

Simulação: migração e estruturação populacional

Meta da aula

Simular o destino evolutivo de populações separadas geograficamente em função do número de migrantes entre elas.

objetivos

Ao final da aula, você deverá ser capaz de:

- Descrever as forças evolutivas responsáveis pela diferenciação populacional.
- Relacionar o tamanho das populações e o fluxo gênico com o nível de diferenciação entre elas.

INTRODUÇÃO

Esta é a nossa última aula de simulação em computador. Desta vez usaremos o programa Populus para demonstrar como o endocruzamento e a deriva gênica diferenciam populações em função do número de migrantes, ou seja, do fluxo gênico entre elas.

Vamos começar vendo um modelo determinista de deriva gênica. Mas, como assim? Deriva gênica não é um processo estocástico? Nós falamos sobre isso na Aula 12, você lembra? Então responda: como é que podemos ter um modelo determinista baseado em um processo estocástico?!



Na Aula 12 você viu que, mesmo nos casos de deriva, quando você repetia a simulação muitas vezes, começando com uma freqüência de p de 0,50, os números de fixações e extinções do alelo A eram mais ou menos iguais (veja os resultados que você obteve na **Tabela 12.2**). Isso significa que, apesar de as populações estarem se fixando, a freqüência gênica TOTAL das populações permanecia a mesma! Veja só: se em 50 simulações você observou, digamos, 27 fixações de A ($p = 1$) e 23 extinções de A ($p = 0$), o valor médio da freqüência de A nas 50 populações é de $\frac{(27 \times 1) - (23 \times 0)}{50} = 0,54$. Ou seja, apesar do comportamento aleatório, estocástico, da evolução da freqüência p nas 50 simulações, a média final permaneceu pouco diferente do valor original ($p_{inicial} = 0,50$; $p_{final} = 0,54$).

Na verdade, se aumentássemos ainda mais o número de simulações, o valor final de p ficaria cada vez mais próximo do valor original, de modo que, quando o número de simulações tendesse ao infinito, o valor de p final tenderia ao p inicial. Isso acontece porque as variações estocásticas acabam se tornando modelos deterministas quando o tamanho amostral tende a infinito.



ATIVIDADE 1

Então vamos lá, vamos ver esse modelo determinista fundamentado na deriva gênica! Abra o Populus e entre no modelo Genetic Drift (deriva gênica). Esse modelo já é familiar a você: foi o que usamos na Aula 12. Desta vez, entretanto, em vez de usarmos a simulação Monte Carlo, vamos usar o simulador de Markov. Então clique no Markov.

A janela que você vê é bem simples, e só vão entrar dois valores: o número de cópias do gene *A* na população (Number of "A" Genes per Population) e tamanho da população (Population Size). A frequência inicial de *A* (p) é calculada como o número de cópias de *A*, dividido pelo dobro do número de indivíduos da população (porque nossos indivíduos são diplóides, cada um carrega duas cópias do gene). Assim, os dados sugeridos pelo programa (6 cópias de *A* em 6 indivíduos) correspondem a uma frequência $p = 6 / (2 \times 6) = 0,50$. Então vamos aproveitar esses valores e executar o programa (clique em View).

O gráfico de barras que se abre mostra as proporções das populações, em um número infinito, que apresentam frequências gênicas em faixas determinadas. Este primeiro gráfico mostra que todas as populações estão iguais, com a frequência $p = 0,50$. Isso é porque esse é exatamente o valor que indicamos ao simulador como valor inicial, e a geração que você está vendo é justamente essa primeira geração (ou tempo zero; t_0).

Você se lembra (da Aula 5) de que a variabilidade gênica de uma população pode ser estimada pela heterozigosidade, que pode ser calculada, em um sistema dialélico, como $h = 2pq$, em que p e q são as frequências dos alelos *A* e *a*. Vamos calcular dois tipos de heterozigosidade: uma será a heterozigosidade média das subpopulações (H_s) e a outra será a heterozigosidade total da população (H_T).

A heterozigosidade média das subpopulações é obtida calculando-se a heterozigosidade para cada grupo (definido pelo valor de frequência p), e fazendo-se, então, a média ponderada dessas heterozigosidades.

A heterozigosidade total é calculada juntando-se todos os indivíduos da população, estimando as frequências de p e q desse conjunto, e, só então, calculando $H_T = 2pq$ do total.

Não se preocupe se isso parece um tanto complicado: tudo ficará mais simples quando você começar a simulação, que é o que vamos fazer agora! Neste primeiro gráfico de nossa simulação, quais são os valores de H_s e H_T ?



Nesta primeira geração, todas as subpopulações têm o mesmo valor de p (0,5), como pode ser visto na **Figura 20.1**. Se $p = 0,5$, então $q = 1 - p = 0,5$. Então, todas as subpopulações terão o mesmo valor de heterozigosidade; $H_s = 2pq = 2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$.

