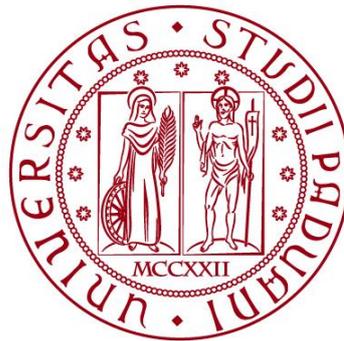


**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA**

**Corso di Laurea in Biologia**



**ELABORATO DI LAUREA**

**Come le femmine discriminano tra potenziali  
partner: il ruolo dei geni**

**Tutor: Prof.ssa Gabriella Margherita Mazzotta**

**Dipartimento di Biologia**

**Laureanda: Claudia Facchinello**

**ANNO ACCADEMICO 2021/2022**



# **INDICE**

Introduzione

Capitolo 1. La scelta femminile

1.1. Selezione naturale e selezione sessuale a confronto

1.2. Definizione di scelta femminile

Capitolo 2. Controllo genetico della scelta

2.1. I geni “buoni” del maschio

2.2. Il ruolo dell’inbreeding

2.3. Correlazione tra preferenza femminile e fitness della prole

Capitolo 3. Limiti delle ricerche

Conclusioni

Bibliografia

## **Introduzione**

La scelta femminile è un meccanismo di selezione sessuale tramite il quale una femmina sceglie il partner con cui accoppiarsi e dare origine alla prole.

Nonostante sia difficile comprendere ciò che si trova alla base di questo comportamento che spinge la femmina ad effettuare una scelta discriminando tra i potenziali partner, recentemente si è posta maggiore attenzione al ruolo che hanno i geni.

In questo elaborato si analizzano varie evidenze scientifiche che portano a sostenere che i geni abbiano un'importanza centrale nella scelta femminile, soprattutto per quanto riguarda la possibilità di migliorare la fitness della femmina stessa e della prole che ne deriva.

## Capitolo 1: La scelta femminile

### 1.1. Selezione naturale e selezione sessuale a confronto

Una delle domande della biologia alle quali non è stata ancora data una risposta chiara è la seguente: la selezione naturale e la selezione sessuale sono due meccanismi evolutivi distinti oppure la selezione sessuale è da considerare come parte di quella naturale? <sup>[1]</sup>

Il concetto di selezione naturale fu introdotto da Darwin nel suo famoso libro *On the Origin of Species* e con il tempo la definizione si è evoluta.

La selezione naturale viene definita come il processo attraverso il quale popolazioni in grado di riprodursi vengono selezionate in base al loro successo riproduttivo. Affinché si verifichi la selezione naturale a livello di un tratto è necessario che questo stesso tratto sia variabile all'interno della popolazione ed ereditabile, che la sua diversa espressione comporti un diverso successo riproduttivo e che di conseguenza la sua frequenza cambi all'interno della popolazione di generazione in generazione <sup>[1]</sup>.

La selezione naturale è la forza principale che porta all'adattamento nelle popolazioni naturali <sup>[2]</sup>.

Questo concetto si basa sul fatto che gli individui di una stessa specie presentano una certa variabilità tra loro, che si riflette sia a livello di fenotipo che di genotipo. Gli individui che presentano un fenotipo in grado di adattarsi meglio all'ambiente in cui vivono e questo fenotipo è ereditabile, sopravvivono, e hanno un maggiore successo riproduttivo; perciò, riescono a trasferire i loro geni alla prole dando origine al processo dell'evoluzione per selezione naturale <sup>[1]</sup>.

Al giorno d'oggi ci sono numerose evidenze di selezione naturale, come il noto caso del melanismo industriale della falena *Biston betularia*, ma anche in numerose specie di pesci, rettili e mammiferi, tra cui l'uomo stesso, come riportato da Nespolo R. F. (2003), nel cui lavoro vengono presentati anche numerosi esperimenti di selezione artificiale che supportano la teoria della selezione naturale <sup>[2]</sup>.

La selezione sessuale, a differenza di quella naturale, ad oggi non ha ancora una chiara definizione. In base al lavoro di Alonzo e Servedio (2019), infatti, le definizioni attuali mancano di diverse considerazioni, per esempio non menzionano geni o tratti, non chiarificano la differenza tra selezione sessuale e alcune forme di selezione naturale che si verificano durante la riproduzione, oppure non specificano se nella definizione rientra anche la variabilità nei partner o nella qualità della prole <sup>[3]</sup>.

Comunemente, per selezione sessuale si intende la selezione per tratti che determinano fenotipi diversi tra gli individui di una stessa popolazione, i quali comportano un differente successo riproduttivo che può essere causato dalla selezione intrasessuale, ovvero la competizione maschio-maschio, oppure dalla selezione intersessuale, chiamata preferenza femminile <sup>[1]</sup>.

I caratteri sessuali secondari danno origine al dimorfismo sessuale, che si osserva in numerose specie animali, e se ne distinguono due grandi classi: gli armamenti e gli ornamenti.

