alelo A_1 , una estes gametas com outros gametas vindo ao acaso da população; a média dos genótipos assim produzidos desvia da média populacional por uma quantidade que é o *efeito médio do gene A_1* .

Qual a importância disto?



Cada locus contribuindo para o fenótipo aptidão terá *efeitos médios* de seus alelos segregantes.

A resposta a seleção é *afunilada* através dos *gametas* via o somatório do efeito médio de todos os alelos e loci do fenótipo aptidão.

- Isto fica claro na equação de resposta a seleção:

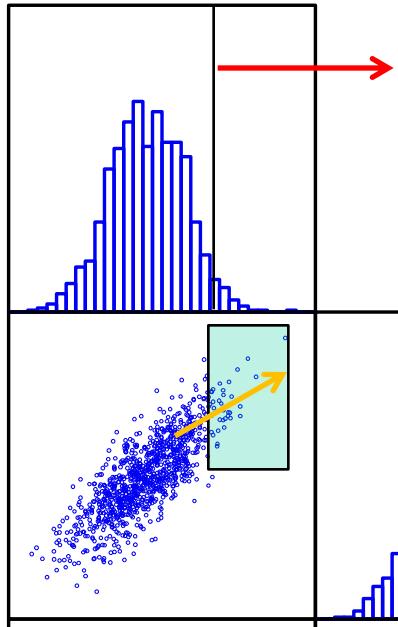
$$R = h^2 \times S$$

Quem responde a seleção → R Quem sofre a seleção → S

Onde R = resposta a seleção, h^2 é a herdabilidade do caráter (ou Va/Vp) e S é a intensidade de seleção.

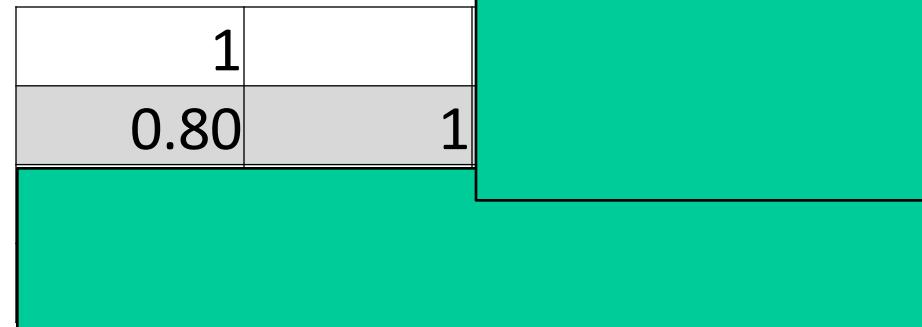
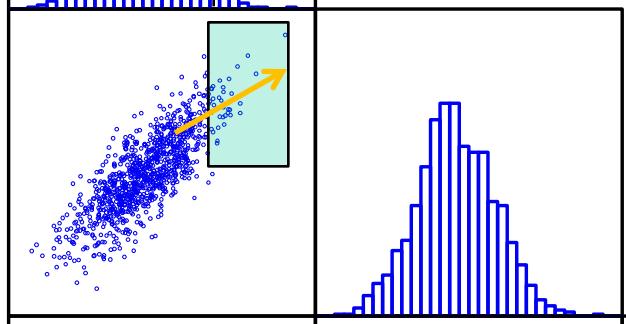
Va = variância aditiva = variância do valor de acasalamento = soma dos efeitos médios de todos os alelos em todos os loci contribuindo para o caráter em questão

