

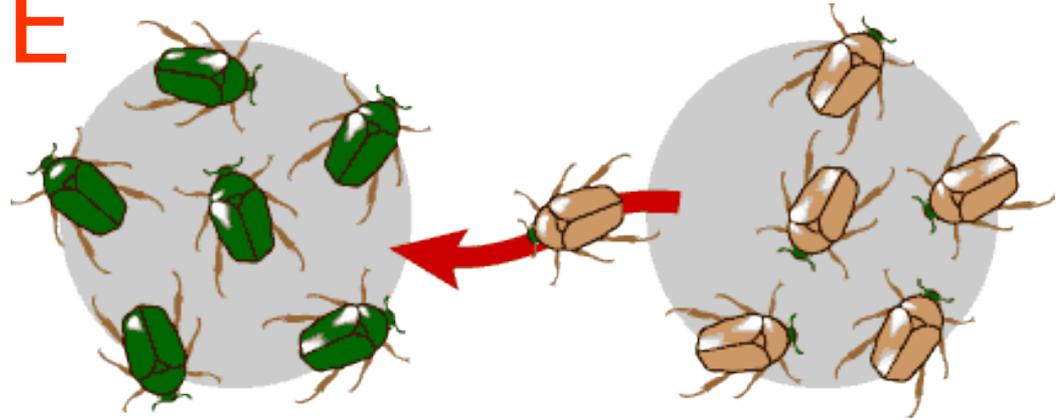
# **GENETICS AND MOLECULAR BIOLOGY FOR ENVIRONMENTAL ANALYSIS**

## **MOLECULAR ECOLOGY LESSON 11: POPULATION GENETICS**

**Prof. Alberto Pallavicini**  
**pallavic@units.it**

# CAMBIAMENTI SISTEMATICI

## MIGRAZIONE



La migrazione è un fenomeno per cui in una popolazione, con una sua determinata struttura genetica, arrivano individui con una struttura genetica differente, si ha cioè un *flusso genico*.



- Bisogna ricordare, però, che se un migrante non ha successo in un nuovo habitat, e quindi non si riproduce, la **migrazione** è avvenuta, ma non si può dire che ci sia stato flusso genico, visto che i suoi geni non si integrano nella popolazione.



Il fenomeno può essere **occasionale o sistematico** quando questo afflusso di migranti avviene regolarmente.

Può essere per esempio il caso di una popolazione di pesci che si trovi in un bacino posto più in basso e che riceve regolarmente una certa quantità di individui da una popolazione abitante un bacino posto più in alto.



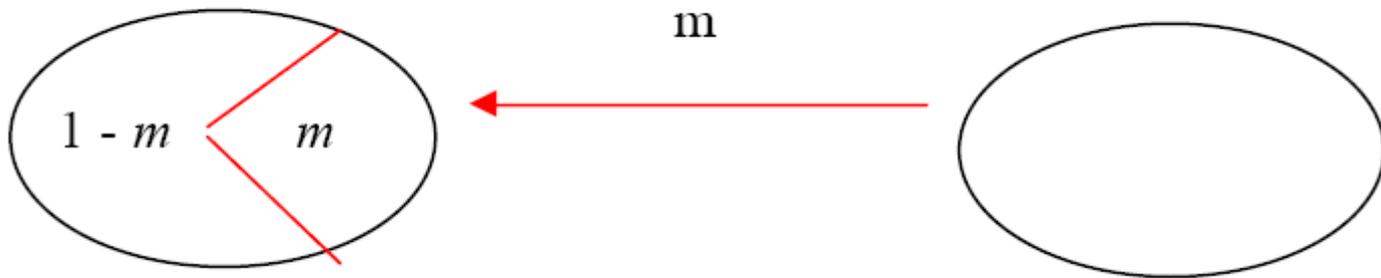
L'effetto di questa migrazione è **di modificare continuamente la struttura genetica della popolazione** che riceve gli immigranti, così che si ha una tendenza ad uniformare la struttura genetica della popolazione verso la quale si ha migrazione a quella della popolazione da cui provengono gli immigranti.



# MIGRAZIONE UNIDIREZIONALE

- Si parla di migrazione unidirezionale quando la migrazione avviene da una popolazione (A) ad un'altra (B), senza un'eguale migrazione nella direzione opposta.
- Si indica con **m** il tasso di migrazione ovvero la proporzione di individui che non discendono da genitori residenti, ma da immigrati dell'ultima generazione.





- Nella versione più semplice del modello ad isole, una frazione  $m$  di individui lascia ad ogni generazione ciascuna delle sottopopolazioni, e forma il pool genico dei migranti.
- I migranti sono scelti completamente a caso all'interno delle sottopopolazioni, e quindi in maniera indipendente dal loro genotipo.



Chiamiamo **m** la frazione costituita dagli immigranti (tasso di migrazione); **1 - m** costituirà la quota relativa alla popolazione originaria; questa avrà una frequenza di un allele pari a  $q_0$ , mentre negli immigranti la frequenza di questo allele sarà  $q_m$ .

Dopo l'immigrazione la frequenza sarà cambiata in:

$$q_1 = m \cdot q_m + (1 - m) \cdot q_0$$

$$q_1 = m \cdot (q_m - q_0) + q_0$$



Definiamo  $\Delta_q$  la variazione della  
frequenza allelica in una generazione;  
avremo:

$$\Delta_q = q_1 - q_0 = m \cdot (q_m - q_0) = m \cdot q_m - m \cdot q_0$$



Per la definizione di equilibrio, questo si avrà quando  $\Delta_q = 0$ .

Ciò si ottiene quando  $m \cdot (q_m - q_o) = 0$ ,  
cioè

o  $m = 0$ , ossia non si ha migrazione,

o  $q_m = q_o$ , cioè la frequenza  
dell'allele nelle due popolazioni è  
uguale.



Osserviamo però che la migrazione ha anche un altro effetto: **modifica le frequenze genotipiche.**

La frazione  $m$  di immigranti avrà una sua composizione genotipica che, se la popolazione d'origine è in equilibrio di Hardy-Weinberg sarà:

$$D_m = p_m^2 \quad H_m = 2p_m q_m \quad R_m = q_m^2$$



Dopo l'immigrazione avremo (OSSERVATI)

$$R_1 = mR_m + (1-m)R_o = m q_m^2 + (1-m) q_o^2 = m(q_m^2 - q_o^2) + q_o^2$$

$$D_1 = mD_m + (1-m)D_o = m p_m^2 + (1-m) p_o^2 = m(p_m^2 - p_o^2) + p_o^2$$

Mentre (ATTESI):

$$q_1 = m \cdot (q_m - q_o) + q_o$$
$$p_1 = m \cdot (p_m - p_o) + p_o$$

e:

$$q_1^2 = m^2 \cdot (q_m - q_o)^2 + 2m \cdot q_o \cdot (q_m - q_o) + q_o^2$$

$$p_1^2 = m^2 \cdot (p_m - p_o)^2 + 2m \cdot p_o \cdot (p_m - p_o) + p_o^2$$

il numero di omozigoti non  
rispecchia la legge di Hardy-  
Weinberg.