Gli armamenti derivano dalla selezione intrasessuale, in cui è il maschio che lotta con altri maschi della stessa specie per aggiudicarsi il controllo di una femmina o un gruppo di femmine con cui accoppiarsi.

Gli ornamenti, invece, si sono evoluti attraverso la selezione intersessuale, la quale consiste nella scelta femminile, in cui la femmina sceglie come partner riproduttivo il maschio con gli ornamenti più elaborati <sup>[1]</sup>.

Spesso selezione naturale e selezione sessuale sono in contrasto tra di loro. Nel caso della scelta femminile, per esempio, sono le femmine che operano una selezione sessuale in quanto scelgono un maschio in base a quanto maggiormente esagerato è un determinato tratto, facendo sì che la loro prole presenti anch'essa una grande esagerazione di quello stesso tratto. Tuttavia, spesso questi caratteri maschili rappresentando un rischio per il maschio perché diminuiscono le sue chances di sopravvivere in quanto entra in gioco la selezione naturale.

Dunque, risulta esserci sia un costo che un beneficio da parte del maschio nel diventare attraente <sup>[1][4]</sup>.

In alcune specie nelle quali la presenza della scelta femminile è accertata, selezione sessuale e selezione naturale non si escludono a vicenda, ma possono raggiungere un equilibrio, come riportato nel lavoro di Hine et al. (2002). Infatti, è dimostrato che le femmine esercitano una scelta nei confronti del carattere più elaborato, portando all'estremizzazione di quello stesso tratto del maschio, ma un carattere appariscente o ingombrante aumenta il rischio di predazione del maschio, il quale, quindi, ha minori probabilità di sopravvivenza e di trasferire i propri geni alla prole. I maschi attraenti hanno benefici dati dalla selezione sessuale, ma a questi si contrappongono i costi dati dalla selezione naturale; tuttavia, nella popolazione di *Drosophila serrata* presa in considerazione, sembra che si sia raggiunto un equilibrio tra i due tipi di selezione <sup>[4]</sup>.

## **1.2. Definizione di scelta femminile**

La scelta femminile è un meccanismo di selezione sessuale presente in numerose specie animali. Comporta la scelta, da parte della femmina, del partner con cui accoppiarsi basando questa scelta su una serie di caratteristiche che indicano che quel determinato maschio ha una qualità superiore rispetto ad altri maschi della stessa specie.

Nonostante la scelta sia effettuata prevalentemente dalle femmine, ci sono casi in cui si verifica un'inversione dei ruoli, in cui, quindi, è il maschio a scegliere la femmina con cui accoppiarsi, ma valgono gli stessi concetti.

La presenza di tratti stravaganti, esagerati e comportamenti particolari è dovuta alla scelta femminile <sup>[1]</sup>.

All'epoca di Darwin l'idea che le femmine di qualunque specie avessero capacità cognitive che permettessero loro di esercitare una scelta in modo da selezionare certi maschi invece di altri era inconcepibile; ad oggi però ci sono molte prove a supporto di ciò e la teoria è ampiamente accettata e riconosciuta dalla comunità scientifica.

Nell'ambito della scelta femminile, quindi, è fondamentale che le femmine siano capaci di distinguere ornamenti diversi, più o meno elaborati, portati da maschi diversi.

Questi tratti sembrano essere svantaggiosi per il maschio che li presenta, come nel caso della coda colorata e ingombrante del pavone, in quanto metterebbero maggiormente a rischio la sopravvivenza di quell'individuo rispetto a individui che non li portano.

Un maschio che presenta un carattere le cui dimensioni lo rendono ingombrante o vistoso, come una coda molto lunga o una livrea di colore acceso, fanno aumentare le probabilità di essere predato in quanto potrebbe avere difficoltà nella fuga ed essere avvistato più facilmente dal predatore. Altri costi a cui fa fronte il maschio consistono per esempio nell'investire una grande quantità di energia nel produrre una determinata struttura morfologica o un display di corteggiamento, nell'investire minor tempo per nutrirsi o nel donare il proprio cibo alla femmina, tutto questo con la possibilità di non essere comunque scelto come partner dalla femmina <sup>[1]</sup> <sup>[5]</sup>.

Anche le femmine possono incorrere in costi, in quanto il fatto di dover fare una scelta significa che esse escluderanno alcuni potenziali partner prima di accoppiarsi, rischiando di non trovare maschi adatti, trovarli troppo tardi rispetto ad altre femmine e aumentando la spesa energetica investita nella ricerca e il rischio di predazione <sup>[3]</sup>.

Ma allora perché la scelta femminile dovrebbe essere vantaggiosa?

Già Darwin riteneva che quelle stesse caratteristiche fossero vantaggiose nel momento in cui la loro esagerazione diventa attraente per le femmine, in modo da aumentare il successo di accoppiamento di quell'individuo <sup>[3]</sup>.

I numerosi costi associati alla scelta femminile devono essere superati dai benefici che ne ricavano sia i partner sia la prole che ne deriva.