S1V4



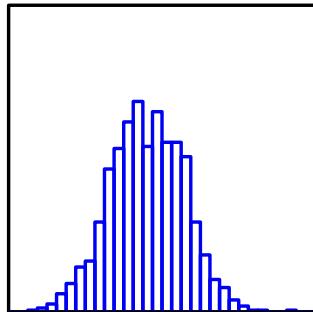
→

S1V5

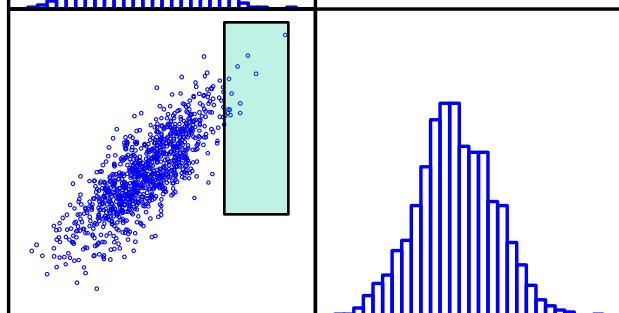


$$\Delta z = G\beta$$

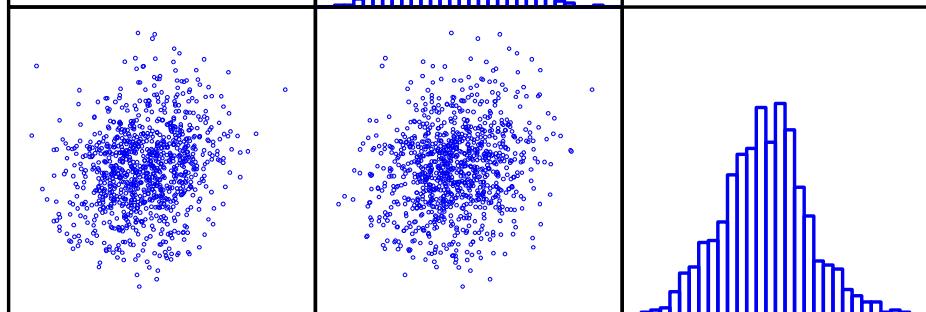
S1V4



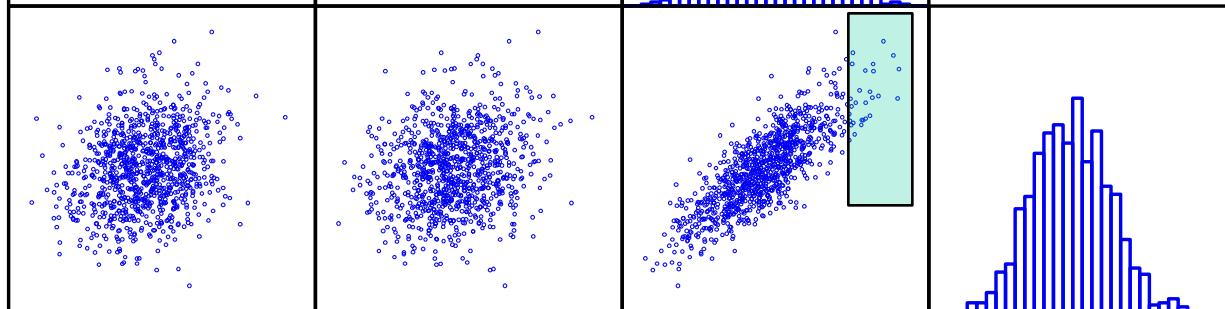
S1V5



S1V11



S1V12



S1V4

S1V5

S1V11

S1V12

1			
0.80	1		
0.20	0.18	1	
0.22	0.19	0.81	1

$$\Delta z = G\beta$$

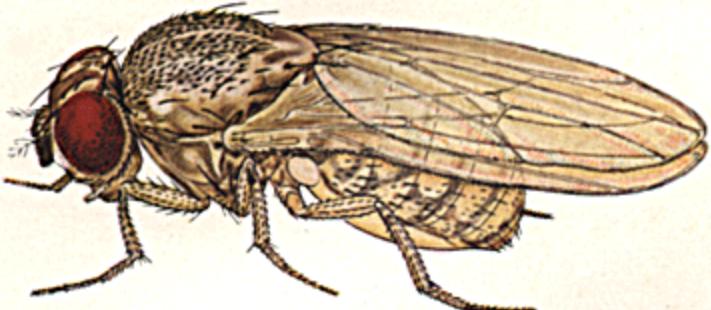
Unidade de seleção - É o nível de organização genética com continuidade suficiente através das gerações tal que um *efeito médio* da aptidão possa ser atribuído para prever seu destino evolutivo como influenciado pela seleção e que um *efeito médio* atribuído aos seus sub-componentes não possa prever a resposta seletiva daquele subcomponente.

* Voltando a controvésria Mayr x Fisher, para identificar unidades de seleção apropriadas, é preciso algum tipo de compromisso entre as posições extremas de Fisher (locus único com efeitos aditivos) e Mayr. Talvez uma visão mais próxima àquela de Sewall Wright mesmo que este não tenha feito a distinção clara entre unidade de seleção e alvo de seleção (algo feito por Alan Templeton).

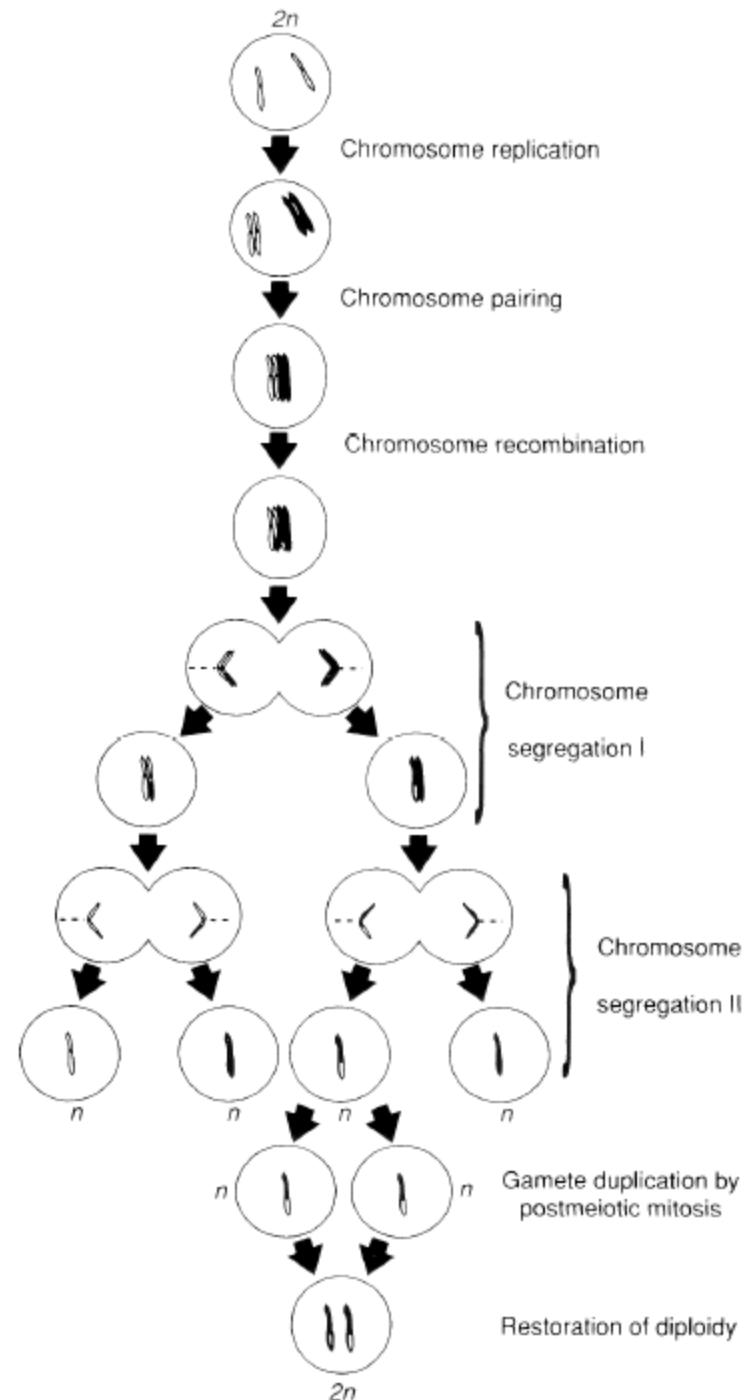
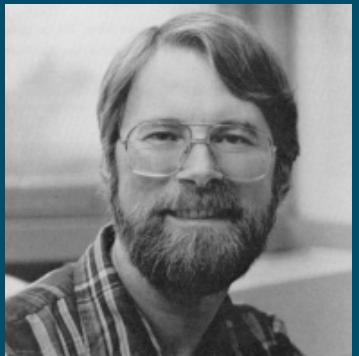
Recombinação - é um dos fatores que quebram associações multi-locus e portanto limitam a unidade de seleção. Portanto, a unidade de seleção pode englobar segmentos de DNA nos quais a recombinação é rara. (Pode ser um único gene ou um ou mais cromossomos inteiros).