Abbiamo infatti un eccesso di  
omozigoti:

$$\begin{aligned}R_1 - q_1^2 &= m(q_m^2 - q_o^2) + q_o^2 - m^2(q_m - q_o)^2 - 2mq_o(q_m - q_o) - q_o^2 \\ &= m(q_m - q_o)(q_m + q_o - 2q_o) - m^2(q_m - q_o)^2 \\ &= m(q_m - q_o)^2(1-m) \\ R_1 - q_1^2 &= m(1-m)(q_m - q_o)^2\end{aligned}$$



quantità positiva, e  
analogamente:

$$D_1 - p_1^2 = m(1-m)(p_m - p_o)^2$$

Osserviamo che le due differenze sono  
identiche in quanto

$$(q_m - q_o) = (p_o - p_m)$$

Invece il numero di eterozigoti è  
inferiore a quello atteso:

$$H_1 - 2p_1 q_1 = -2m(1-m)(p_m - p_o)^2$$

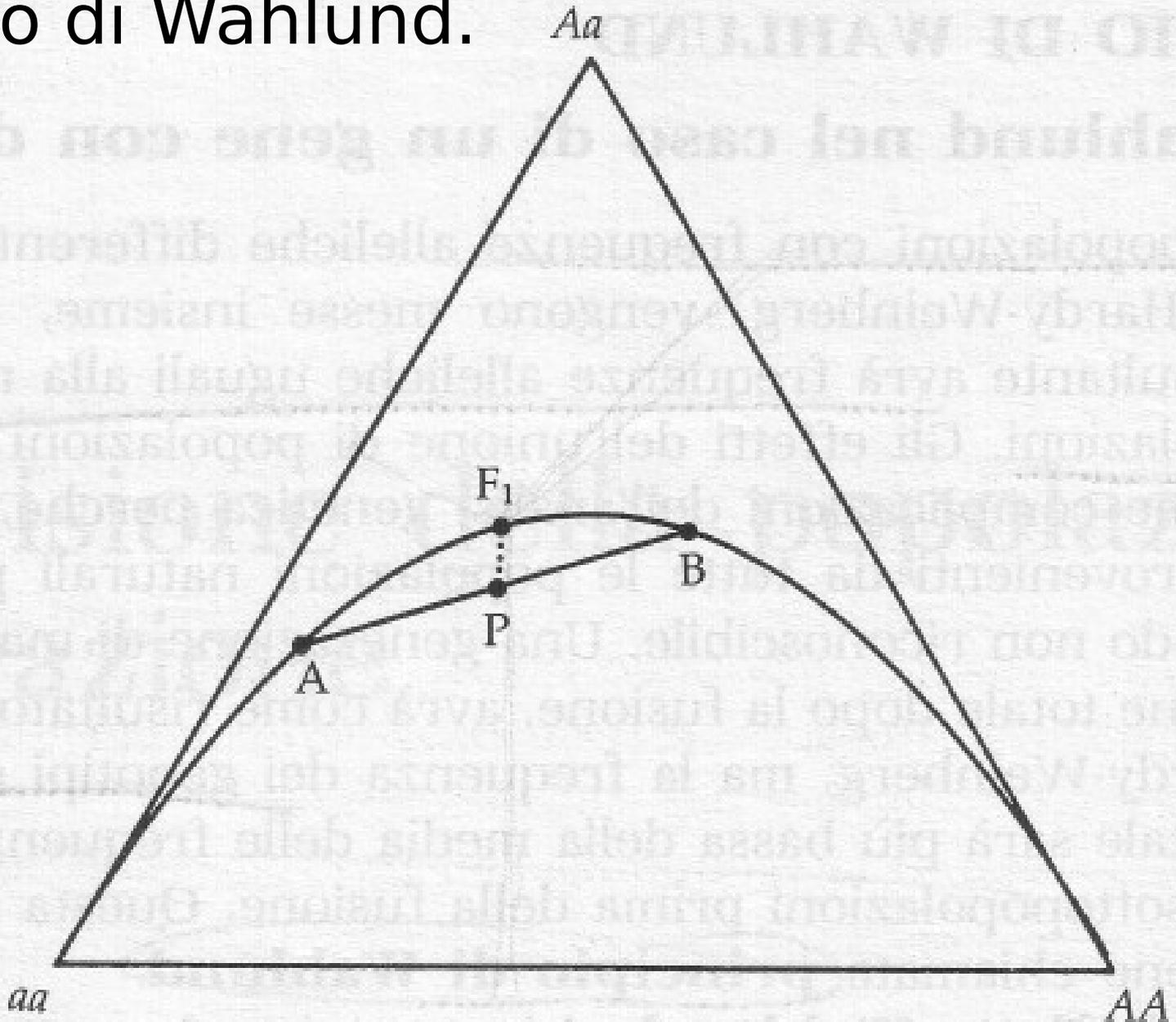
- Se la migrazione cessa, alla generazione successiva il numero di omozigoti torna all'equilibrio di Hardy-Weinberg, per cui diminuisce, mentre si innalza il numero di eterozigoti.



- La diminuzione del numero di eterozigoti rispetto alla quantità attesa prende il nome di effetto Wahlund.
- Il ritrovare in una popolazione un eccesso di omozigoti può pertanto suggerire che si sia di fronte ad una regione in cui due popolazioni finitime si mescolano.



Diagramma di De Finetti che illustra il principio di Wahlund.



- Per capire gli effetti della rottura degli isolati si immagina una popolazione di scoiattoli grigi che, a causa dell'effetto del fondatore, ha una frequenza dell'albinismo uguale al 16%.
- In una foresta confinante esiste un'altra popolazione in cui la mutazione per l'albinismo è assente, quindi la frequenza di questo allele è uguale a zero.



- In totale, la frequenza di albinici nelle due popolazioni è  $(0,16 + 0)/2 = 8\%$ .
- Se le due popolazioni si fondono e l'accoppiamento degli individui avviene a caso, la frequenza allelica per la mutazione dell'albinismo risulterà  $[(0,16)^{1/2} + (0)^{1/2}]/2 = 0,2$

e la frequenza del fenotipo omozigote sarà uguale al 4%



# Selezione

Il concetto di selezione è strettamente legato alla teoria darwiniana.

Questo concetto è comunemente legato all'idea di una lotta per la sopravvivenza, suggerendo immagini di scontri, più o meno cruenti, tra individui, scontri nei quali sopravvive il più forte. Già Darwin parlava però di sopravvivenza del meglio adattato (survival of the fittest).



L'immagine migliore che possiamo proporci è quella della **selezione come successo riproduttivo**: la selezione opera a favore di quegli individui che producono un maggior numero di individui che possiedono un genotipo, un'informazione genetica, simile alla propria.



Questa visione non solo ci libera da un'immagine cruenta di lotta, ma ci permette di considerare anche situazioni in cui non esiste **diretta continuità genetica** tra individui

un'ape operaia, sterile, può favorire la sopravvivenza di altre api che non sono sue dirette discendenti, ma solo sue sorelle, fertili, e che tuttavia condividono con essa alcune caratteristiche genetiche.