I benefici possono essere diretti o indiretti.

Benefici diretti si hanno quando una femmina sceglie un maschio che le assicurerà una migliore sopravvivenza, per esempio le fornisce cibo o altre risorse, non presenta parassiti, aumenta il numero di nascituri o fornisce maggiori cure parentali. Nei benefici indiretti, invece, i geni risultano avere un ruolo importante: esiste una correlazione genetica tra la preferenza femminile e un tratto maschile. In particolare, una certa caratteristica del maschio può indicare lo stato di salute di quell'individuo, e la femmina, scegliendo di accoppiarsi con esso, tramanda quei geni alla prole, la quale avrà una qualità maggiore. Inoltre, la scelta può basarsi anche su maschi che hanno geni "compatibili", per esempio in modo da evitare l'inbreeding <sup>[1]</sup> <sup>[6]</sup>.

## Capitolo 2: Controllo genetico della scelta

### 2.1: I geni “buoni” del maschio

La scelta della femmina nei confronti di un determinato maschio può essere influenzata dai cosiddetti “geni buoni” del maschio.

È da pensare che i motivi per cui le femmine siano portate ad effettuare una scelta non derivino solo da benefici diretti che le femmine ottengono come cibo, protezione e cure parentali, ma derivino anche da benefici indiretti, soprattutto per quanto riguarda la fitness della prole.

In alcuni casi la femmina non ha benefici diretti, ma ottiene solamente la fertilizzazione delle uova; quindi, ci deve essere una spiegazione sul perché la femmina è portata a scegliere uno specifico partner <sup>[1]</sup>.

In alcuni studi è stato evidenziato come le femmine possano basare la scelta sulla qualità genetica del potenziale partner <sup>[4][5]</sup>; sono infatti numerosi gli esperimenti che dimostrano i benefici genetici della scelta femminile prendendo in considerazione organismi che appartengono a taxa molto diversi tra loro <sup>[7]</sup>.

Alcune caratteristiche del maschio come il colore o la massa del corpo dipendono dalle condizioni generali dell'individuo.

Le femmine, nella loro scelta, possono considerare diversi aspetti: la presenza di parassiti, il colore della livrea, l'ampiezza dell'habitat che controlla, la complessità del canto o le dimensioni corporee o di una specifica struttura morfologica.

I caratteri sessuali del maschio preferiti dalle femmine riflettono l'effetto dei geni che influenzano la capacità del maschio stesso di assimilare l'energia e i nutrienti. Il successo di un maschio non deriva dall'aver una esagerazione di un certo tratto, ma dal fatto che quel tratto è più esagerato rispetto agli altri maschi. In questo modo la femmina può conoscere lo stato di salute di quell'individuo e decidere di accoppiarsi con esso, ottenendo dei benefici indiretti incrementando la vitalità e le probabilità di sopravvivenza della prole <sup>[1][5]</sup>.

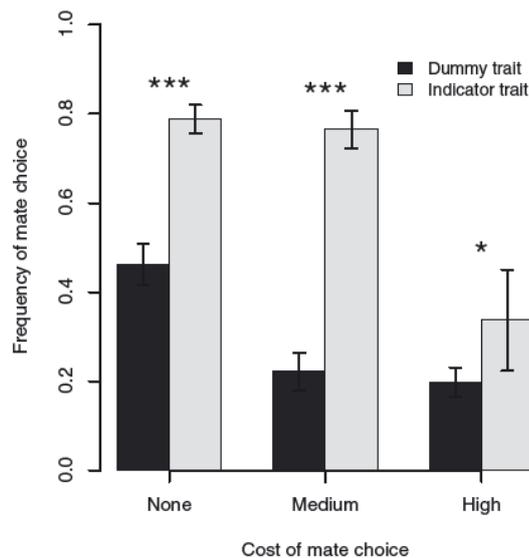
In alcune specie è stato dimostrato come le femmine preferiscano i maschi con una colorazione della livrea più accesa, come nel caso dello spinarello <sup>[8]</sup> e la loro scelta influenza anche la prole: le figlie femmine che derivano dall'accoppiamento avranno anch'esse una preferenza nei confronti della stessa intensità di colorazione, mentre i figli maschi avranno una colorazione simile a quella del padre. Questo, dunque, significa che c'è una certa ereditabilità di questi tratti.

Nel lavoro di Chandler et al. (2012) è stato dimostrato come alcuni geni portati dal maschio possano essere indice di maggiore vitalità e salute. La femmina, scegliendo quel determinato maschio si assicura di trasferire quelle stesse caratteristiche alla prole.

Questi ricercatori hanno utilizzato una modalità alternativa per testare le loro ipotesi, tramite un software digitale chiamato Avida. Alle femmine venivano sottoposti maschi che presentavano tratti che indicavano caratteristiche favorevoli, oppure tratti privi di un significato di qualità. Ne è risultato che quando alle femmine veniva presentato un tratto indicatore della qualità genetica dell'individuo,

facevano una scelta più frequentemente e non si accoppiavano casualmente. Le femmine sceglievano più spesso di accoppiarsi con maschi portatori di caratteristiche che indicano la presenza di buoni geni (Figura 1).