Papel dual da recombinação – criativo x destrutivo

* A unidade de seleção emerge de um compromisso entre a seleção atuando sobre os indivíduos (unidade do genótipo de Mayr) versus os fatores da meiose e fertilização que destroem a continuidade genética como passado adiante através dos gametas.



Drosophila mercatorum
Sem recombinação nos
machos
Fêmeas na ausência de
machos são
partenogenéticas



Drosophila mercatorum (1976, Templeton et al.)

Loci marcadores de isozimas e marcadores genéticos visíveis

QTL do fenótipo “viabilidade do ovo-adulto”

F₂ partenogenética, normal, e híbridos com diferenças para cromossomos específicos



Genetics 82: 349–376 February, 1976.

THE UNIT OF SELECTION IN *DROSOPHILA MERCATORUM*
I. THE INTERACTION OF SELECTION AND MEIOSIS
IN PARTHENOGENETIC STRAINS^a

ALAN R. TEMPLETON^a, CHARLES F. SING AND BARBARA BROKAW

*The Society of Fellows and Department of Human Genetics, University of Michigan,
Ann Arbor, Michigan 48104*

Manuscript received January 27, 1975
Revised copy received July 14, 1975

(Sobrevivência) ovo – Adulto

- Em média apenas 1,63 filhotes

- Em média 5,36 filhotes

- Em média 10,25 filhotes

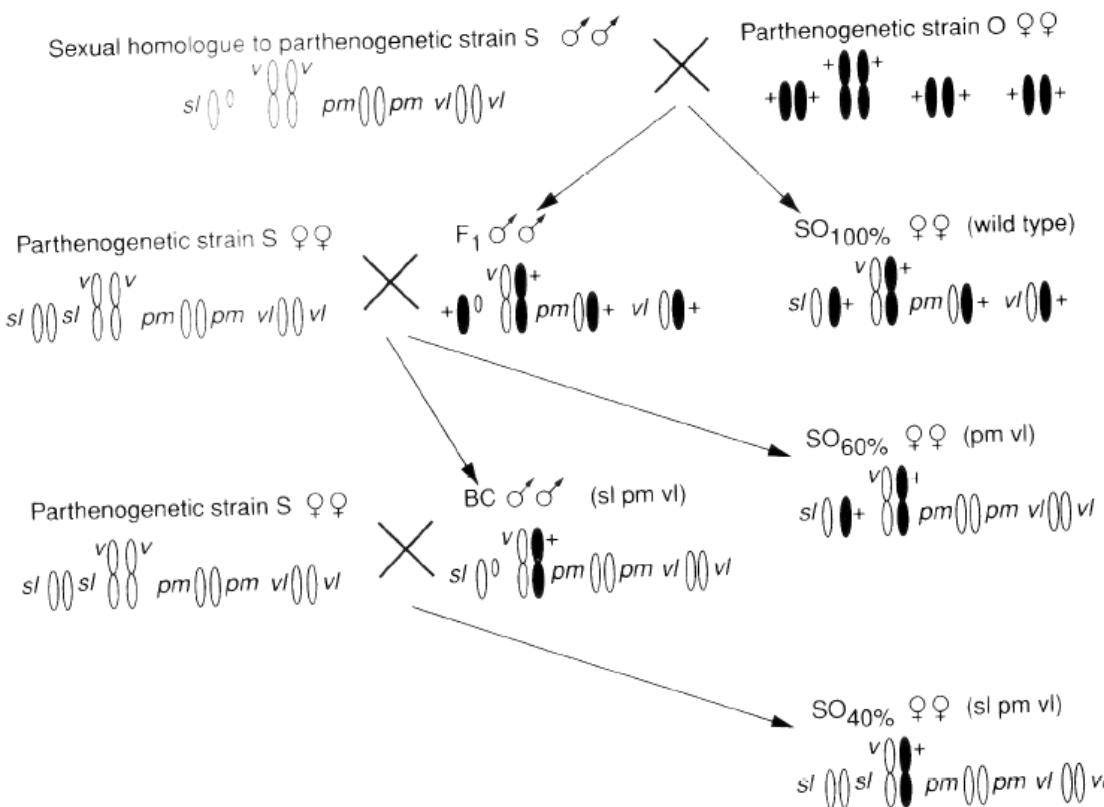


Figure 13.2. Breeding scheme in *D. mercatorum*. The two parental strains are an all-female parthenogenetic strain designated by O and males from a sexual homologue to a second parthenogenetic strain designated by S. A pictorial representation of the *mercatorum* genome is shown below each strain, with the first pair on the left indicating the XX or XY chromosome pairs, and the next three pairs indicating the major autosomes, with one metacentric pair and two acrocentric pairs. A small dot chromosome pair is not shown. White indicates chromosomes from the S strain and black from the O strain. The visible markers on the major chromosomes are also shown, with sl being *spotless* at the base of supraorbital bristle, v being *vermillion* eye color, pm being *plum* eye color, and vl being *veinless*, the failure of the posterior wing vein to reach the margin of the wing. The three types of females used in the unit of selection experiments are designated by SO_x with x being 100%, 60%, or 40%, the percentage of the total genotype that is hybrid between S and O.