Al concetto di selezione, che suggerisce l'eliminazione di alcuni individui, si sostituisce quello di adattamento (**fitness**), che considera invece il successo storico di un genotipo, o di un sistema genotipico.

*Nel corso dello sviluppo di un individuo possiamo distinguere diverse tappe, ad ognuna delle quali può aversi una selezione.*



Esisterà una selezione per quanto riguarda **la capacità di uno zigote** a svilupparsi in adulto, selezione che riguarderà prima la vitalità dello zigote stesso, poi dell'embrione successivamente di vari stadi giovanili.

Successivamente, diventato adulto, un individuo dovrà competere con altri individui della propria specie per entrare nel gioco riproduttivo: è quella che Darwin chiamava ***selezione in rapporto al sesso.***



Possiamo considerare affini a questo processo i fenomeni per cui individui favoriscono la riproduzione di "parenti", cioè di altri individui a loro geneticamente affini.

Potrà aversi poi una **a competizione tra gameti**: anche a questo livello potrà verificarsi una selezione, in quanto alcuni tipi di gameti possono essere prodotti in misura maggiore (**deriva meiotica**) oppure alcuni possono attuare la fecondazione più facilmente di altri (**selezione meiotica**).



Inoltre la selezione può agire:  
sia direttamente su una **singola forma allelica**,

sia su un certo **genotipo** (nel caso delle forme diploidi quindi sui differenti genotipi possibili in base alla variabilità allelica),

sia su particolari **strutture genotipiche** di una popolazione, in relazione al sistema gamico da queste presentato.



**Selezione ed adattamento** possono essere misurati con opportuni coefficienti. Indichiamo con **s** il *coefficiente di selezione* e **w** il *coefficiente di adattamento*.

Se indichiamo con 1 il valore del coefficiente di adattamento più elevato, gli altri valori di adattamento saranno  $w_i < 1$

ed il

coefficiente di selezione sarà

$$s_i = 1 - w_i.$$



Consideriamo innanzitutto la selezione contro o a favore di determinati genotipi, nel caso di **due alleli soltanto**.

- Allo scopo di comprendere la genetica dei tratti fenotipici (inclusa la fitness), occorre considerare le modalità con cui operano i geni, cioè *come i genotipi determinano i fenotipi*.

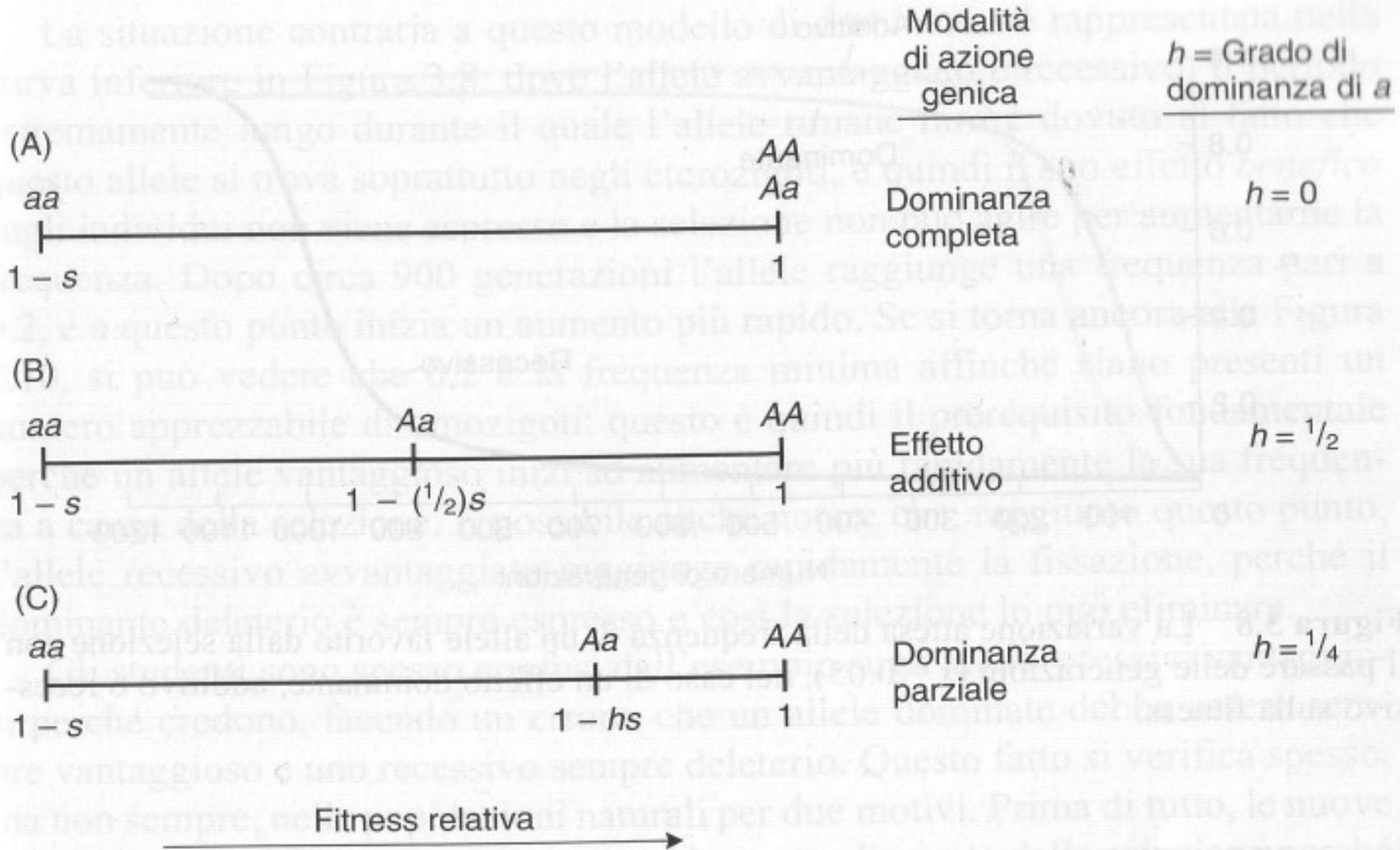


- Per ora verranno considerate soltanto due modalità, **l'additività (codominanza) e la dominanza**, che si possono anche guardare come due forme diverse di espressione fenotipica del gene.
- La forma più semplice di dominanza è la dominanza completa, nella quale l'eterozigote ha lo stesso fenotipo di uno dei due omozigoti



- La dominanza completa è solamente un estremo, e il grado di dominanza di un allele relativamente all'altro allele che si trova allo stesso locus può variare in maniera continua.