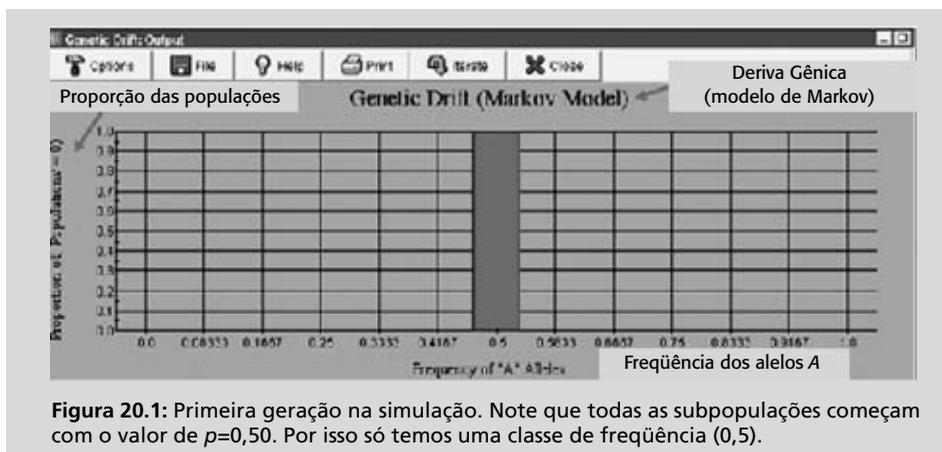


Figura 20.1: Primeira geração na simulação. Note que todas as subpopulações começam com o valor de $p=0,50$. Por isso só temos uma classe de frequência (0,5).

E a heterozigidade total? Nesse caso é fácil! Como todas as populações nesta geração inicial são iguais (com $p = 0,5$), então a frequência total de p será também 0,5, e, portanto, $H_T = 2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$.

Então vamos lá, vamos ver o que acontece na próxima geração. Nessa geração, as populações irão evoluir. Como cada população é pequena, os alelos irão variar aleatoriamente em frequência (por deriva gênica). Em algumas populações as frequências vão aumentar, em outras elas vão diminuir e em outras podem permanecer as mesmas. Você se lembra das linhas de evolução dos alelos em vários locos sob deriva gênica na Aula 12 (por exemplo, na **Figura 12.6**)? Algumas subiam, outras desciam e outras ficavam mais ou menos na mesma posição, de uma geração para outra. Aqui o que ocorre é o mesmo, mas, em vez de vermos cada linha, estamos vendo o resultado agrupado em classes de frequência p , de um número infinito de linhas. Então aperte a tecla **Iterate**, logo acima do gráfico. As populações agora se diferenciaram (**Figura 20.2**).

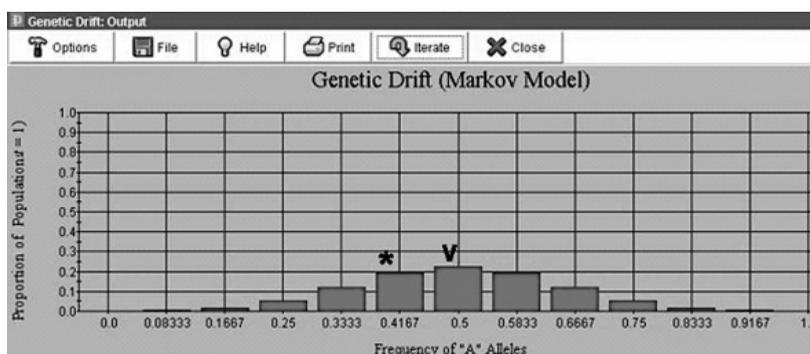


Figura 20.2: Segunda geração (t_1) na evolução de um número infinito de subpopulações pequenas ($N = 6$), que começaram, todas, com frequência $p = 0,5$, e que não mantém qualquer fluxo gênico entre elas. A altura das colunas representa a proporção de populações que apresentaram cada frequência gênica. Por exemplo, podemos ver que 20% das populações (proporção = 0,20 no eixo Y) apresentaram uma frequência gênica de p de $0,4167 \pm 0,0417$ (ou seja, entre 0,3750 e 0,4584, marcado com um "*" no gráfico). Da mesma forma, cerca de 22% das populações ficaram com valores de p entre 0,4584 e 0,5417 (marcado com um "V" no gráfico).

Quais serão os valores de H_T e H_S agora?

Calcular o H_S médio é bastante trabalhoso neste ponto, pois precisaríamos calcular a heterozigosidade para cada classe de frequência e depois fazermos a média das heterozigosidades, ponderadas pela proporção de cada classe. Por exemplo, na classe de frequência marcada no gráfico com um asterisco, a heterozigosidade seria (considerando-se o valor médio da classe):

$$H = 2 \times 0,4167 \times (1 - 0,4167) = 2 \times 0,4167 \times 0,5833 = 0,486$$

E o peso que essa heterozigosidade teria, no cálculo de H_S , seria de 20%. A classe central (marcada com um “V” no gráfico) teria um $H = 0,5$, e um peso por volta de 22%. E qual seria a heterozigosidade e o peso da classe que tem como média de p no gráfico 0,5833?



A heterozigosidade seria:

$$H = 2 \times 0,5833 \times (1 - 0,5833) = 2 \times 0,5833 \times 0,4167 = 0,486$$

Ou seja, a mesma que na classe marcada pelo asterisco. Por que elas são iguais?