TABLE 6
The one-locus fitness analysis of the parthenogenetic treatment groups

Marker	Perturbation level								
	100%		60%		40%		Fitness of O allele	Fitness of S allele	
	Fitness of O-allele	Fitness of S allele	Test of selection vs. H_0 (d.f.=1)	Fitness of O allele	Fitness of S allele	Test of H_0			
B	1.000	0.949	0.211	1.000	1.158	4.471*	1.000	1.025	0.342
A	1.000	0.935	0.333	1.000	0.956	0.432	1.000	1.063	2.151
v	1.000	0.809	3.486	1.000	0.833	6.952**	1.000	0.914	4.719*
X	1.000	0.929	0.370	1.000	0.832	6.150*	1.000	0.967	0.162
sl	1.000	0.754	6.186*	1.000	0.908	1.924	—	—	—
G	1.000	1.100	0.619	1.000	0.842	4.634*	—	—	—

* The null hypothesis of no selection is rejected at the 5% level.

** The null hypothesis of no selection is rejected at the 1% level.

1 em 6 (16% do total) eram significativas *
 5% para o nível de perturbação 100% -
 maior intensidade de seleção

TABLE 7

The two-locus fitness analysis of the 100% perturbation parthenogenetic treatment group

Markers	Unrestricted fitness components				Test of unrestricted fitness vs. H_0 (df=3)	Goodness of fit tests of	
	μ	α	β	ϵ		Additive model (df=1)	Multiplicative model (df=1)
(B A)	.902	.015	.027	.055	1.281	0.824	0.812
(v X)	.844	.070	—.003	.089	3.872	2.203	2.229
(sl G)	.835	—.052	.124	.093	10.273*	3.250	3.924*
<i>A v</i>	.798	.017	.077	.108	8.159*	5.320*	5.207*
<i>A X</i>	.837	.029	.029	.106	4.584	3.973*	3.909*
<i>B v</i>	.742	.018	.066	.174	18.780***	16.367***	16.196***
<i>B X</i>	.774	.046	.026	.155	11.252*	10.154*	9.998*
<i>A G</i>	.917	.014	—.042	.111	4.548	3.888*	3.942*
<i>sl A</i>	.787	.118	.024	.071	9.323*	2.441	2.254
<i>G B</i>	.907	—.044	.031	.106	4.697	3.634	3.753
<i>sl B</i>	.768	.111	.020	.101	11.685*	5.278*	5.084*
<i>G v</i>	.868	—.035	.067	.099	5.859	3.553	3.783
<i>sl v</i>	.699	.096	.074	.132	19.203***	11.188***	9.791***
<i>G X</i>	.903	.000	.022	.075	1.804	1.654	1.655
<i>sl X</i>	.823	.122	.030	.024	6.479	0.237	0.161

* Significant at the 5% level.

*** Significant at the 0.1% level.

7 em 15
 (46,6% do total) com interações não-aditivas (epistáticas) par a par

TABLE 8

Test results of the three-locus fitness analysis of the 100% perturbation parthenogenetic treatment group

Markers	Test of unrestricted fitness vs. H_0 df=7	Goodness of fit tests of fitness models			
		Locus additive df=4	Locus multiplicative df=4	Chromosome† additive df=3	Chromosome multiplicative df=3
(B A) X	12.512	11.220*	11.091*	10.465*	10.341*
(B A) v	20.199**	17.699**	17.445**	17.382***	16.990***
(v X) A	8.899	7.470	7.381	5.020	4.865
(v X) B	21.784**	20.028***	19.700***	17.813***	17.285***
(B A) G	7.510	6.635	6.739	5.896	5.920
(B A) sl	15.014*	8.059	7.701	7.615	7.023
(v X) G	5.147	4.172	4.190	3.248	3.249
(v X) sl	19.679**	13.217*	12.362*	11.162*	9.912*
(sl G) A	18.491**	12.007*	12.482*	9.694*	9.647*
(sl G) B	23.575**	16.628**	16.922**	14.585**	14.280**
(sl G) X	15.030*	9.884*	10.019*	6.878	6.730
(sl G) v	33.865****	26.568****	26.276****	23.501****	22.116****
B X G	18.362*	16.761**	16.705**	9.275*	9.663*
B X sl	20.234**	14.075**	13.449**	4.137	3.541
B v G	28.505***	26.360****	26.433****	9.682*	11.187*
B v sl	39.224****	31.944****	30.516****	16.499***	14.320**
A X G	6.496	6.131	6.120	5.220	5.239
A X sl	11.228	5.261	4.982	1.306	1.324
A v G	12.209	10.171*	10.412*	7.299	7.676
A v sl	27.803***	19.641***	18.047**	14.170**	12.522**

† For the first 12 systems, "chromosome" really means "chromosome arm".

* Significant at the 5% level.

** Significant at the 1% level.

*** Significant at the 0.1% level.

**** Significant at the 0.01% level.

13 em 20 (65% do total) com interações não-aditivas de 3 loci

Unidade de seleção experimentalmente determinadas:

- * Existe um balanço entre a intensidade de seleção e o grau de recombinação.
- *** Em outras palavras, quando a **seleção é intensa** blocos inteiros de genes (tanto dentro como entre unidades cromossômicas) vão responder a pressão de seleção porque eles são construídos por seleção (evolução da arquitetura genética - pleiotropia e epistase).