Hanno dunque proposto che quando in una popolazione appare una nuova preferenza di accoppiamento legata a un certo display, per esempio dovuta a una mutazione, quella stessa caratteristica sessuale diventa correlata alla fitness in quanto indicatrice di buoni geni; in questo modo vengono forniti benefici genetici indiretti che permettono di mantenere la presenza della scelta del partner <sup>[5]</sup>.



**Figura 1.** La scelta del partner per un tratto indicatore (sperimentalmente forzato a riflettere la vitalità maschile) raggiunge in modo significativo frequenze più alte di preferenza rispetto a un tratto “fittizio” (mancante di variazione fenotipica), a condizione che la scelta del compagno non sia troppo costosa, coerente con l’ipotesi dei geni buoni. Le barre indicano la frequenza media di scelta del partner in popolazioni (n = 20 per trattamento) di organismi digitali evoluti per >800 generazioni, nelle quali le femmine potevano esprimere una o due preferenze di accoppiamento.

(Fonte: Chandler et al., 2012)

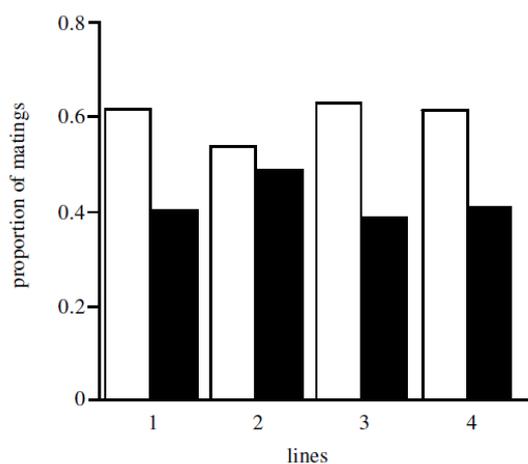
Un altro importante esperimento molto recente è quello di Wu et al. (2018). In questo caso è stata presa in considerazione la specie di ragno lupo *Pardosa astrigera*, per cercare di dimostrare che i benefici della scelta femminile erano visibili anche negli artropodi.

Nell’esperimento sono risultate delle significative differenze tra le performance della prole derivata dall’accoppiamento di femmine con i maschi preferiti o non preferiti: la progenie derivata dai maschi preferiti dalle femmine hanno caratteristiche vantaggiose in quanto il loro sviluppo è più rapido, hanno carapaci più ampi e maggiori probabilità di sopravvivenza dal momento della schiusa delle uova.

Anche in questo caso, quindi, è stato dimostrato che la scelta femminile fornisce benefici dal punto di vista genetico <sup>[7]</sup>.

Nell'ambito della scelta femminile si può parlare anche di selezione sessuale parassita-mediata. È stato anche dimostrato come la resistenza del maschio nei confronti dei parassiti sia un indicatore di qualità per la femmina e, quindi, quello stesso maschio ha un maggiore successo di accoppiamento (Figura 2).

Questo indica che la femmina in qualche modo è in grado di selezionare i maschi portatori dei geni migliori, come quelli che determinano la resistenza nei confronti dei parassiti, e si accoppiano con essi in modo da assicurare alla loro prole una maggiore qualità e probabilità di sopravvivenza [9].



**Figura 2.** Successo di accoppiamento dei maschi resistenti di *Drosophila melanogaster* (barre vuote) confrontata con il corrispondente controllo di maschi (barre piene). I maschi resistenti hanno maggiore successo. (Fonte: Rolff and Kraaijeveld, 2003)

## **2.2: Il ruolo dell'inbreeding**

Recentemente si è posta l'attenzione anche sullo stato di inbreeding di maschi e femmine: si pensa, infatti, che la scelta di una femmina possa basarsi anche sulla consanguineità dei maschi.

Le femmine dovrebbero scegliere un maschio che incrementi la qualità genetica della prole e questo, oltre alla teoria dei "geni buoni", può avvenire anche evitando l'inbreeding.

Tuttavia, queste due teorie, come affermato da Landry et al. (2001), non si escludono a vicenda in quanto il maschio può portare dei geni vantaggiosi non solo per sé stesso ma anche per la prole: aumentando la variabilità genetica, ovvero l'eterozigosità della prole, i suoi figli possono avere maggiore vitalità e possono adattarsi meglio alle condizioni ambientali, dunque hanno migliori probabilità di sopravvivenza.