Porque o gráfico é simétrico, com o ponto médio na frequência de 0,50. Quando $p = 0,5833$, $q = 1 - p = 0,4167$; e quando $p = 0,4167$, $q = 1 - p = 0,5833$. Como a ordem dos fatores não altera o produto, a heterozigosidade ($2pq$) será a mesma nos dois casos.

Mas qual será essa média das heterozigosidades das subpopulações? Será que ela é igual, maior ou menor à média inicial, que era $H_S = 0,5$?

Para responder a essa pergunta, vamos fazer uma outra!

Qual o valor máximo de heterozigosidade que um loco com dois alelos pode ter?

Repare que, quando $p = 1$ ou $p = 0$, $H = 0$ (já que quando p ou q é zero, $2pq = 0$). Quando p é muito pequeno ou muito grande, H é pequeno (quando $p = 0,1$; $2pq = 2 \times 0,1 \times 0,9 = 0,18$). H será máximo, então, quando p for igual a q (ou seja, quando p for 0,5). Nesse caso, H será $2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$. Então, na primeira geração, todas as populações

tinham a heterozigosidade máxima, pois todas tinham $p = 0,5$. Após uma geração, você viu que algumas populações tinham p menor e outras p maior que $0,5$. Essas populações terão, então, um $H < 0,5$. Portanto, a média das H_s será inferior a $0,5$.

E a heterozigosidade total, H_T , quanto seria?

Será que ela também diminui conforme as populações vão se afastando da frequência inicial de p ? Veja de novo o gráfico (Figura 20.2). Repare que, como vimos, ele é simétrico, com média igual à frequência inicial de p ($0,50$). Isso quer dizer que o número de populações em que a p aumentou, por deriva gênica, é igual ao número de populações em que p diminuiu. A heterozigosidade total é calculada com o valor de p total das populações (ou seja, com a média total de p nas populações). Na geração inicial $p = 0,5$.

Agora que houve uma geração de deriva, qual deve ser o valor médio de p ? (dica: o gráfico é simétrico, e a classe média é $0,5$).



Como o gráfico é simétrico, o número de casos com $p > 0,50$ é igual ao número em que $p < 0,50$. A média de p , portanto, continua sendo $p = 0,50$. Assim, H_T continuará sendo $2pq = 0,50$, como na geração inicial.

Vamos agora ver o que acontece quando essas populações continuam evoluindo e se diferenciando (lembre-se: neste modelo não existe qualquer migração de indivíduos entre elas). Clique sobre o botão Iterate.

O que aconteceu? As populações agora estão distribuídas em grupos mais diferenciados de frequência gênica. Na primeira geração só existia um grupo de populações, pois todas elas tinham a mesma frequência de p . Na geração seguinte vimos um número maior de classes de populações, cada uma com uma frequência de p numa faixa diferente. Agora, nesta terceira geração, vemos uma variação maior ainda. Vamos ver como essas populações vão evoluir. Lembre-se: elas são pequenas, em número infinito e sem qualquer intercâmbio gênico entre elas. Então clique sobre Iterate de novo. E de novo! Repita isso mais umas dez vezes. O que você vê agora?



Você agora vê várias populações com valores em todas as classes de frequência de p , com uma concentração maior de populações em que p se extinguiu ($p = 0$) ou se fixou ($p = 1$). Isso é natural, pois, como as populações são pequenas, a deriva gênica é forte, e os alelos são perdidos. Como não existe intercâmbio gênico entre as populações, quando um dos dois alelos se fixa, sua frequência não muda mais na população (pois, nesse caso, só resta um alelo). Então continue os ciclos de Iterate até todas as populações estarem com $p = 0$ ou com $p = 1$.

Que proporção das populações terminaram em $p = 0$? Qual a H_s média nesta última geração? Qual a H_T nesta geração? Pense bem e responda cada uma dessas perguntas, se puder, antes de passar adiante.



Podemos observar que 50% das populações se fixaram em $p = 0$, e 50% em $p = 1$. Como todas as populações estão apenas com um alelo, a H_s em cada uma será zero e, portanto, a média de H_s também será zero. A H_T , como dissemos, é calculada com a frequência gênica da população total. Como em 50% das populações $p = 1$ e em 50% das populações $p = 0$, a frequência total de $p = 0,5$. Assim, $H_T = 2pq = 0,5$.

Vamos usar esses dados para preencher a primeira linha da **Tabela 20.1** (já preenchemos para você).

Tabela 20.1: Evolução de populações por deriva, na ausência de fluxo gênico

p inicial	% fixadas	H_s inicial	H_s final	H_T inicial	H_T final	F_{ST} inicial	F_{ST} final
0,50	50	0,50	0	0,50	0,50		
0,20							
0,10							
0,05							

Nessa tabela pedimos o valor, na última geração da simulação, do índice de endocruzamento populacional, o F_{ST} . Você viu como calcular o F_{ST} na Aula 19. Relembrando, $F_{ST} = (H_T - H_s) / H_T$. Então, quais os F_{ST} inicial e final nesta primeira simulação?