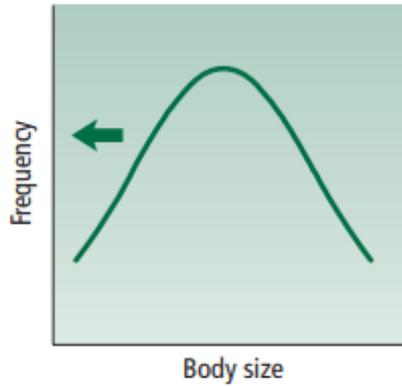


# SELEZIONE A COEFFICIENTI COSTANTI

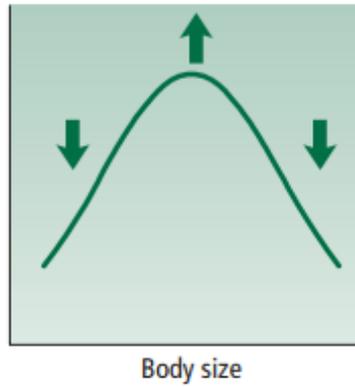
Sono possibili cinque casi differenti; la seguente tabella li elenca, indicando i valori  $w$  di adattamento di ogni genotipo:

genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$	
caso				
1 -	1	1	$1 - s$	
2 -	1	$1 - s$	$1 - s$	
3 -	1	$1 - s_{12}$	$1 - s_{22}$	$s_{12} < s_{22}$
4 -	$1 - s_{11}$	1	$1 - s_{22}$	
5 -	1	$1 - s_{12}$	$1 - s_{22}$	$s_{12} > s_{22}$

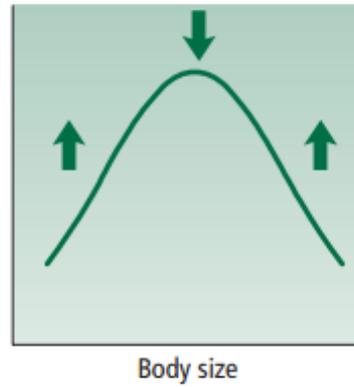
(a) Directional selection



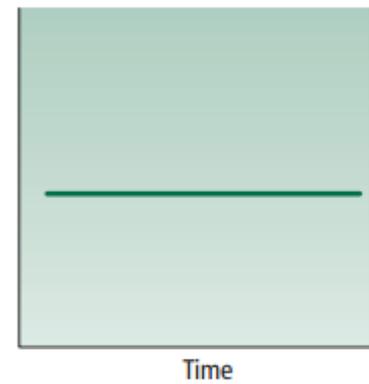
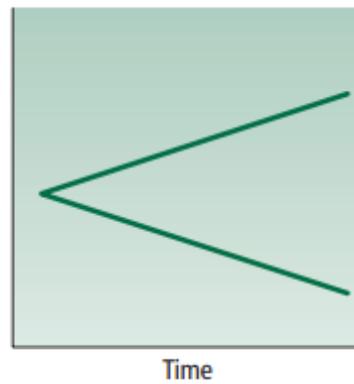
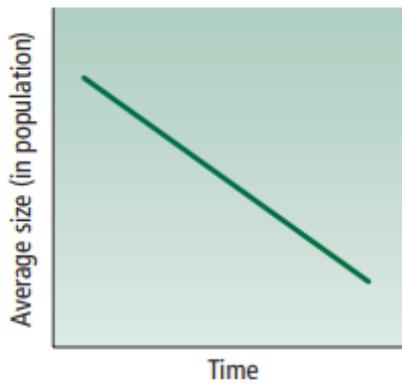
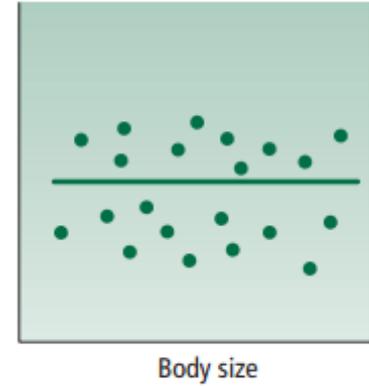
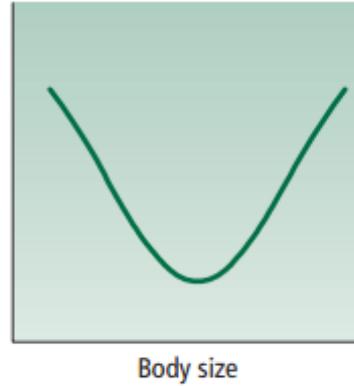
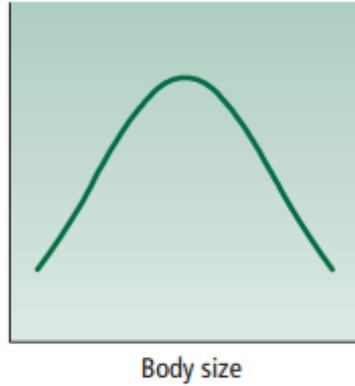
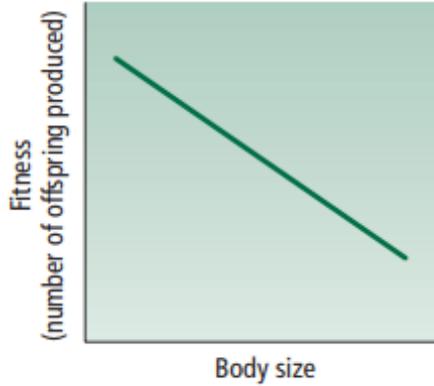
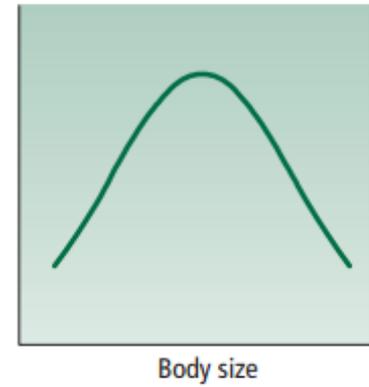
(b) Stabilizing selection



(c) Disruptive selection



(d) No selection



Studiamo le variazioni che abbiamo in una generazione delle frequenze alleliche in ognuno di questi casi e le condizioni di equilibrio.

1) Si tratta di ***selezione contro un allele recessivo***: solo un genotipo risulta selezionato.

Consideriamo le frequenze genotipiche alla generazione 0 ed il numero di gameti prodotti a questa generazione.

genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
caso			
1 -	1	1	1 - s



genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
w	1	1	1 - s
frequenza genotipi	$p_o^2$	$2p_oq_o$	$q_o^2$
gameti prodotti	$p_o^2$	$2p_oq_o$	$q_o^2(1-s)$
totale gameti prodotti:		$1 - sq_o^2$	



Possiamo valutare allora la frequenza allelica alla generazione successiva:

$$q_1 = \frac{p_0 \cdot q_0 + q_0^2 \cdot (1-s)}{1-s \cdot q_0^2} = \frac{q_0 \cdot (p_0 + q_0 \cdot (1-s))}{1-s \cdot q_0^2} = \frac{q_0 \cdot (1-s \cdot q_0)}{1-s \cdot q_0^2}$$

per cui la frequenza dell'allele *a* diminuisce

All'equilibrio dobbiamo avere

$$\Delta_q = q_1 - q_0 = \frac{q_0 - s \cdot q_0^2 - q_0 + s \cdot q_0^3}{1-s \cdot q_0^2} = \frac{-s \cdot q_0^2 \cdot (1-q_0)}{1-s \cdot q_0^2} = \frac{-s \cdot p_0 \cdot q_0^2}{1-s \cdot q_0^2} = 0$$



Si ha pertanto equilibrio solo se  $q=0$ , cioè scomparire l'allele  $a_2$ , oppure se  $p=0$ , cioè non esiste l'allele  $a_1$ .