Sono stati presi in considerazione i geni per il MHC (major histocompatibility complex) ed è stato scoperto che questi stessi geni influenzano la scelta femminile in una specie di salmone atlantico, *Salmo salar*: la scelta del partner non avviene casualmente, ma vengono scelti partner con un diverso genotipo con lo scopo di

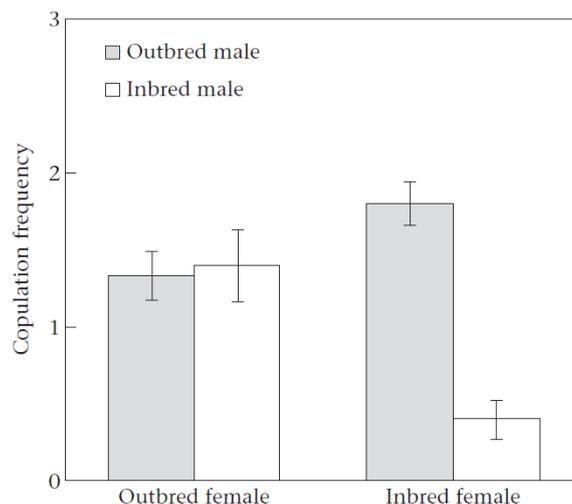
aumentare la complessità genotipica della prole. In questo modo, infatti, la prole avrà la migliore difesa immunitaria possibile, assicurandosi di conseguenza una migliore difesa contro parassiti e patogeni <sup>[10]</sup>.

Un altro studio ha dimostrato questa teoria. È stato utilizzato come organismo di studio un piccolo coleottero, *Nicrophorus vespilloides*, è stato generato un certo numero di maschi e femmine che soffrivano di inbreeding e un certo numero di individui che non ne soffrivano. Dopodiché è stata osservata la scelta da parte della femmina del partner con cui si accoppiava.

È risultata una netta differenza nella scelta tra le femmine caratterizzate da consanguineità e femmine che non ne avevano: le femmine che soffrivano di inbreeding si accoppiavano più spesso con maschi che non ne soffrivano, mentre non c'era nessuna particolare preferenza da parte delle femmine prive di inbreeding (Figura 3).

Quindi la scelta del partner da parte delle femmine è condizionata dallo stato di inbreeding della femmina stessa.

I ricercatori hanno proposto che le femmine fossero in grado di riconoscere la qualità del maschio, in quanto maschi caratterizzati da inbreeding e maschi sani possono differire nel numero e nella qualità degli spermatozoi e nelle cure parentali. Inoltre, suggeriscono che un ruolo importante sia dato dal fatto che le femmine riescono a riconoscere maschi consanguinei e maschi sani dall'odore, in particolare attraverso gli idrocarburi cuticolari (CHC), in quanto molti insetti utilizzano l'odore per discriminare tra parenti e non parenti <sup>[11]</sup>.



**Figura 3.** Media  $\pm$  errore standard delle volte che una femmina non soggetta a inbreeding o soggetta si è accoppiata con maschi non consanguinei (grigio) e con maschi consanguinei (bianco) durante un trial di scelta del partner di 45 minuti.

(Fonte: Pilakouta e Smiseth, 2016)

Questo tipo di risultato è stato riscontrato anche da un altro gruppo di ricercatori che ha studiato l'effetto dell'inbreeding nella scelta femminile in due specie di *Drosophila* (*Drosophila melanogaster* e *D. simulans*). Anche in questo caso i maschi che non erano soggetti a inbreeding venivano scelti più frequentemente

come partner nell'accoppiamento da parte delle femmine, a dimostrazione del fatto che la scelta femminile può basarsi sul livello di consanguineità del partner.

Inoltre, in questo studio è stato osservato come le femmine caratterizzate da inbreeding scegliessero il partner molto più velocemente rispetto alle altre femmine ed è stato ipotizzato che le femmine siano capaci di riconoscere il loro livello di fitness: femmine consanguinee hanno una fitness più bassa, sono capaci di riconoscerlo e quindi sono meno meticolose nella scelta del partner rispetto a femmine con una fitness più elevata <sup>[12]</sup>.

L'inbreeding, tuttavia, non ha un ruolo solamente nell'ambito della scelta femminile, ma può essere importante anche nel determinare una scelta da parte del maschio della femmina con cui accoppiarsi (inversione dei ruoli).

Infatti, nello studio di Ala-Honkola et al. (2015) è stato ipotizzato che la scelta maschile della femmina si può osservare in sistemi in cui il maschio ottiene chiari benefici dalla scelta.

È stata presa in considerazione la specie di *Drosophila littoralis* e sono stati manipolati gli individui in modo da ottenere diversi livelli di inbreeding. È stato osservato come le femmine che soffrivano di inbreeding producessero un numero minore di prole, mentre non c'era nessun effetto nei maschi consanguinei; inoltre, i maschi si accoppiavano più frequentemente con femmine che non soffrivano di inbreeding. Da questo deriva che la qualità dei maschi in fatto di numero di figli in grado di produrre non veniva intaccata in modo significativo dal livello di inbreeding, mentre nelle femmine lo era, dunque, i maschi risultano avere maggiori benefici diretti dall'effettuare una scelta nei confronti della femmina con cui accoppiarsi e, scegliendo una femmina che non soffre di inbreeding, si assicurano una prole numerosa.

Con questo esperimento hanno dunque dimostrato che il sesso che beneficia maggiormente della scelta del partner è quello che effettuerà la scelta più frequentemente e, in questo caso, i benefici sono dati dalla numerosità della prole che un individuo non soggetto a inbreeding può avere <sup>[13]</sup>.