É só calcular! Você vê, na primeira linha da tabela, que os valores iniciais são: $H_T = 0,50$ e $H_S = 0,50$. Assim, o valor inicial de $F_{ST} = (0,5 - 0,5) / 0,5 = \text{zero}$. Da mesma forma, os valores finais das heterozigosidades foram: $H_T = 0,50$ e $H_S = 0$, de forma que o valor final de $F_{ST} = (0,5 - 0) / 0,5 = 1$, que é o valor máximo que F_{ST} pode ter numa população.

Um $F_{ST} = 0$ significa que as populações não têm nenhuma diferenciação entre elas. Um $F_{ST} = 1$ significa que as populações estão completamente diferenciadas, ou seja, que não existe qualquer fluxo gênico entre elas, que é, de fato, o caso nesta nossa simulação.

Vamos repetir agora essa simulação, com valores iniciais de p diferentes, para ver se isso afeta o F_{ST} final. Vamos começar com a segunda linha. Para termos uma frequência inicial de $p = 0,2$, vamos considerar populações de 50 indivíduos (ou seja: 100 alelos, pois nossos organismos virtuais na simulação são diplóides), e colocar nelas 20 cópias de p (20 cópias em 100, ou seja, $p = 0,20$). Insira esses dados e aperte [View](#).

O programa muda os dados iniciais para 12 cópias de A em 30 indivíduos, o que dá a mesma frequência inicial de p (como você pode ver no gráfico). Ele faz isso apenas para diminuir o tempo de processamento do computador, portanto, não se preocupe, o importante é que a frequência inicial de $p = 0,20$. Então vamos lá preencher a **Tabela 20.1!** Quais os valores iniciais de H_T e H_S ?



Como todas as populações começam com o mesmo valor de p , e como $q = 1 - p$, os valores iniciais de heterozigosidade são:

$$H_T = H_S = 2 \times 0,2 \times 0,8 = 0,32$$

Se você não chegou a este valor, cheque seu raciocínio e peça auxílio ao tutor.

Então coloque esses valores iniciais na **Tabela 20.1**, e faça suas populações evoluírem ([Iterate](#)) até que todas tenham apenas um alelo (atenção, não pare de clicar antes de umas 300 gerações, pois, como o tamanho populacional agora é maior, a deriva leva mais tempo para fixar tudo).

Neste ponto, responda: que proporção das populações ficou com $p = 0$? E que proporção ficou com $p = 1$?



Apenas 20% das populações tiveram $p = 1$, enquanto 80% tiveram $p = 0$. Ou seja, a proporção de populações em que o alelo A se fixa é igual à sua frequência inicial (p). Podemos dizer, então, que a probabilidade de o alelo A se fixar, por deriva gênica, é igual à sua frequência. Essa é uma regra importante na evolução dos alelos.

E quais são os valores finais (ou seja, na geração 300) para H_s e H_T ? E quais os valores inicial e final de F_{ST} nessa geração? (dica: veja como fizemos para calcular esses valores quando $p = 0,5$).



Na última geração, todas as populações têm apenas um alelo, ou seja, $H_s = 0$. Para saber o valor de H_T precisamos calcular a frequência total de p . Como 20% das populações fixaram p , então a frequência dele é 0,20 (ou seja, a mesma frequência inicial). Como p não mudou, q também não mudou e H_T também não pode ter mudado. Assim, H_T final = H_T inicial = 0,32. O F_{ST} inicial = $(0,32 - 0,32)/0,32 = \text{zero}$. E o F_{ST} final? Ele será $(0,32 - 0)/0,32 = 1$. Então coloque esses valores na **Tabela 20.1**.

Preencha agora a **Tabela 20.1**, com os valores de cópias de $A = 6$ e tamanho populacional = 30 (o que equivale a uma frequência $p = 0,10$), e com os valores de cópias de $A = 3$ e tamanho populacional = 30 ($p = 0,05$). Quais suas conclusões sobre o processo de diferenciação populacional na ausência de fluxo gênico, após um número grande de gerações?



A primeira coisa é que, como dissemos, a proporção das populações que ficam fixadas para o alelo é a mesma que a frequência desse alelo. A segunda coisa é que o F_{ST} vai evoluir de 0,0 (no início da diferenciação) até 1,0 (no final da diferenciação).

Na prática, vemos na natureza que as populações apresentam valores de F_{ST} intermediários, pois elas têm tamanho populacional, em geral, alto (o que reduz a força da deriva), e existe também a entrada constante de novos alelos na população, seja por mutação ou pela migração de indivíduos de outras populações. O efeito da chegada de migrantes na população (também chamado de fluxo gênico) é o que veremos na próxima simulação.



ATIVIDADE 2

Para este exercício, vamos usar um outro módulo do Populus. Portanto, feche o módulo que você estava usando (clique em **Close**). Agora escolha, no **menu** de modelos (**Model**) o **submenu** de genética mendeliana (**Mendelian Genetics**) e, nele, o módulo **Population Structure**.

Este módulo simula a evolução dos alelos em locos dialélicos evolutivamente neutros, em populações subdivididas em **DEMES**.

Os dados que inseriremos para a execução do modelo de diferenciação populacional são (**Figura 20.3**):

DEMES

São as menores divisões que uma população pode ter. Uma espécie pode ter várias populações mais ou menos interligadas pelo fluxo gênico. Alguns cientistas consideram que algumas espécies podem ter populações sem conexões, mas que não divergiram o bastante para se constituírem em espécies diferentes. Para outros, se não existe mais o fluxo gênico para manter a coesividade evolutiva entre as populações, elas já devem ser consideradas espécies diferentes. Mas esse é um debate para outra aula! As populações de uma espécie podem estar, por sua vez, subdivididas em grupos menores, os demes, que mantêm fluxo gênico entre si.

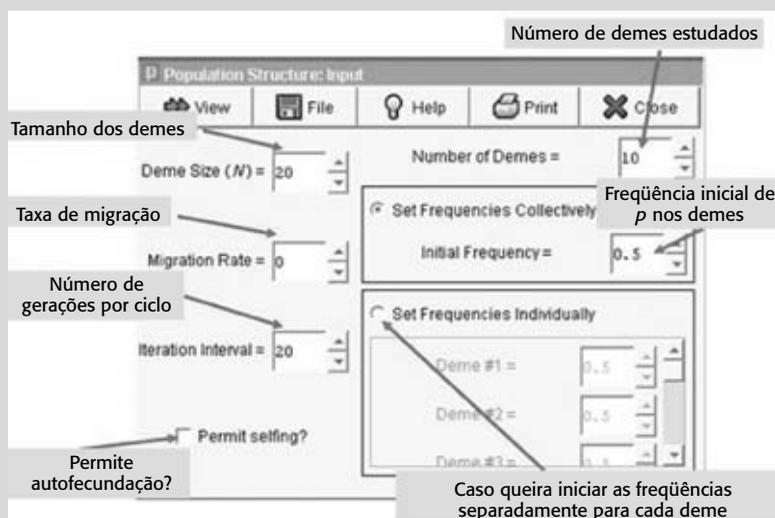


Figura 20.3: O módulo de estruturação populacional. Valores iniciais que usaremos em nossa simulação.

a) o tamanho de cada deme (**Deme Size**): que vai resultar em uma maior ou menor intensidade da deriva gênica e do endocruzamento. Vamos começar com **20** indivíduos por deme;

b) a taxa de migração (**Migration Rate**): que representa a proporção de alelos constituintes de uma geração que vêm de outras populações, por migração. Vamos começar nossa simulação com demes completamente isolados (coloque a taxa de migração em **0**);

c) o número de gerações a serem vistas em cada ciclo de interação (**Interaction Interval**): neste modelo veremos, de maneira incremental, as gerações em que a evolução dos alelos está acontecendo. O número de gerações vistas de cada vez é o intervalo de interação. Vamos começar nossa simulação observando **20** gerações de cada vez;

d) o número de demes estudados (**Number of Demes**): em nossas simulações manteremos este número sempre em **10**, para facilitar o preenchimento das tabelas, portanto você já pode entrar esse valor no lugar correspondente.

Além disso, você pode escolher começar todos os demes com a mesma frequência gênica p ou especificar para cada deme uma frequência inicial diferente. No nosso caso iremos começar todos os demes com a mesma frequência ($p = 0.50$). Nesta atividade, como nas Aulas 12 e 17, queremos que você preencha algumas tabelas para que você mesmo veja os padrões evolutivos gerais dos efeitos da deriva, endocruzamento e migração na diferenciação populacional. Como naquelas aulas, você vai ser um cientista e as populações que você vai estudar serão virtuais, mas exclusivamente suas: cada aluno terá seus próprios resultados, que serão diferentes uns dos outros mas que seguirão um padrão geral.

Você já sabe por que isso vai acontecer, não é? É que o modelo que vamos utilizar usa cadeias de Markov e variação estocástica (como você aprendeu na Aula 12), e você lembra que modelos estocásticos têm comportamento "bêbado": mesmo quando seguem padrões gerais eles seguem caminhos impossíveis de se precisar.

Então, vamos lá! Clique em View para ver o resultado da evolução desses 10 demes, na ausência de migração entre eles.

O que você vê é muito parecido com o que já viu na Aula 12, sobre deriva gênica. Os 10 demes estão evoluindo aleatoriamente, por deriva gênica. Em alguns, a frequência (p) de A aumenta, em outros diminui. Neste gráfico, no entanto, temos um botão novo. Clique no botão Switch (alternar).

Aparece um outro gráfico, onde, em vez de p , aparece a evolução dos índices de endocruzamento F_{IS} , F_{IT} e F_{ST} (você aprendeu sobre esses índices na Aula 19). Para esta simulação, veremos apenas a evolução de F_{ST} (linha azul). Na Atividade 1, foi mostrado que F_{ST} começa em zero e vai aumentando com o tempo, até chegar, na ausência de migração, a um valor máximo de 1, quando todas as populações estão fixadas. Use o botão Switch quando quiser, para alternar entre o gráfico de $p \times t$ para o gráfico de $F \times t$.