Unidade de seleção experimentalmente determinadas:

* Existe um balanço entre a intensidade de seleção e o grau de recombinação.

*** Em **níveis intermediários de seleção** esta não consegue “construir” respostas entre-cromossomos de forma suficiente a barrar sua destruição pelo embaralhamento por recombinação. Genes em um mesmo cromossomo respondem conjuntamente

Unidade de seleção experimentalmente determinadas:

- Existe um balanço entre a intensidade de seleção e o grau de recombinação.

***Finalmente, com **pressões de seleção fraca** esta será efetiva em construir apenas unidades genéticas muito próximas (ligadas) dentro dos cromossomos. Alelos de loci próximos em um mesmo cromosso respondem conjuntamente.

A photograph showing a group of children playing tug-of-war on a grassy field. There are two teams: one in red shirts and one in blue shirts. The children are pulling on a white rope. In the background, there are other people, a fence, and some parked cars. The scene is outdoors and appears to be during the day.



Módulos Mapa Genotípico-Fenotípico

Selection on B

ADAPTATION AND EVOLVABILITY

971

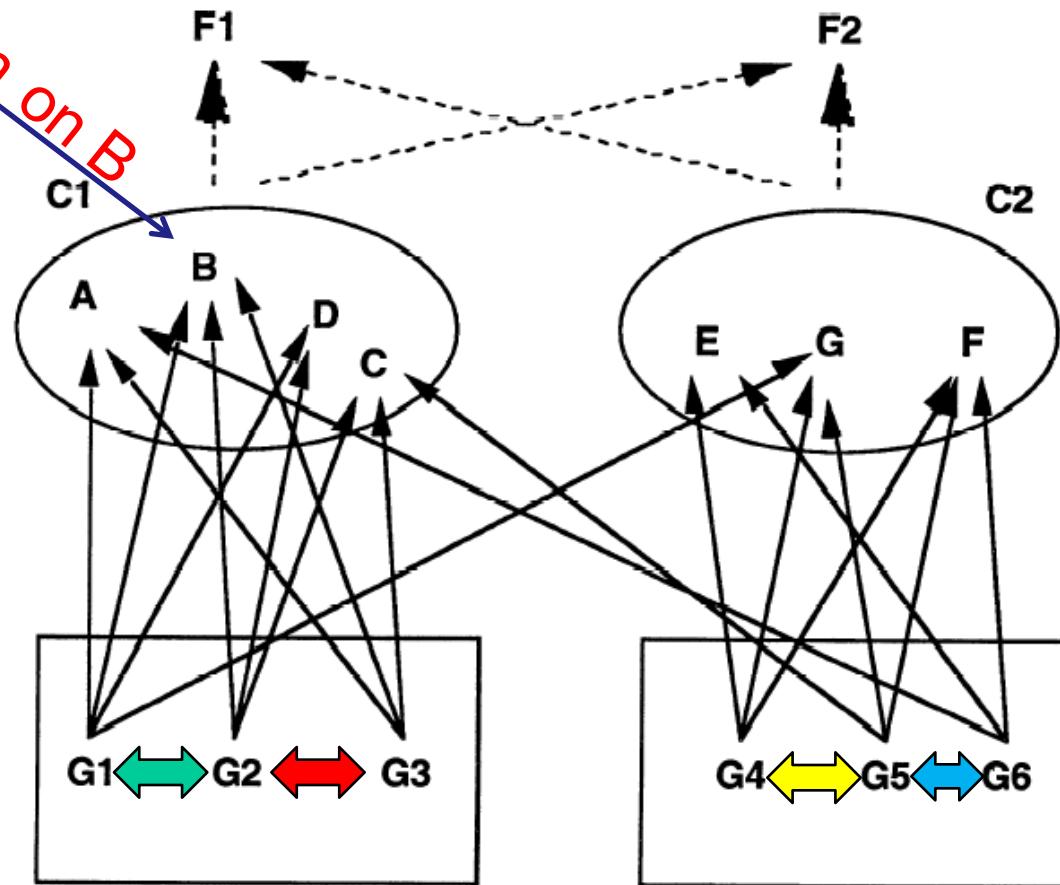


FIG. 1. Example of a modular representation of the character complexes $C_1 = \{A, B, C, D\}$ and $C_2 = \{E, F, G\}$ which serve to functions F_1 and F_2 . Each character complex has a primary function, F_1 for C_1 and F_2 for C_2 . Only weak influences exist of C_1 on F_2 and vice versa. The genetic representation is modular because the pleiotropic effects of the genes $M_1 = \{G_1, G_2, G_3\}$ have primarily pleiotropic effects on the characters in C_1 and $M_2 = \{G_4, G_5, G_6\}$ on the characters in complex C_2 . There are more pleiotropic effects on the characters within each complex than between them.

RESUMO - Balanço entre recombração versus seleção/epistase determina a unidade de seleção



ção da
epende
temas
(c.).

le ser
por
re

5,)
ação!!!!

*** M
hera
tamb
de a

*** E
redu
exer
gene

*Het
são a chave para entender o papel da recombração!!!!

Sendo assim a unidade de seleção não é apenas uma função da relação entre genótipo e fenótipo com muita epistase (foco do Mayr), mas um compromisso dinâmico entre seleção e recombinação (que é afetada por ambos arquitetura genética e estrutura populacional).

Por exemplo, quando o ambiente muda tanto o regime seletivo pode mudar como a própria recombinação (devido a mudança p. ex. de estrutura populacional) afetando o balanço entre estes fatores de tal forma que a unidade de seleção pode mudar também!!!