### **2.3: Correlazione tra preferenza femminile e fitness della prole**

In relazione alla selezione sessuale basata sulla teoria dei buoni geni, la femmina sceglie un maschio che presenta un determinato tratto perché a quello stesso tratto è associata la qualità genetica del maschio che si rifletterà, poi, nella prole. La loro prole, quindi, erediterà quei geni favorevoli, i quali risulteranno nell'avere una migliore fitness <sup>[1]</sup>.

Hine et al. (2002) hanno dimostrato sperimentalmente l'esistenza di una correlazione positiva tra la preferenza della femmina e la fitness della prole. Come organismo di studio è stato utilizzato *Drosophila serrata* e l'ipotesi era che le femmine di questa specie potessero avere una preferenza nei confronti dei maschi che esprimevano miscele di idrocarburi cuticolari (CHC) estreme.

Dagli esperimenti condotti, infatti, risulta che il CHC è un indicatore della qualità genetica del maschio e le femmine preferiscono accoppiarsi con partner che lo esprimono in modo esagerato in quanto la prole che ne deriva risulta avere una fitness più elevata <sup>[4]</sup>.

Questo significa che nelle femmine ci devono essere alcuni geni della preferenza che si sono associati con geni che incrementano la fitness della prole.

Si è giunti a una conclusione molto simile anche in altri studi, determinando quindi che alcuni tratti del maschio, non necessariamente uno solo ma anche tratti multipli, sono indicatori della presenza di buoni geni, i quali possono essere trasmessi alla progenie.

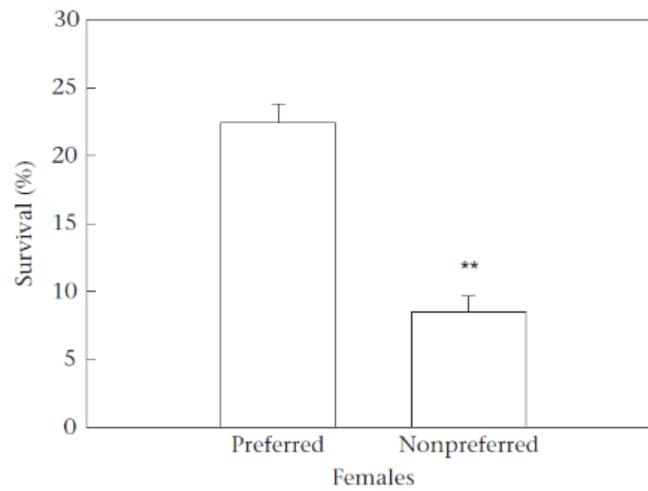
In particolare, uno studio condotto sulla lucertola *Uta stansburiana* ha dimostrato che le femmine basano la loro scelta su due caratteri del maschio, il colore della gola e il pattern del dorso, i quali influenzano la sopravvivenza fino all'età adulta della prole. Le femmine sono capaci di determinare la qualità del maschio da queste due caratteristiche in quanto il maschio porta geni diversi in base alla colorazione che esibisce e le femmine si accoppiano con maschi che presentano una determinata combinazione in modo da aumentare la probabilità che anche la rispettiva prole erediti questi geni. La progenie che esibirà a sua volta una combinazione vantaggiosa di queste caratteristiche risulterà più attraente, avrà una maggiore probabilità di sopravvivenza e una maggiore fitness <sup>[14]</sup>.

Anche nello studio di Eilertsen et al. (2008) sono arrivati a concludere che le femmine sono portate a scegliere il maschio in modo da aumentare la fitness della prole. Le femmine scelgono il maschio con caratteristiche più vistose, in questo caso con una colorazione più accesa, in quanto è indice della buona qualità dell'individuo. La colorazione del pesce oggetto dello studio è data dall'assunzione di carotenoidi presenti nel cibo di cui si nutre: se un individuo ha una colorazione più accesa significa che si è nutrito con maggiore efficacia e ha una migliore capacità di assorbimento dei nutrienti; tuttavia, è costoso usare una parte di questi carotenoidi per la colorazione, quindi alle femmine appariranno più forti.

È stato visto, infatti, che maschi con ornamentazioni più vistose, che quindi vengono scelti più spesso dalle femmine, influenzano la massa corporea delle larve dando origine a una prole di maggiori dimensioni <sup>[15]</sup>.

La scelta femminile, quindi, viene effettuata anche sulla base dei benefici indiretti che una femmina può ottenere, in accordo con la teoria dei geni buoni del maschio, e in particolare la loro scelta ricade sul maschio portatore di geni che indicano la sua capacità di dare origine a una prole con maggiore probabilità di sopravvivenza e vitalità.

Questo tipo di risultato è stato riscontrato anche nel lavoro di Wu et al. (2018): anche in questo caso la prole di maschi preferiti dalle femmine avevano performance migliori riguardo allo sviluppo, alla crescita e alla sopravvivenza e, in generale, una migliore fitness (Figura 4) <sup>[7]</sup>.