Tale tipo di selezione non conduce rapidamente alla scomparsa dell'allele svantaggiato.

Anche nel caso in cui  $\mathbf{s=1}$ , come avviene per esempio nel caso di selezione artificiale, a bassi valori di  $\mathbf{q}$  avremo un basso valore di  $\mathbf{\Delta q}$ .



Infatti  
(s=1):

$$\Delta_q = -\frac{s \cdot p \cdot q^2}{1 - s \cdot q^2} = -\frac{p \cdot q^2}{p \cdot (1 + q)} = -\frac{q^2}{1 + q}$$

$$q_1 = q_0 - \frac{q_0^2}{1 + q_0} = \frac{q_0}{1 + q_0} \quad *$$

$$\frac{1}{q_1} = \frac{1}{q_0} + 1 \qquad \frac{1}{q_2} = \frac{1}{q_1} + 1 = \frac{1}{q_0} + 2$$

e,  
genericamente:

$$\frac{1}{q_t} = \frac{1}{q_0} + t \quad \text{da cui} \quad q_t = \frac{q_0}{1 + t \cdot q_0} \text{ e } t = \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_0}$$

\* Equazione usata per dimostrare che l'eugenetica sarebbe un processo troppo lento

Il numero di generazioni necessarie per dimezzare la frequenza di un allele sarà quindi:

$$t = 1 / q$$

Il numero di generazioni necessario per dimezzare la frequenza dell'allele sarà quindi inversamente proporzionale a questa frequenza e, per frequenze basse diventa inefficace:

*l'allele ormai è, come abbiamo già visto, contenuto soprattutto negli eterozigoti, che non sono sottoposti a selezione.*



## 2) Selezione contro un allele dominante

un solo genotipo raggiunge  $w=1$ , mentre gli altri due sono sottoposti ad una selezione uguale.

genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
caso			
1 -	1	1	$1 - s$
2 -	1	$1 - s$	$1 - s$



genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
w	1	$1 - s$	$1 - s$

frequenza genotipi	$p_o^2$	$2p_oq_o$	$q_o^2$
-----------------------	---------	-----------	---------

gameti prodotti	$p_o^2$	$2p_oq_o(1-s)$	$q_o^2(1-s)$
--------------------	---------	----------------	--------------

totale gameti  
prodotti:  $1 - s(1 - p_o^2)$



$$q_1 = \frac{q_0 \cdot (1 - s)}{1 - s \cdot (1 - p_0^2)}$$

$$\Delta_q = q_1 - q_0 = \frac{-s \cdot q_0 \cdot p_0^2}{1 - s \cdot (1 - p_0^2)}$$

Anche in questo caso si tende alla comparsa di  $a$ , ma con una velocità maggiore.



### 3) Selezione contro un allele che presenta dominanza incompleta

genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
w	1	$1-s_{12}$	$1-s_{22}$

con  $s_{12} < s_{22}$

Ponendo  $s_{22} = s$  e  $s_{12} = hs$  con  $0 < h < 1$   
abbiamo:



genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
w	1	$1-hs$	$1-s$

Frequenza

genotipi	$p_o^2$	$2p_oq_o$	$q_o^2$
----------	---------	-----------	---------

Gameti

prodotti	$p_o^2$	$2p_oq_o(1-hs)$	$q_o^2(1-hs)$
----------	---------	-----------------	---------------

totale gameti prodotti:  $1 - 2hsp_oq_o - sq_o^2$



$$\Delta_q = q_1 - q_0 = \frac{-\mathbf{s} \cdot q_0 \cdot p_0 \cdot (q_0 + \mathbf{h} - 2 \cdot \mathbf{h} \cdot q_0)}{1 - 2 \cdot \mathbf{h} \cdot \mathbf{s} \cdot p_0 \cdot q_0 - \mathbf{s} \cdot q_0^2}$$

Si avrà  $\Delta q = 0$  non solo per  $q^\wedge = 0$  e  $p^\wedge = 0$ , ma anche per:

$$q^\wedge = \frac{\mathbf{h}}{2 \cdot \mathbf{h} - 1}$$



$$\hat{q} = \frac{\mathbf{h}}{2 \cdot \mathbf{h} - 1}$$

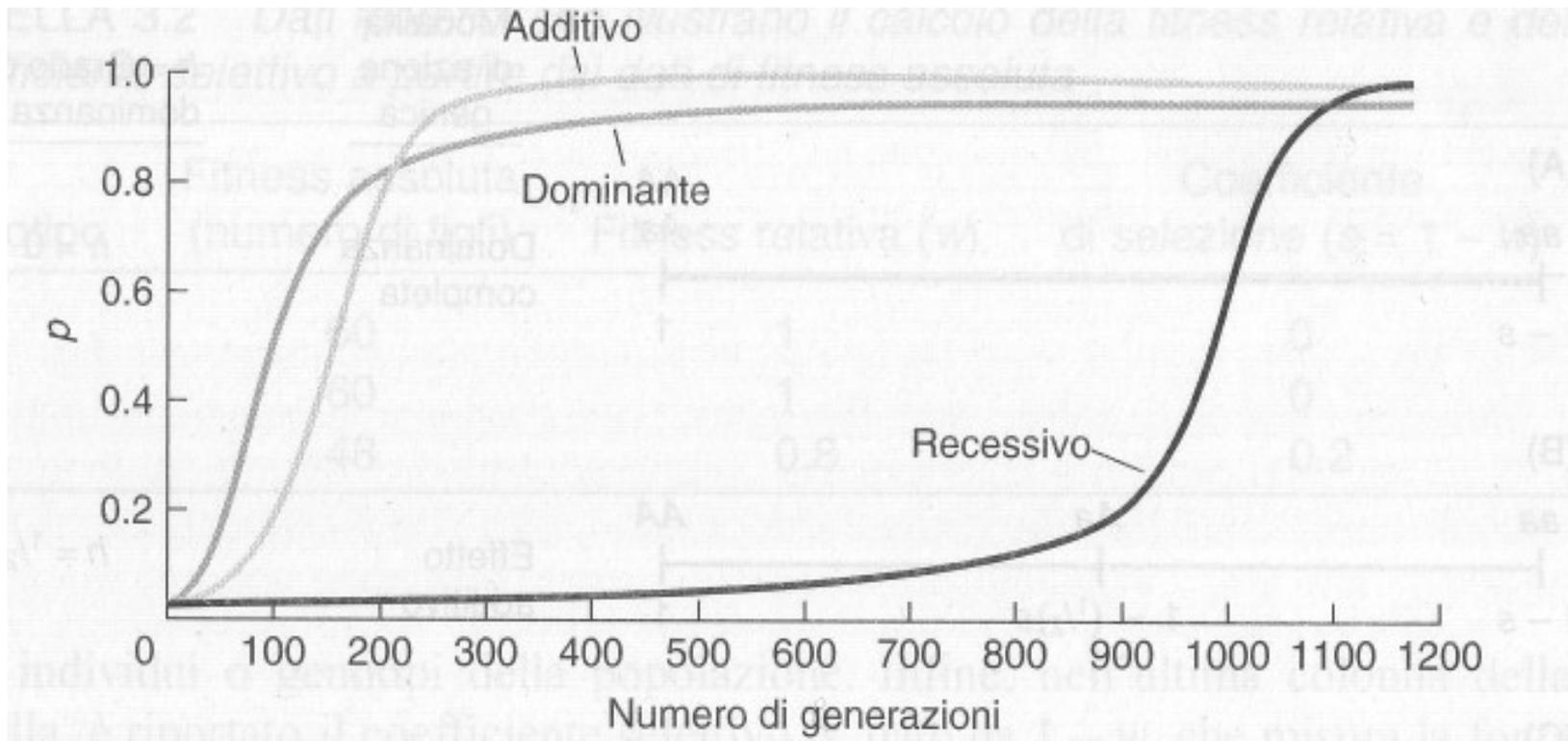
Ma osserviamo che se  $h > 0$ , per avere  $\hat{q} \leq 1$  deve essere