Plantas com sistemas de acasalamento que envolvem endocruzamento – menor número de heterozigotos duplos (ou de ordem maior) e portanto menor recombinação “efetiva”.

***fatores populacionais que influem na Unidade de seleção

Exemplos:

Humanos – “cruzamento aberto”, recombinação efetiva alta, unidades de seleção tendem a ser pequenas, talvez mesmo genes individuais (Voltamos a controvérsia Fisher x Wright de uma maneira dinâmica!!!!)

Mas.... Genes funcionalmente relacionados tendem a ser encontrados juntos em grupos de genes ligados (globinas, apoproteínas). Potencial grande de epistase (mesma via funcional) e ligação estreita – **supergenes** como unidade de seleção. Testado e confirmado por Singer et. al. (2005) Molecular Biology and Evolution 22: 767-775. (via microarray)

Mensagem – A unidade de seleção é uma propriedade emergente do balanço entre seleção operando para construir complexos gênicos epistáticos e da recombinação operando no sentido de quebrar estes complexos. Mas isto ocorre no contexto das propriedades populacionais (sistema de acasalamento, tamanho populacional, grau de subdivisão).

Assim a unidade de seleção é algo dinâmico e não fixo. Envolve a seleção, a arquitetura genética e condições demográficas.

Confusão generalizada entre “unidade de seleção” e “alvo da seleção”.

Unidade de seleção - O nível de organização genética que responde a seleção

Alvo da seleção - o nível de organização biológica que apresenta o fenótipo sob seleção

Quando Mayr discutia a “unidade do genótipo” ele se referia ao alvo da seleção (quem sofre a seleção) e não a unidade de seleção (o nível genético que responde a pressão de seleção)

Alvos da seleção devem apresentar:

- 1) Reprodução ou “ser reproduzível”
- 2) expressão fenotípica
- 3) variabilidade (de forma a que grupos genéticamente definidos possam ter atribuídos um valor fenotípico médio)

Estas propriedades do “alvo da seleção” são usualmente apresentadas por indivíduos (como enfatizado por Darwin e Mayr) mas outros níveis de organização biológica, tanto abaixo como acima do indivíduo, podem possuir tais propriedades e serem “alvos” da seleção também.

Alvos abaixo do indivíduo:

Impulso meiótico - Produção não mendeliana de gametas nos heterozigotos, seja na formação do gameta ou na sua capacidade de fecundação.

Complexo *t* em camundongos – 20cM do cromossomo 17 e constitui 1% de todo o genoma. Usualmente difere do *T* por ter 4 inversões diferentes que suprimem a maior parte da recombinação nesta região. Uma pequena região central sem inversões com genes candidatos influenciando a mobilidade do espermatozóide, capacitação (mudança na membrana do esperma, motilidade e metabolismo – crítico para a fertilização), ligação a zona pelúcida do ovócito, ligação a membrana do ovócito, e penetração do ovócito.

Impulso meiótico ou Distorção de segregação – complexo T

Extensiva epistase e forte seleção nestes genes. Esta combinação faz com que estes 20 cM se comportem como uma unidade de seleção. Podemos tratar como um supergene com 2 alelos t e T .



Alelo t em camundongo, letal quando tt , mas Tt produzem 99% do tempo gametas t que chegam a fecundação !!!

t são fortemente favorecidos por impulso meiótico nos T/t , mas são fortemente selecionados contra no nível dos indivíduos tt .

Impulso meiótico ou Distorção de segregação – de forma mais geral: grupos de gametas podem ser definidos que compartilham um mesmo estado genético – estes gametas apresentam um fenótipo importante: a habilidade de participar em um evento de fertilização - Portanto, os gametas produzidos por um único indivíduo podem ser o alvo de seleção quando os próprios gametas expressam diretamente um fenótipo que altera a sua chance de ser passado à próxima geração por meio de um evento de fertilização.



Alvos de seleção antagonísticos!!!!