**Figura 4.** Tasso di sopravvivenza (dalla schiusa delle uova all'adulto) della prole di femmine accoppiate con maschi preferiti (N = 20) e di femmine accoppiate con maschi non preferiti (N = 20). I valori sono la media  $\pm$  ES.  
(Fonte: Wu et al., 2018)

### Capitolo 3. Limiti delle ricerche

Il ruolo dei geni nella scelta femminile sembra ormai consolidata da numerose prove scientifiche anche relativamente recenti; tuttavia, un limite di questi dati sperimentali è rappresentato dal fatto che si tratta di evidenze alquanto generali. Sono poche le ricerche scientifiche che hanno concentrato la loro attenzione su geni specifici per cercare di individuare alcuni veri e propri geni che determinano la preferenza degli individui e li portano, di conseguenza, ad effettuare una scelta nei confronti del partner.

Questo aspetto può essere spiegato dal fatto che molti geni hanno un effetto pleiotropico e quindi vanno ad influenzare l'espressione fenotipica di altri caratteri, oppure dalla presenza di linkage disequilibrium; la scelta di una femmina spesso non può essere facilmente spiegata dall'attività di un singolo gene e, analogamente, alcune caratteristiche che rendono attraente un maschio e indicano la sua qualità spesso sono spiegati dall'attività di numerosi geni <sup>[16]</sup>.

In secondo luogo, la presenza di buoni geni in un individuo non può essere dedotta esclusivamente da dati genotipici: un allele che si ritiene vantaggioso per una certa funzione potrebbe essere in linkage disequilibrium con alleli che aumentano o riducono la vitalità della prole. Dunque, occorre misurare la fitness per misurare i geni buoni <sup>[17]</sup>.

In aggiunta, è ancora più difficile identificare geni specifici quando lo studio non è basato su organismi modello, in quanto per questi non si ha a disposizione un genoma completamente sequenziato <sup>[16]</sup>.

Inoltre, trovare la correlazione tra un determinato comportamento e dei geni non è semplice.

La presenza di un certo tratto può essere dovuta a numerose componenti come feromoni, segnali visivi, segnali sonori, rituali di corteggiamento, e la scelta da parte della femmina può essere influenzata da tutte queste componenti, rendendone lo studio ancora più complesso <sup>[16]</sup>.

Un altro problema riguarda il fatto che alcuni esperimenti, come quello di Chandler et al. (2012), utilizzano software digitali. Questo tipo di approccio può rappresentare un limite in quanto potrebbe non tener conto di alcune variabili importanti in natura, oppure potrebbe non riflettere con esattezza ciò che accade in un ambiente naturale e le relazioni sociali.

Uno dei limiti riguardante il ruolo dell'inbreeding, invece, sembra essere quello che la femmina, per effettuare una scelta, deve essere a conoscenza del proprio genotipo e del genotipo del potenziale partner. Sono necessari ulteriori studi per avvalorare questa teoria e spiegare come gli individui siano in grado di riconoscere il genotipo ideale con cui accoppiarsi per avere una prole con migliore fitness <sup>[18]</sup>.

## Conclusioni

In questa tesi sono state messe in luce le evidenze scientifiche che permettono di asserire che i geni hanno un ruolo importante nella scelta di un partner da parte della femmina.

La selezione sessuale porta un individuo a sviluppare tratti che gli permettono di avere una migliore fitness e la scelta femminile, in questo, gioca un ruolo importante in quanto le femmine possono portare i maschi della stessa specie a evolvere caratteristiche stravaganti ed esagerate che tuttavia risultano essere un importante indicatore dello stato di salute del maschio stesso. Secondo la teoria dei geni buoni del maschio, le femmine riescono a riconoscere la qualità di un individuo, intesa come geni vantaggiosi, dai caratteri sessuali secondari e sceglierà di accoppiarsi con esso in modo da ottenere benefici sia diretti che indiretti.

In alcuni esperimenti, inoltre, risulta evidente come le femmine siano in grado di effettuare una scelta anche in base al grado di inbreeding del potenziale partner, e questo si spiegherebbe con il fatto che questa condizione riduce la qualità di un maschio; perciò, le femmine tendono ad evitare di accoppiarsi con essi, quando gliene viene data la possibilità, optando invece per individui che sono in grado di apportare benefici alla loro fitness e di dare origine a prole più vitale.

Un altro importante ruolo che ha la scelta femminile riguarda la capacità di influenzare la fitness della prole. I geni portati dalla progenie derivano da entrambi i genitori quindi le femmine hanno tutto l'interesse ad accoppiarsi con partner che sono in grado di aumentare le performance della futura prole. Vari esperimenti hanno dimostrato come la fitness della prole trovi una correlazione positiva con la scelta effettuata dalla femmina, indicando, quindi, che le femmine scelgono di accoppiarsi con partner che mostrano una maggiore qualità genetica con il fine di tramandare geni favorevoli alla loro progenie, in modo che questa abbia una migliore fitness e, di conseguenza, riesca anch'essa a tramandare i propri geni alle future generazioni.

Bisogna però ricordare che il controllo da parte dei geni nella scelta femminile non è esclusiva; nel descrivere un comportamento entrano in gioco numerosi altri fattori e ad oggi non si è ancora giunti a determinare con precisione cosa spinga una femmina a scegliere di accoppiarsi con un determinato maschio; tuttavia, gli studi riportati identificano nei geni una componente importante.

## Bibliografia

- [1] Losos, Jonathan B., and Jonathan B. Losos. *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, 2014.
- [2] Nespolo, RF. “Evolution by Natural Selection: More Evidence Than Ever Before.” *Revista Chilena de Historia Natural.*, vol. 76, no. 4, 2003, pp. 699–716.
- [3] Alonzo, Suzanne H., and Maria R. Servedio. “Grey Zones of Sexual Selection: Why Is Finding a Modern Definition so Hard?” *Proceedings: Biological Sciences*, vol. 286, no. 1909, 2019, <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1325>.
- [4] Hine, Emma, et al. “Positive Genetic Correlation Between Female Preference and Offspring Fitness.” *Proceedings: Biological Sciences*, vol. 269, no. 1506, 2002, pp. 2215–19, <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2149>.
- [5] Chandler, Christopher H., et al. “RUNAWAY SEXUAL SELECTION LEADS TO GOOD GENES.” *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, vol. 67, no. 1, 2013, pp. 110–19, <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01750.x>.
- [6] Arnold, S. J. “Quantitative Genetic Models of Sexual Selection.” *Experientia: Monatsschrift Fur Das Gesamte Gebiet Der Naturwissenschaft*, vol. 41, no. 10, 1985, pp. 1296–310, <https://doi.org/10.1007/BF01952072>.
- [7] Wu, Qijia, et al. “Experimental Evidence for the Genetic Benefits of Female Mate Choice in the Monandrous Wolf Spider *Pardosa Astrigera*.” *Animal Behaviour*, vol. 144, 2018, pp. 87–93, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.08.009>.
- [8] Bakker, Theo C. M. “Positive Genetic Correlation Between Female Preference and Preferred Male Ornament in Sticklebacks.” *Nature (London)*, vol. 363, no. 6426, 1993, pp. 255–57, <https://doi.org/10.1038/363255a0>.
- [9] Rolff, Jens, and Alex R. Kraaijeveld. “Selection for Parasitoid Resistance Alters Mating Success in *Drosophila*.” *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, vol. 270, no. Suppl 2, 2003, pp. S154–S155, <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0024>.
- [10] Landry, C., et al. “‘Good Genes as Heterozygosity’: The Major Histocompatibility Complex and Mate Choice in Atlantic Salmon (*Salmo Salar*).” *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, vol. 268, no. 1473, 2001, pp. 1279–85, <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1659>.
- [11] Pilakouta, Natalie, and Per T. Smiseth. “Female Mating Preferences for Outbred Versus Inbred Males Are Conditional Upon the Female’s Own Inbreeding Status.” *Animal Behaviour*, vol. 123, 2017, pp. 369–74, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.11.023>.
- [12] McKee, Amberle A., et al. “Influence of Inbreeding on Female Mate Choice in Two Species of *Drosophila*.” *Journal of Insect Behavior*, vol. 27, no. 5, 2014, pp. 613–25, <https://doi.org/10.1007/s10905-014-9453-5>.

- [13] Ala-Honkola, Outi, et al. “Males Benefit from Mating with Outbred Females in *Drosophila Littoralis*: Male Choice for Female Genetic Quality?” *Ethology*, vol. 121, no. 6, 2015, pp. 577–85, <https://doi.org/10.1111/eth.12369>.
- [14] Lancaster, Lesley T., et al. “Female Choice for Optimal Combinations of Multiple Male Display Traits Increases Offspring Survival.” *Behavioral Ecology*, vol. 20, no. 5, 2009, pp. 993–99, <https://doi.org/10.1093/beheco/arp088>.
- [15] Eilertsen, Eirik Mack, et al. “Experimental Evidence for Paternal Effects on Offspring Growth Rate in Arctic Charr (*Salvelinus Alpinus*).” *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, vol. 276, no. 1654, 2009, pp. 129–36, <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0884>.
- [16] Blows, Mark W., and Stephen F. Chenoweth. “Dissecting the Complex Genetic Basis of Mate Choice.” *Nature Reviews. Genetics*, vol. 7, no. 9, 2006, pp. 681–92, <https://doi.org/10.1038/nrg1924>.
- [17] Achorn A. M., and Rosenthal G. G. It’s Not About Him: Mismeasuring “Good Genes” in Sexual Selection. 2020.
- [18] Puurtinen, Mikael, et al. “The Good-Genes and Compatible-Genes Benefits of Mate Choice.” *The American Naturalist*, vol. 174, no. 5, 2009, pp. 741–52, <https://doi.org/10.1086/606024>.