$$h \leq 2h - 1 \quad \text{cioè} \quad h \geq 1$$

contrariamente all'ipotesi, per cui le uniche soluzioni valide sono  $\hat{q} = 0$  e  $\hat{p} = 0$  e  $\Delta q$  sarà sempre negativo.

Pertanto anche in questo caso si tende alla scomparsa di  $a_2$ , con dinamiche che dipendono dai valori di  $s$  e  $h$ .





La variazione attesa della frequenza di un allele favorito dalla selezione con il passare delle generazioni ( $s = 0.05$ ), nel caso di un effetto **dominante, additivo o recessivo** sulla fitness

## 4) SELEZIONE A FAVORE DELL'ETEROZIGOTE.

genotipi	$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
w	$1 - s_{11}$	1	$1 - s_{22}$
frequenza genotipi	$p_0^2$	$2p_0q_0$	$q_0^2$
gameti prodotti	$p_0^2(1-s_{11})$	$2p_0q_0$	$q_0^2(1-s_{22})$

totale gameti prodotti:  $1 - s_{11}p_0^2 - s_{22}q_0^2$

$$\Delta_q = \frac{q_0 \cdot p_0 \cdot (s_{11} \cdot p_0 - s_{22} \cdot q_0)}{1 - s_{11} \cdot p_0^2 - s_{22} \cdot q_0^2}$$

In questo caso per  $\Delta q = 0$ , oltre le banali soluzioni  $q^{\wedge} = 0$  e  $p^{\wedge} = 0$ , abbiamo anche  $s_{11}p_0 = s_{22}q_0$ , cioè:

$$q^{\wedge} = \frac{s_{11}}{s_{11} + s_{22}}$$

Una selezione a favore di un eterozigote porta pertanto ad un equilibrio con un determinato valore di  $q$  compreso tra 0 e 1 che determina il mantenimento nella popolazione di omozigoti  $a_1a_1$  (con frequenza  $p^2$ ) e di omozigoti  $a_2a_2$  (con frequenza  $q^2$ ) che sono meno adattati.



l'adattamento massimo della popolazione si ha per una struttura genetica che vede **la presenza di individui sfavoriti.**

Possiamo considerare genericamente, non solo per questo caso, il valore

$$W = w_{11}p^2 + w_{12}2pq + w_{22}q^2$$

Questa è una **media pesata** nella quale il valore di fitness è pesato per il corrispettivo genotipo



$$W = (w_{11} + w_{22} - 2w_{12})q^2 + 2(w_{12} - w_{11})q + w_{11}$$

come il valore dell'adattamento globale della popolazione.

Tale funzione è rappresentata da una parabola, rivolta verso l'alto o il basso a seconda del segno di

$$(w_{11} + w_{22} - 2w_{12}).$$



- Il massimo (o il minimo) assunto da questa parabola si avrà per

$$\frac{dW}{dq} = 0 \quad \text{cioè per} \quad q^{\wedge} = \frac{w_{11} - w_{12}}{w_{11} + w_{22} - 2 \cdot w_{12}}$$

- Nel caso di **selezione a favore dell'eterozigote** possiamo porre  $w_{12} = 1$  ed i valori di  $w_{11}$  e  $w_{22}$  saranno inferiori ad 1; pertanto avremo:

$$(w_{11} + w_{22} - 2w_{12}) < 0,$$

la parabola sarà rivolta verso il basso e

costituirà un massimo.

$$q^{\wedge} = \frac{w_{11} - 1}{w_{11} + w_{22} - 2}$$



Tale valore corrisponde a quello della equazione

$$\hat{q} = \frac{\mathbf{s}_{11}}{\mathbf{s}_{11} + \mathbf{s}_{22}}$$

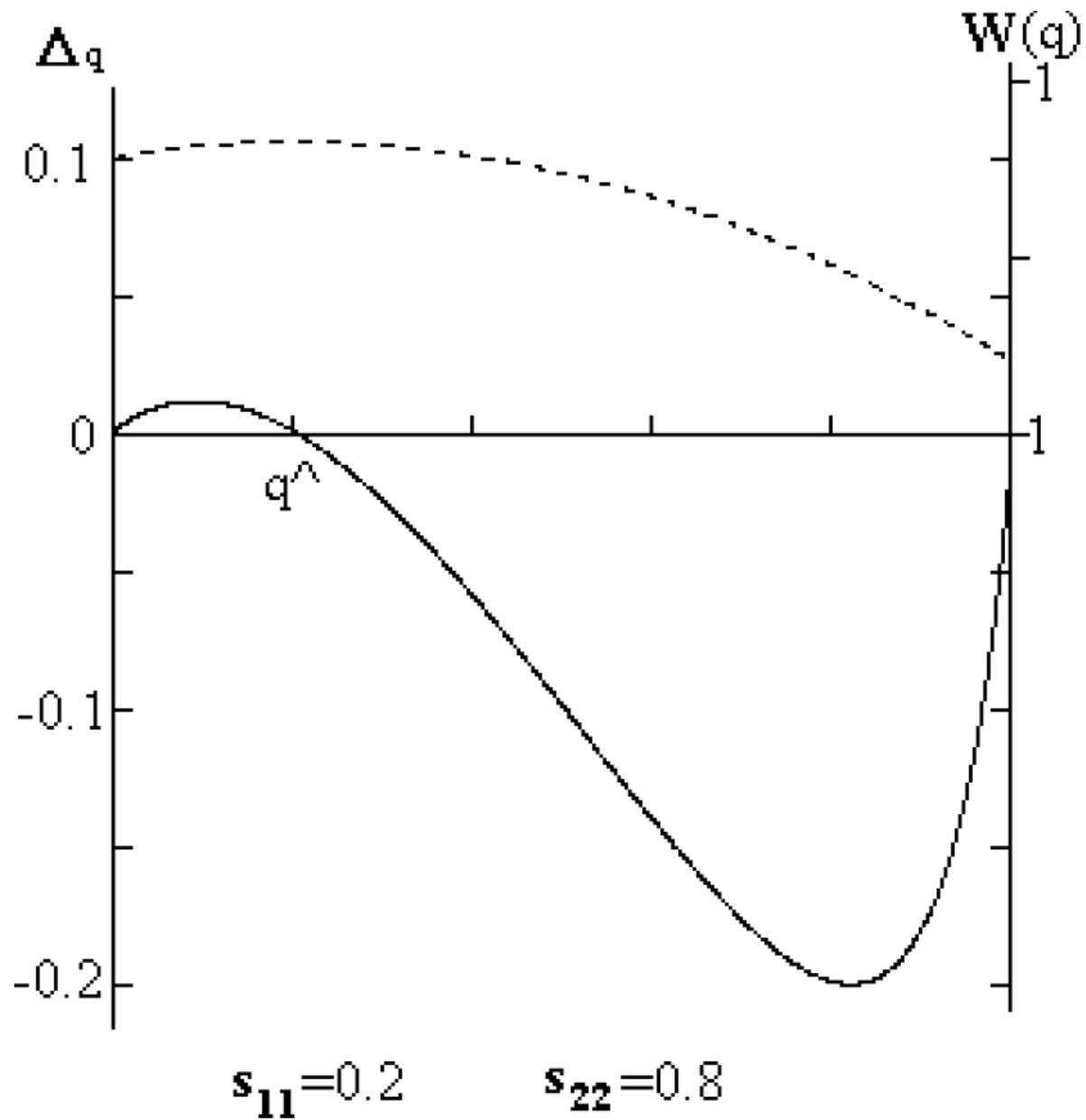
in quanto  $w_{11} = 1 - s_{11}w_{22} = 1 - s_{22}$  e sostituendo otteniamo appunto l'equazione