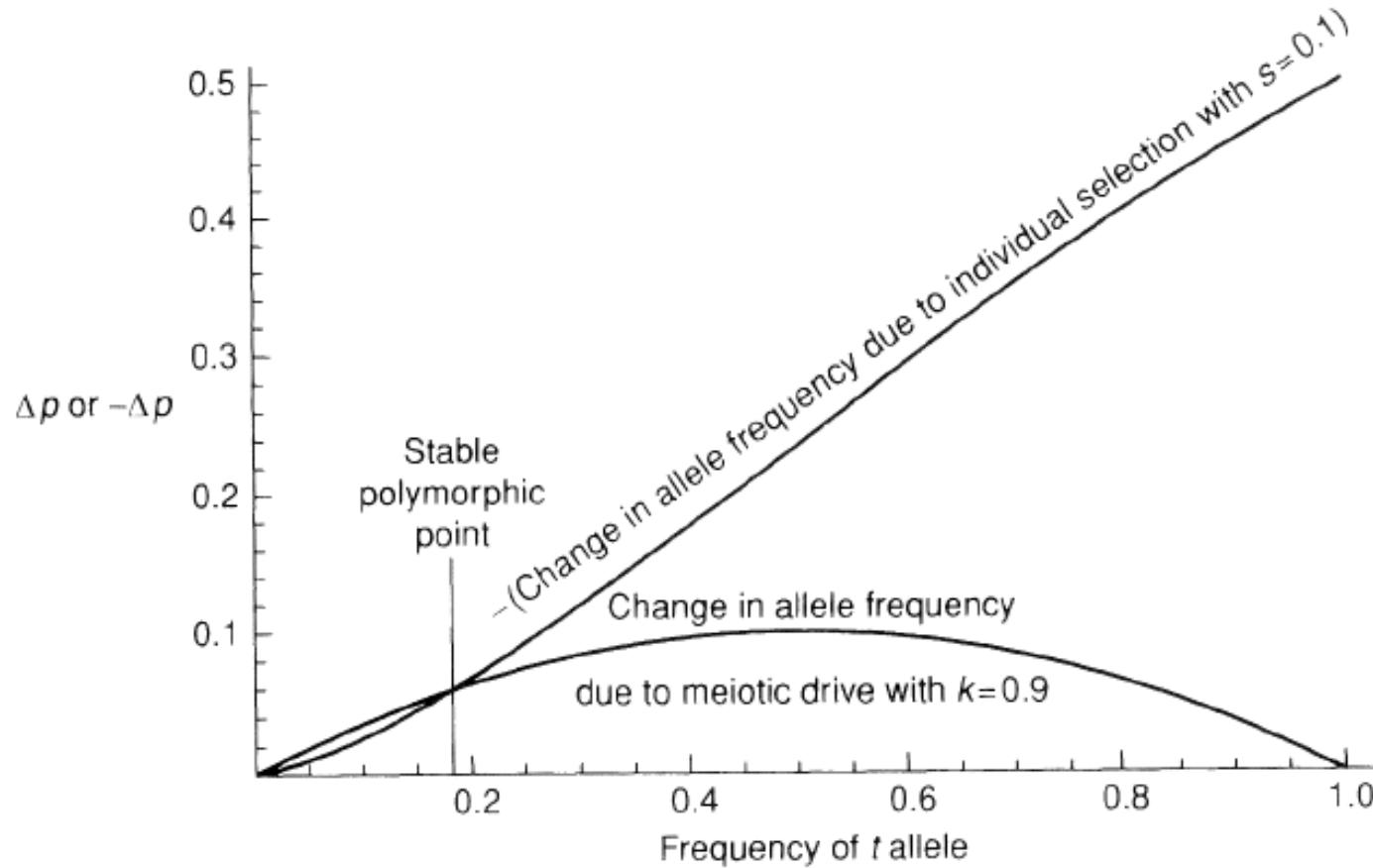


Figure 13.4. Plot of two components of change in t allele frequency from equation 13.11 with $k = 0.9$ and $s = 0.1$.

Impulso meiótico ou Distorção de segregação

Alvos de seleção antagonísticos!!!!

O polimorfismo estável do alelo *t* ilustra que uma unidade de seleção pode ter 2 (ou mais?) alvos de seleção!!!! Isto é, a mesma unidade genética que está respondendo a seleção pode ter manifestações fenotípicas em mais de um nível de organização biológica

Alvos abaixo do indivíduo:

Impulso meiótico - Produção não mendeliana de gametas nos heterozigotos.

*** Lembre-se que em diversas espécies a fase haplóide do ciclo de vida pode ser a dominante!!!

Doenças humanas associadas a repetições de tri-nucleotídeos: síndrome do X-frágil, distrofia muscular

Alvos abaixo do indivíduo:

Conversão gênica, transposons (múltiplos alvos de seleção...)

HERV (Human endogenous retrovirus) – cerca de 7% do genoma

Crossing-over desigual



Alvos acima do indivíduo:

Interações entre indivíduos podem criar fenótipos. Se estas interações são recorrentes através das gerações e são variáveis, elas vão ter continuidade através do tempo (são reproduzíveis) e portanto podem ser alvos legítimos da seleção.

Alvos acima do indivíduo:

Aptidão darwiniana têm 3 componentes maiores: viabilidade, sucesso no acasalamento e fertilidade. Estes dois últimos (sucesso no acasalamento e fertilidade) não são fenótipos ocorrendo no nível dos indivíduos mas sim inherentemente envolvem interações ENTRE indivíduos.

Casal - FERTILIDADE é uma propriedade inherentemente a interação entre um par em acasalamento.

Seleção sexual surge da interação entre indivíduos: intrasexual – competição entre machos para o acasalamento

Intersexual – “escolha do parceiro” sexual

Alvos acima do indivíduo: Outro antagonismo!

Seleção sexual surge da interação entre indivíduos: intrasexual – competição entre machos para o acasalamento

Gryllus integer e *Ormia ochracea*



- * Preferência das fêmeas – canto médio (seleção estabilizadora)
- * Preferência da mosca parasita – canto médio (machos parasitados morrem em até 7 dias) – seleção disruptiva!!!!

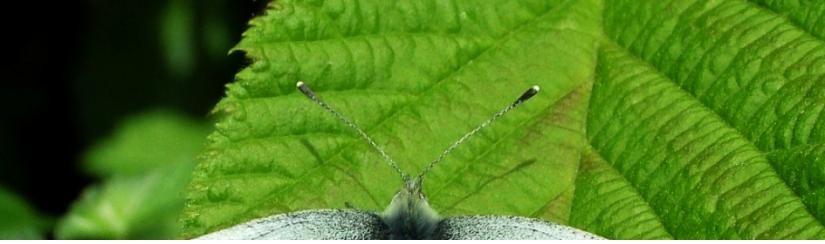
Alvo de seleção duplo – casal e machos individuais (sobrevivência)



Não somente a mesma unidade de seleção pode ter mais de dois alvos o mesmo alvo pode ter mais de uma unidade de seleção – exemplo seleção sexual