No gráfico que aparece, F_{ST} deve aumentar com o tempo. Mantenha o gráfico no modo $F \times t$, e clique em Iterate para ver mais 20 gerações.

Anote, na primeira linha da **Tabela 20.2**, o valor de F_{ST} na 40ª geração (lembre-se: você pode ver uma grade clicando em Options e Coarse Grid). Agora continue apertando Iterate até F_{ST} chegar a 1 ou a zero. Neste ponto, como você acha (sem usar o botão Switch) que estarão as frequências de p nos vários demes? Responda antes de prosseguir.



	N_e	F_{ST} / 40 gerações
1	20	
2	20	
3	20	
4	20	
5	20	
média		
1	30	
2	30	
3	30	
4	30	
5	30	
média		

Tabela 20.2: Evolução de populações por deriva, na ausência de fluxo gênico.

Clique em Switch e veja você mesmo! Provavelmente $F_{ST} = 1$. Nesse caso, todos os demes ficaram com apenas um alelo, sendo que, em alguns, *A* se fixou e, em outros, *A* se extinguiu.

Agora, vamos continuar a preencher a **Tabela 20.2**. Repita a simulação mais quatro vezes (cada vez parando na geração 40), com os mesmos valores (**10** demes, cada um com **20** indivíduos, sem migração), e coloque os valores nas células correspondentes na tabela.

Mude o tamanho de cada deme para **30** e faça a simulação cinco vezes, usando sempre o botão Iterate para passar de 20 para 40 gerações e o botão Switch para ver o valor do F_{ST} na geração 40.

Em alguns casos, raros, você pode ter F_{ST} chegando, no final, ao valor de zero. Como é possível isso?



Isso vai acontecer quando, por acaso, todas as populações tiverem ficado com a mesma frequência de *p*, ou seja, se todas fixaram ou se todas perderam o alelo *A*. Mas isso é raro (se quiser, fique tentando várias vezes para ver quando isso acontece! Um conselho: diminua o tamanho de cada deme para uns 10, e o número de demes para cinco, para que as fixações aconteçam mais rapidamente, a não ser que queira ficar horas tentando!).



ATIVIDADE 3

Entra em jogo a migração

Vamos repetir a Atividade 2, agora permitindo o fluxo gênico entre os demes. Mantenha os mesmos parâmetros iniciais (10 demes, cada um com 20 indivíduos), mas, desta vez, vamos permitir que, a cada nova geração, uma fração m da população seja constituída por migrantes que vieram de outros demes.

Começaremos com uma taxa de migração (Migration Rate, m) de 1% (coloque o valor **0.01** na caixa Migration Rate). Clique em View.

O gráfico resultante é muito parecido com o da Atividade 2. Clique em Iterate para chegar à geração 40. Observe o gráfico $p \times t$. Observe como as linhas evoluem.

Clique em Iterate mais vezes e veja como evoluem os demes. Qual a diferença entre a evolução dessas linhas neste gráfico e no que você observou na Atividade 2? (dica: observe o que acontece quando o alelo A se fixa ou se extingue no deme).



Agora que existe fluxo gênico, mesmo quando uma população se fixa para um determinado alelo, ela pode voltar a ser polimórfica, pela chegada, por migração, de indivíduos com o outro alelo. Isso resulta, em nosso gráfico, em linhas que chegam aos valores de fixação ou extinção, mas que depois voltam a diminuir ou aumentar.

Mude para o gráfico de $F \times t$ (Switch) e veja como F_{ST} evolui.

Ele inicialmente aumenta. Mas depois vai aumentando e diminuindo, em torno de um valor de 0,65. Neste caso, as frequências de p ficam variando para sempre, nunca ficam paradas em 0,0 ou em 1,0 pois, mesmo quando os alelos das populações se fixam, a migração traz novos alelos, o que faz com que F_{ST} volte a baixar. O único caso em que F_{ST} fica estável é em alguns casos raros, em que todos os demes se fixam para o mesmo alelo. Nesses casos F_{ST} fica igual a zero e a migração não consegue alterar esse valor, pois, como todos os demes estão com o mesmo alelo, os migrantes não são diferentes das populações aonde eles chegam.

Então vamos preencher a **Tabela 20.3**, da mesma forma que você fez com a **Tabela 20.2**.

	N_e	$F_{ST}/40$ gerações
1	20	
2	20	
3	20	
4	20	
5	20	
média		
1	30	
2	30	
3	30	
4	30	
5	30	
média		

Tabela 20.3: Evolução de populações por deriva, com uma taxa de migração de 1% por geração entre os demes.



ATIVIDADE 4

Uma migração mais leve

Vamos repetir a simulação com os mesmos parâmetros da Atividade 3, apenas diminuindo o fluxo gênico para 0,1% (mude o Migration Rate para 0,001). Faça a simulação cinco vezes com cada valor e preencha a **Tabela 20.4**.

	N_e	$F_{ST}/40$ gerações
1	20	
2	20	
3	20	
4	20	
5	20	
média		
1	30	
2	30	
3	30	
4	30	
5	30	
média		

Tabela 20.4: Evolução de populações por deriva, com uma taxa de migração de 0,1% por geração entre os demes.



ATIVIDADE 5

Uma migração maior

Vamos repetir a simulação uma última vez, com os mesmos parâmetros da Atividade 3, mas aumentando o fluxo gênico para 5% (mude o Migration Rate para 0,05). Faça a simulação cinco vezes com cada valor, e preencha a **Tabela 20.5**.

	N_e	$F_{ST}/40$ gerações
1	20	
2	20	
3	20	
4	20	
5	20	
média		
1	30	
2	30	
3	30	
4	30	
5	30	
média		

Tabela 20.5: Evolução de populações por deriva, com uma taxa de migração de 5% por geração entre os demes.



ATIVIDADE 6

Colocando tudo junto...

Baseado nas médias que você obteve nas simulações das Atividades 2, 3, 4 e 5, preencha a **Tabela 20.6**. Depois, use os dados da tabela para traçar duas linhas na **Figura 20.4**. Faça uma linha para os diferentes níveis de migração para um tamanho populacional de **20** e outra linha para um tamanho populacional de **30**.

Tabela 20.6: Resumo dos dados da simulação, sobre a relação entre tamanho dos demes (N_e), taxa de migração (m) e F_{ST} .

	N_e	$m = 0$	$m = 0,001$	$m = 0,01$	$m = 0,05$
F_{ST} em 40 gerações	20				
	30				



Figura 20.4: Registrando graficamente a relação entre taxa de migração, tamanho populacional e endocruzamento (F_{ST}).

Usando os dados da **Tabela 20.6** e da **Figura 20.4**, responda:

- 1) Qual a relação entre o F_{ST} e a taxa de migração?
- 2) Qual a relação entre o F_{ST} e o tamanho dos demes?
- 3) O F_{ST} pode diminuir de uma geração para outra?
- 4) O F_{ST} pode ser negativo? Por quê?



RESPOSTA COMENTADA

- 1) O F_{ST} após 40 gerações será menor quando a taxa de migração for maior. Isso acontece porque, quando a taxa de migração é grande, os migrantes homogeneizam as frequências gênicas dos vários demes, diminuindo sua diferenciação.
- 2) O F_{ST} aumenta mais rapidamente quando os demes têm um número menor de indivíduos.
- 3) O F_{ST} pode aumentar e diminuir ao longo do tempo. Ele obedece aos modelos estocásticos, em que as variações são ao acaso. No entanto, ele acaba oscilando em torno de um valor médio, que é o chamado ponto de equilíbrio migração/deriva.
- 4) O F_{ST} não pode ser negativo, pois, para que isso acontecesse, seria necessário que H_s fosse maior que H_T , já que $F_{ST} = (H_T - H_s)/H_T$. Isso, no entanto, é impossível, já que H_T incorpora a variação total da população.

CONCLUSÃO

Esta foi a nossa última simulação. Esperamos que você tenha gostado dessas simulações. Nós consideramos que elas são uma boa maneira de você visualizar a microevolução em populações, coisa difícil de se observar nas populações da natureza, pela nossa própria limitação, como seres humanos, de não vivermos o tempo suficiente para observar essas variações (se fôssemos tartarugas ou árvores milenares talvez pudéssemos ter uma visão mais dinâmica da evolução das populações à nossa volta).

RESUMO

A deriva gênica faz com que populações separadas (os demes) evoluam independentemente e se diferenciem, e isso pode ser visto pelo aumento no índice de endocruzamento (F_{ST}). O F_{ST} normalmente começa baixo, e vai aumentando conforme as populações acumulam diferenças. A migração de indivíduos entre os demes diminui essas diferenças, fazendo com que o F_{ST} não aumente.

Assim, temos a interação de dois processos antagônicos: a deriva gênica, que aumenta o F_{ST} e a migração, que diminui o F_{ST} . No início da diferenciação o F_{ST} aumenta, mas após um número pequeno de gerações ele passa a oscilar, estocasticamente, em torno de um valor médio. Esse valor corresponde a um ponto de equilíbrio, chamado de equilíbrio migração-deriva.

AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula, como todas de simulação, é trabalhosa. Mas não deixe de fazer todas as simulações. Esta não é uma aula para ler: é uma aula para fazer. Assim, sua visita ao pólo é fundamental! Execute a simulação, converse com colegas e peça ajuda ao tutor. Não deixe de preencher as tabelas e a **Figura 20.4**. Sua recompensa será uma compreensão sólida sobre os efeitos da migração e da deriva gênica na diferenciação populacional.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Esta aula encerra nosso segundo módulo. No próximo módulo, veremos processos que ocorrem em níveis mais altos da Evolução, como a especiação, a filogenia e processos macroevolutivos. Também veremos aplicações diretas do estudo da Evolução na Ecologia e na Conservação das espécies.

Evolução

Referências

Aula 12

ALSTAD, Don N. *Populus: simulations of population biology*. Disponível em: <<http://www.cbs.umn.edu/populus/Download/download.html>>. Acesso em: 26 ago. 2004.

BONNELL, M.L.; SELANDER, R.K. Elephant seals: genetic variation and near extinction. *Science*, v. 184, pp. 908-909, 1974.

DAWKINS, Richard. *O relojoeiro cego: a teoria da evolução contra o desígnio divino*. Tradução Laura Teixeira Motta. São Paulo: Cia das Letras, 2001.

Aula 13

DARWIN, Charles Robert. *A origem das espécies*. Belo Horizonte: Itatiaia, 2002. Tradução da obra *On The Origin of Species*, de 1859.

DOBZHANSKY, Theodosius. *Genética do processo evolutivo*. São Paulo: EDUSP; Ed. Polígono, 1973.

FREIRE-MAIA, Newton. *Teoria da evolução: de Darwin a teoria sintética*. Belo Horizonte: Itatiaia; São Paulo: EDUSP, 1988.

FUTUYAMA, Douglas J. *Biologia Evolutiva*. 2. ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1992.

MAYR, Ernest. *Populações, espécies e evolução*. São Paulo: EDUSP, 1977. Tradução da obra *Populations, species, and evolution*, de 1963.

RIDLEY, Mark. *Evolution*. 2.ed. Cambridge: Blackwell Science, 1996.

SHORROCKS, Bryan. *A origem da diversidade*. São Paulo: EDUSP, 1980.

Aula 14

DARWIN, Charles Robert. *A origem do homem e a seleção sexual*. São Paulo: Hemus, 2002. Tradução do original de 1871.

FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1992.

RIDLEY, Mark. *Evolution*. 2.ed. Cambridge: Blackwell Science, 1996.

SHORROCKS, Bryan. *A origem da diversidade*. São Paulo: EDUSP, 1980.

CAVALLI-SFORZA, Luigi Luca; BODMER, Walter F. *The genetics of human populations*. San Francisco: Freeman, 1971.

GRANT, Bruce S. Fine tuning the peppered moth paradigm. *Evolution*, v. 53 pp. 980-984, 1999. [On line]. Disponível em:

<<http://bsgran.people.wm.edu/melanism.pdf>>. Acesso em: 20 ago. 2004.

KETTLEWELL, Bernard. *The evolution of melanism*. Oxford: Clarendon Press, 1973.

SILVA, Luis Hildebrando M.; OLIVEIRA, Vera Engracia G. O desafio da malária: o caso brasileiro e o que se pode esperar dos progressos da era genômica. *Ciência e Saúde Coletiva*, v. 7, pp. 49-63, 2001. [On line]. Disponível em:

<<http://www.scielo.br/pdf/csc/v7n1/a05v07n1.pdf>>. Acesso em: 4 de ago. 2004.

HUBBY, J.L.; LEWONTIN, RICHARD C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I- The number of alleles at different locos. *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, n. 54, pp. 577-594, 1966.

KIMURA, Motoo. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, n. 217, pp. 624-626, 1968.

KING, Jack Lester; JUKES, Thomas H. Non-Darwinian evolution. *Science*, n. 164, pp. 788-798, 1969.

LEWONTIN, Richard C.; HUBBY, J.L. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. II- Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, n. 54, pp. 595-609, 1966.

OHTA, Tomoko; GILLESPIE, John H. Development of neutral and nearly neutral theories. *Theoretical Population Biology*, n. 49, pp. 128-142, 1996.

SILVA, Edson Pereira. A short history of evolutionary theory. *História, ciências, Saúde-Manguinhos*, v. 8, n. 3, pp. 671-87, sept./dec. 2001.

Aula 18

- CAIN, A.J.; SHEPPARD, P.M. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics*, n. 39, pp. 89-116, 1954.
- CARARETO, Cláudia M. Aparecida. Adaptação Biológica. *Ciência e Cultura*, v. 42, n. 1, pp. 13-19, jan. 1990.
- DARWIN, Charles Robert. *A origem das espécies*. Belo Horizonte: Itatiaia, 2002. Tradução de Eugênio Amado da obra *Origin of Species*, de 1859.
- DOBZHANSKY, Theodosius. *Genética do processo evolutivo*. São Paulo: EDUSP/Polígono, 1973.
- FUTUYMA, Douglas J. *Biologia Evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1992.
- GOULD, Stephen Jay; LEWONTIN, Richard C. The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series B, n. 205, pp. 581-598, 1979.
- LEWONTIN, Richard C. Adaptation. *Scientific American*, n. 239, pp. 212-230, sep. 1978.
- _____. *A Tripla Hélice: gene, organismo e ambiente*. São Paulo: Cia. das Letras, 2002.
- RIDLEY, Mark. *Evolution*. 2.ed. Cambridge: Blackwell Science, 1996.

Aula 19

- BEIGUELMAN, Bernardo. *Dinâmica dos genes nas famílias e nas populações*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1995. 472p.
- FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1997.
- HARTL, Daniel L.; CLARK, Andrew G. *Principles of population genetics*. 3.ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1997. 542 p.

ISBN 85-7648-099-9



9 788576 148099 0



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Ministério
da Educação