$$\hat{q} = \frac{\mathbf{w}_{11} - 1}{\mathbf{w}_{11} + \mathbf{w}_{22} - 2}$$

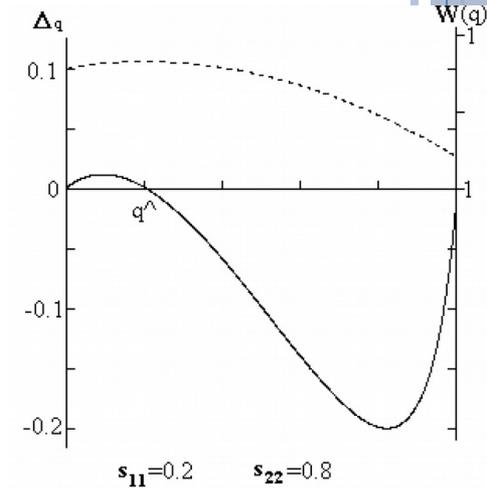


Il punto di equilibrio è quello in cui si ha il valore massimo di adattamento: si tratta di un equilibrio stabile, mentre i punti  $\hat{q} = 0$  e  $\hat{q} = 1$  saranno punti di equilibrio instabile.





- Per valori di  $q$  compresi tra 0 e  $q^{\wedge}$ ,  $\Delta q$  è **positivo**, per cui  $q$  tende ad aumentare, per valori compresi tra  $q^{\wedge}$  e 1,  $\Delta q$  è **negativo**, per cui  $q$  tende a diminuire;  $q^{\wedge}$  è punto di equilibrio stabile, in cui  $W$  assume il valore massimo.



Un esempio classico di processo selettivo di questo tipo riguarda la drepanocitosi in presenza di malaria nell'uomo.



# SELEZIONE CONTRO L'ETEROZIGOTE.

genotipi

$a_1a_1$

$a_1a_2$

$a_2a_2$

w

1

$1 - s_{12}$

$1 - s_{22}$

con  $s_{12} > s_{22}$

Possiamo trattare questo caso come nel caso di selezione contro un allele che presenta dominanza incompleta, ma ponendo:

$$s_{22} = s \text{ e } s_{12} = hs \text{ con } h > 1$$



○ Come nel caso precedente

avremo:

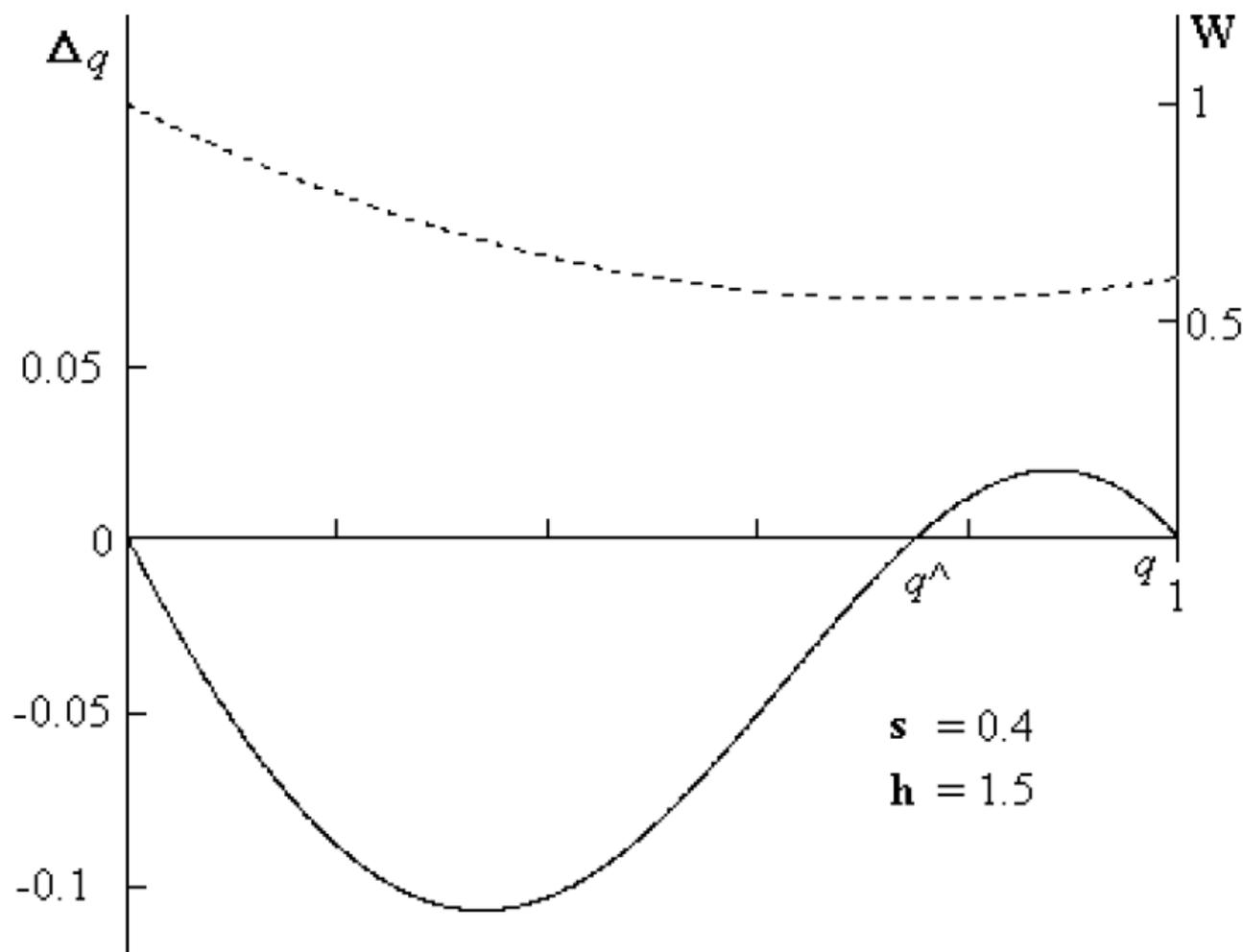
$$\Delta_q = q_1 - q_0 = \frac{-\mathbf{s} \cdot q_0 \cdot p_0 \cdot (q_0 + \mathbf{h} - 2 \cdot \mathbf{h} \cdot q_0)}{1 - 2 \cdot \mathbf{h} \cdot \mathbf{s} \cdot p_0 \cdot q_0 - \mathbf{s} \cdot q_0^2}$$