Pieris napi

Competição macho x macho para fertilidade envolvendo competição de espermátoides



Não somente a mesma unidade de seleção pode ter mais de dois alvos o mesmo

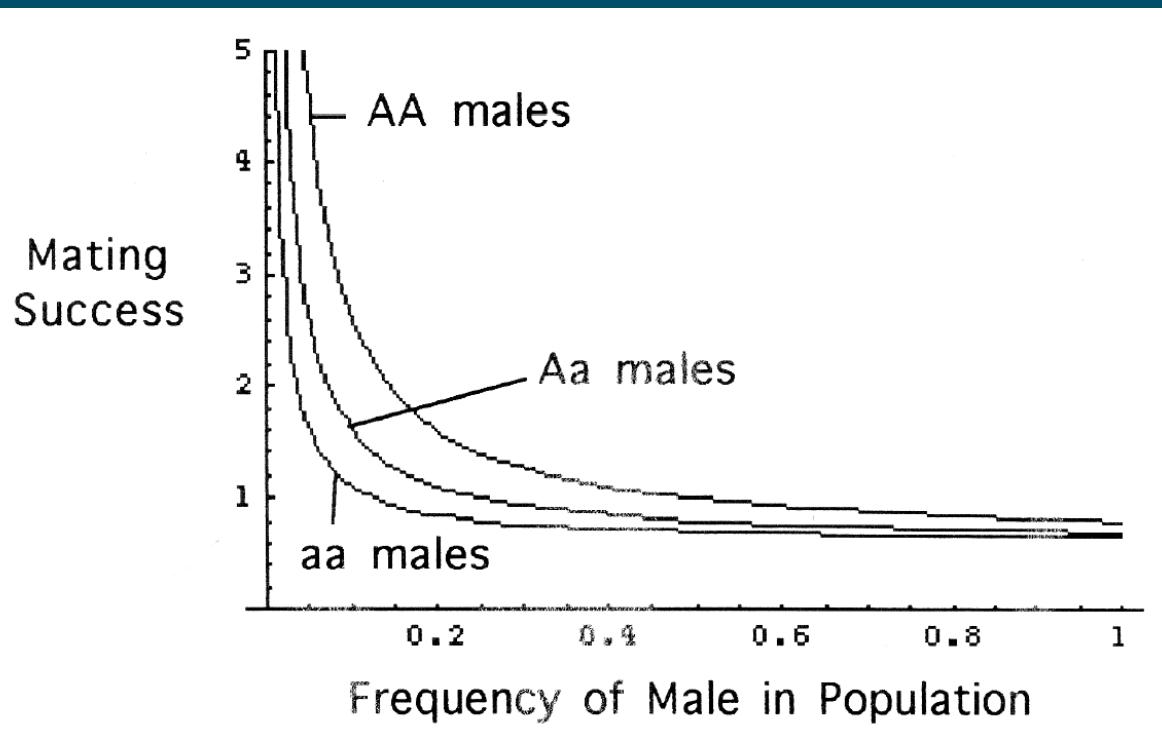
Fêmeas dessa espécie passam por um período de não receptividade para o acasalamento e a duração desse período tem um componente genético. Outro componente da variação fenotípica no período de não receptividade é o grau de enchimento do órgão de estocagem de esperma da fêmea; quanto mais cheio estiver este órgão, menos propensa estará a fêmea a se reproduzir. Tal resposta pelas fêmeas normalmente garante que elas se reproduzam com frequência suficiente para sempre ter esperma disponível. Portanto, o componente genético da duração do período de não receptividade da fêmea como uma resposta à quantidade de esperma estocado pode servir como uma unidade de seleção que surge das interações reprodutivas entre os sexos.



A variação fenotípica no período de receptividade da fêmea também cria variação na quantidade de competição intrassexual no esperma. Machos de borboletas produzem dois tipos de esperma: com espermatozoides normais e pirênicos capazes de fertilização e com espermatozoides apirênicos anucleados, que não são capazes de fertilização. Até cerca de 90% do esperma pode ser apirênico. Tais espermatozoides podem fornecer nutrientes à fêmea que podem afetar seu sucesso reprodutivo e tais espermatozoides não funcionais também ocupam o órgão de estocagem de esperma. Esses espermatozoides não funcionais têm um impacto importante na diminuição da receptividade da fêmea a outros machos. Assim, o ejaculado, o principal indicador do sucesso do macho na seleção intersexual, também foi fortemente modulado pela competição intrassexual entre machos. Portanto, os genes afetando a produção de espermatozoide não funcional em machos fornecem uma segunda unidade de seleção.

Alvos acima do indivíduo:

Experimentos de Dobzhansky com *Drosophila pseudoobscura* –
Inversão cromossômica (comporta-se como um único locus – sem recombinação) – seleção dependente de frequência, ou seja, interação entre indivíduos e frequências dos genótipos na população!



Alvos acima do indivíduo:

Mutualismo – Co-evolução??? (quando uma espécie exerce uma pressão seletiva sobre, e evolue em resposta à, outra espécie = impacto recíproco sobre a variação genética de duas (ou mais?) espécies.)

Formica fusca x lagarta da borboleta *Glaucopsyche lygdamus*.



Alvos acima do indivíduo: Seleção de parentesco e seleção de grupo

Tabela 11.2

Sobrevivência de ninhadas da gralha dos arbustos da Flórida em ninhos onde os auxiliares foram removidos experimentalmente ou não foram manipulados. A prole dos grupos experimentais tinha menor sobrevivência durante e imediatamente após o período de cuidados pelos pais, mas não no estágio de ovo. Esses resultados são de 1987; a diferença após a emplumação, em 1988, foi semelhante, mas a diferença pré-emplumação não foi. Modificada de Mumme (1992).

	Grupos experimentais (auxiliares removidos)	Grupos-controle (auxiliares presentes)
Tamanho inicial da amostra	45	63
% de sobrevivência do ovo à eclosão	67	68
% de sobrevivência da eclosão à emplumação	30	63
% de sobrevivência da emplumação ao 60º dia	33	81
% de sobrevivência do ovo ao 60º dia	7	35



Resumo:

Nunca confunda “alvo de seleção” com “unidade de seleção”. Alvo é o nível de organização biológica que apresenta o fenótipo sob seleção enquanto unidade é o nível de organização genética que responde a seleção