con equilibrio ( $\Delta q = 0$ ) per

$$q = 0 \quad q = 1 \quad q^{\wedge} = \frac{\mathbf{h}}{2 \cdot \mathbf{h} - 1}$$

dove sarà valida anche l'ultima soluzione  
in quanto per  $h > 1$  si ha  $0 < q^{\wedge} < 1$ .

- Osserviamo però che per valori di  $q_0 < q^{\wedge}$  risulta  $\Delta q < 0$ , mentre per valori di  $q_0 > q^{\wedge}$  risulta  $\Delta q > 0$  e pertanto si ha un grafico di questo tipo



- Potremo pertanto in questo caso trovare eterozigoti soltanto se la popolazione non è isolata, ma ad essa affluiscono per migrazione individui con una struttura genotipica diversa.
- In tali popolazioni, come abbiamo visto verificheremo una mancanza di eterozigoti ed un eccesso di omozigoti (effetto Wahlund).



# Selezione a coefficienti variabili

I casi sopra mostrati sono tutti casi a coefficienti di selezione costanti.

I coefficienti di selezione possono però essere variabili e funzione di altri parametri, come densità della popolazione, fattori ambientali che variano ciclicamente o altri.

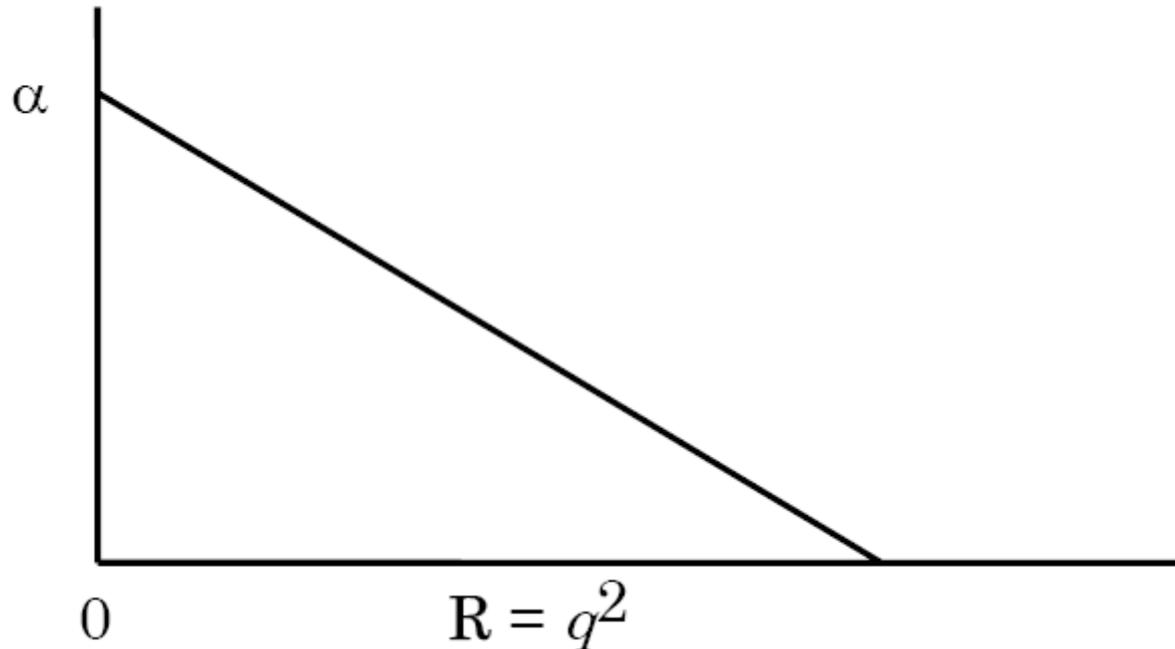


Per esempio il valore di adattamento di un genotipo può **essere funzione della frequenza dello stesso genotipo.**

Immaginiamo che una condizione omozigote offra una protezione di tipo mimetico; tale protezione potrà essere tanto più efficace quanto meno sarà presente nella popolazione, cioè quanto meno frequenti sono gli individui protetti.



Nel caso più semplice possiamo immaginare una relazione lineare del tipo illustrato nel seguente grafico  $w_{22}$



per cui  $w_{22} = \alpha - \beta q^2$



- Posti  $w_{11}$  e  $w_{12}=1$ , se c'è vantaggio, sarà  $\alpha > 1$

Avremo:

genotipi		$a_1a_1$	$a_1a_2$	$a_2a_2$
	w	1	1	$\alpha - \beta q_0^2$
frequenza genotipi		$p_0^2$	$2p_0q_0$	$q_0^2$
gameti prodotti		$p_0^2$	$2p_0q_0$	$q_0^2(\alpha - \beta q_0^2)$

totale gameti prodotti:  $1 - q_0^2(1 - \alpha + \beta q_0^2)$

da cui

$$\Delta_q = \frac{-p_0 \cdot q_0^2 \cdot (1 - \alpha + \beta \cdot q_0^2)}{1 - q_0^2 \cdot (1 - \alpha + \beta \cdot q_0^2)}$$



- L'equilibrio ( $\Delta q = 0$ ) si raggiunge per:

$$q_1 = 1$$

$$q_2 = 0$$

$$q_3 = \pm \sqrt{[(\alpha - 1)/\beta]}$$

Per  $0 \leq q < \sqrt{[(\alpha - 1)/\beta]}$   $\Delta q > 0$ ,

per  $q > \sqrt{[(\alpha - 1)/\beta]}$   $\Delta q < 0$ .



- Se  $\alpha - 1 < \beta$   $q_3 < 1$ , per cui  $q_3$  risulta punto di equilibrio stabile:
- per valori inferiori si tende ad aumentare la frequenza dell'allele, per valori superiori si tende a diminuirla.



- Si può ottenere un grafico di questo tipo:

