

## Desvios de Hardy-Weinberg

- Acasalamento preferencial
- Mutação
- Recombinação
- Deriva Genética
- Fluxo gênico

## Fluxo Gênico

- O modelo de Hardy-Weinberg considera apenas uma única população
- A maioria das espécies tem várias populações locais
- Embora a maioria dos acasalamentos geralmente ocorram em uma população local, algumas vezes indivíduos se acasalam fora de seu deme
- Conexões reprodutivas entre demes permite que alelos se movam de um pool gênico a outro
- **O movimento de genes entre demes é chamado de fluxo gênico.**

Estimativas de Fluxo gênico podem ser feitas através de dois tipos de métodos:

Diretos - em que os indivíduos ou os gametas são considerados para a estimativa direta de fluxo.

Indiretos - apenas estimativas genéticas, medidas a partir de alelos nos demes, são consideradas para a estimativa desses índices

Estimativas de Fluxo gênico podem ser feitas através de dois tipos de métodos:

Problemas de estimativas diretas:

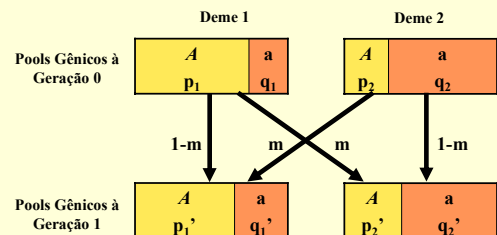
Animais que dispersam podem não encontrar habitat  
Eles podem chegar em condições precárias  
Eles podem ter dificuldade em encontrar par  
Reprodução pode não ser bem sucedida

Estimativas de Fluxo gênico podem ser feitas através de dois tipos de métodos:

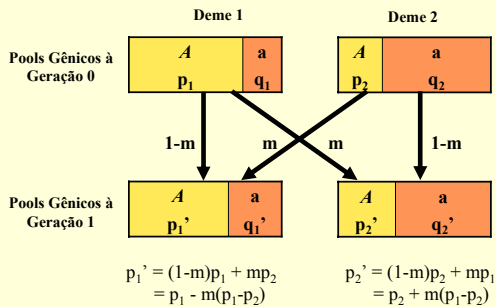
Problemas de estimativas indiretas:

Medida de fluxo gênico pode estar estimando coisas diferentes além de apenas o fluxo gênico

## Fluxo gênico entre dois demes



### Fluxo gênico entre dois demes



### Fluxo gênico entre dois demes

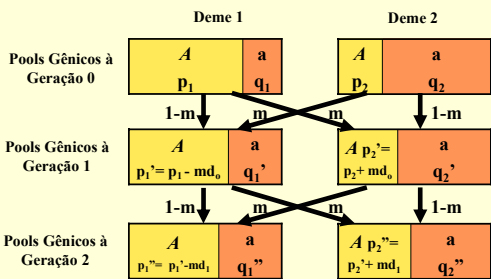
$$p_1' = p_1 - m(p_1 - p_2) \quad p_2' = p_2 + m(p_1 - p_2)$$

Chamemos  $d_0 = (p_1 - p_2)$  = a diferença na frequência alélica entre os demes na geração 0.

Logo:  $p_1' = p_1 - md_0$        $p_2' = p_2 + md_0$

**Fluxo gênico ( $m > 0$ ) será uma força evolutiva quando  $d_0 \neq 0$  ou seja, quando os pools gênicos iniciais forem diferentes ( $p_1 \neq p_2$ ).**

### Fluxo gênico entre dois demes



### Fluxo gênico entre dois demes

Após 1 geração de fluxo gênico:

$$p_1' = p_1 - md_0 \quad p_2' = p_2 + md_0$$

$$\begin{aligned}
 d_1 &= p_1' - p_2' = p_1 - md_0 - p_2 + md_0 \\
 &= p_1 - p_2 - 2md_0 \\
 &= d_0 - 2md_0 \\
 &= d_0(1 - 2m)
 \end{aligned}$$

Podemos demonstrar que após n gerações de fluxo gênico:

$$d_n = d_0(1 - 2m)^n \rightarrow 0 \text{ quando } n \rightarrow \infty$$

**Fluxo gênico é uma força evolutiva que reduz as diferenças genéticas entre demes locais**

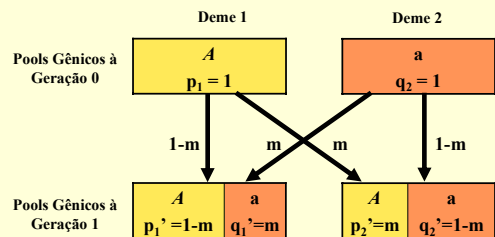
### Fluxo gênico entre dois demes

**Fluxo gênico é uma força evolutiva que reduz as diferenças genéticas entre demes locais**

Por exemplo, as frequências do alelo Rh<sup>+</sup> no locus Rh do grupo sanguíneo são:

Europeus:	0.0279
Africanos:	0.5512
Afro-Americanos:	0.4381

### Fluxo gênico entre dois demes



**Fluxo gênico é uma força evolutiva que aumenta a variação genética dentro de demes**

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Tem efeitos opostos na variação genética dentro e entre os demes.

O balanço entre estas duas forças evolutivas principais é o principal determinante das quantidades relativas de variação genética dentro contra a quantidade entre demes de uma espécie.

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Lembrem-se do impacto da deriva sobre a **ibd**:

$$\bar{F}(t) = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)\bar{F}(t-1)$$

E o balanço entre deriva e mutação:

$$\bar{F}(t) = \left\{ \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right)\bar{F}(t-1) \right\} (1 - \mu)^2$$

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Da mesma forma, o balanço entre deriva e mutação é:

$$\bar{F}(t) = \left\{ \frac{1}{2N_{ej}} + \left(1 - \frac{1}{2N_{ej}}\right)\bar{F}(t-1) \right\} (1 - m)^2$$

Que, de uma forma análoga, também chega a:

$$\bar{F}_{eq} = \frac{1}{4N_{ej}m + 1}$$

Se  $m$  é pequeno de tal forma que seja bem maior que  $m^2$  e da ordem de magnitude de  $1/N_{ej}$  ou menor

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Da mesma forma, pode ser definido em função da coalescência:

$$\text{Prob. (gene flow before coalescence | gene flow or coalescence)} = \frac{4N_{ej}m}{4N_{ej}m + 1}$$

P de identidade neste conceito equivale à P de coalescência antes de fluxo gênico dado que fluxo ou coalescência tenham ocorrido.

Conceito de identidade mudou mais uma vez

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$F_{st}$  é a P de **ibd** na subpopulação em relação à população.

Este novo “coeficiente de endogamia” não mede **ibd** no sentido de heredograma ( $F$ ), e nem no sentido de desvio de acasalamento ao acaso ( $f$ ), e nem mesmo o impacto da deriva em um deme no valor médio de **ibd**.

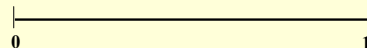
$F_{st}$  mede a influência na estrutura populacional da relação entre deriva e fluxo gênico.

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$F_{st}$  mede a influência na estrutura populacional da relação entre deriva e fluxo gênico.

Todos os demes têm pools gênicos idênticos;  
Toda a variação é comum a toda a espécies

Nenhuma variação dentro de demes; Toda variação existe como diferenças entre os pools gênicos de demes



Fluxo gênico domina

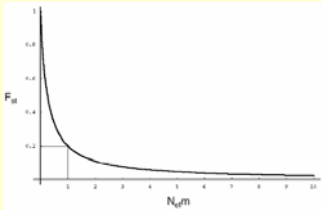
Deriva genética domina

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Voltemos à esta equação:

$$\bar{F}_{st} = \frac{1}{4N_{ej}m + 1}$$

Deriva e fluxo gênico afetam  $F_{st}$ , mas pouca migração pode ter grande efeito



## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Efeito na genealogia depende do *Número Efetivo de Migrantes*, e não da *taxa de migração*.

Taxas de migração diferentes podem ter o mesmo impacto na estrutura populacional.

$$N_{ej1} = 10^9 \quad N_{ej2} = 100 \\ M = 10^{-9} \quad M = 0.01$$

Taxas de migração equivalentes podem ter impacto diferente na estrutura populacional

$$N_{ej1} = 10^9 \quad N_{ej2} = 100 \\ M = 0.01$$

$$F_{st1} = 0.00 \quad F_{st2} = 0.20$$

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$F_{st}$  representa um balanço entre deriva e migração:

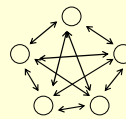
Em grandes populações, deriva demora a diferenciar populações, pouco fluxo gênico é suficiente para contrabalançar a força da deriva.

À medida que a população diminui, mais e mais fluxo gênico é necessário para contrabalançar a deriva.

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Da mesma forma, é  $N_{ej}m$  que determina a taxa de coalescência relativa de genes em subpopulações e demes.

A relação exata depende do padrão de fluxo gênico  
Em um modelo de ilha de fluxo gênico.



Extensão multidêmica do modelo de 2 subpopulações.

$$N_{ej}m = \frac{\bar{t}_0}{4(\bar{t} - \bar{t}_0)}$$

$t_0$  = coalec na mesma subpop  
 $t$  = coalec na pop em geral

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$$\frac{\bar{t}_0}{\bar{t}} = \frac{4N_{ej}m}{1 + 4N_{ej}m}$$

$F_{st}$  tem agora uma interpretação simples em termos de tempo de coalescência:

$$F_{st} = \frac{\bar{t} - \bar{t}_0}{\bar{t}} \quad \text{or} \quad \frac{\bar{t}_0}{\bar{t}} = 1 - F_{st}$$

$F_{st}$  tem agora uma interpretação simples em termos de tempo de coalescência:

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$$\bar{F}(t) = \left\{ \frac{1}{2N_{ej}} + \left( 1 - \frac{1}{2N_{ej}} \right) \bar{F}(t-1) \right\} [(1-\mu)(1-m)]^2$$

Incluindo mutação temos que a “identidade” pode ser destruída por mutação ou migração.

Se  $\mu$  e  $m$  são pequenos chegamos a:

$$\bar{F}_{st} = F_{st} = \frac{1}{4N_{ej}(\mu + m) + 1}$$

Enfatiza o papel conjunto de  $\mu$  e  $m$  na variação genética e **ibd**. Quando  $m$  é muito maior que  $\mu$  pode ter fluxo gênico domina mutação.

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

Em todos os casos acima  $F_{st}$  tem sido definido em termos de **ibd**, no entanto muitas vezes o máximo que conseguimos é **ibs**.

$$F_{st} = \frac{F_s - F_t}{1 - F_t}$$

Outra forma de se estimar  $F_{st}$ : aleatoriamente amostrando pares de genes retirados da mesma subpopulação ou da população total.

Esta equação permite a extensão em hierarquias

$$F_{ct} = \frac{F_c - F_t}{1 - F_t}$$

$$F_{sc} = \frac{F_s - F_c}{1 - F_c}$$

## Deriva Genética e Fluxo Gênico

$$(1 - F_{sc})(1 - F_{ct}) = \left(\frac{1 - F_s}{1 - F_c}\right)\left(\frac{1 - F_c}{1 - F_t}\right) = \left(\frac{1 - F_s}{1 - F_t}\right) = 1 - F_{st}$$

$F_{st}$  pode ser particionada em 2 componentes:

$F_{ct}$  que mede diferenciação entre subpopulações continentais

$F_{sc}$  que mede diferenciação entre populações locais em um continente

Permite seu uso para um número arbitrário de níveis

## O Efeito de Wahlund

Vimos como deriva afeta a probabilidade de **ibd**

Também vimos como afeta a variância de frequências alélicas em populações isoladas, o que permite uma nova definição de  $F_{st}$ .

$n$  demes em que  $N_i$  é tamanho do deme  $i$

2 alelos com frequências potencialmente diferentes em cada deme

$P_i$  = freq de alelo A no deme  $i$

$$N = \sum N_i \quad W_i = N_i / N$$

## O Efeito de Wahlund

$n$  demes em que  $N_i$  é tamanho do deme  $i$

$$N = \sum N_i \quad W_i = N_i / N$$

Genótipo AA Aa aa

Freq  $p_i^2$   $2p_i q_i$   $q_i^2$

HW  $p^2$   $2pq$   $q^2$

Subdiv  $\sum w_i p_i^2$   $2\sum w_i p_i q_i$   $\sum w_i q_i^2$

Por definição, a variância da frequência alélica é:

$$\text{Var}(p) = \sigma_p^2 = \sum_{i=1}^n w_i (p_i - \bar{p})^2 = \sum_{i=1}^n w_i p_i^2 - \bar{p}^2 = \sum_{i=1}^n w_i q_i^2 - \bar{q}^2$$

## O Efeito de Wahlund

Por definição, a variância da frequência alélica é:

$$\text{Var}(p) = \sigma_p^2 = \sum_{i=1}^n w_i (p_i - \bar{p})^2 = \sum_{i=1}^n w_i p_i^2 - \bar{p}^2 = \sum_{i=1}^n w_i q_i^2 - \bar{q}^2$$

Substituindo:

$$\text{Freq.}(AA) = \sum_{i=1}^n w_i p_i^2 - \bar{p}^2 + \bar{p}^2 = \bar{p}^2 + \sigma_p^2$$

$$\text{Freq.}(aa) = \sum_{i=1}^n w_i q_i^2 - \bar{q}^2 + \bar{q}^2 = \bar{q}^2 + \sigma_q^2$$

$$\text{Freq.}(Aa) = 1 - \text{Freq.}(AA) - \text{Freq.}(aa) = 2\bar{p}\bar{q} - 2\sigma_p^2$$

## O Efeito de Wahlund

$$\text{Freq.}(AA) = \sum_{i=1}^n w_i p_i^2 - \bar{p}^2 + \bar{p}^2 = \bar{p}^2 + \sigma_p^2$$

$$\text{Freq.}(aa) = \sum_{i=1}^n w_i q_i^2 - \bar{q}^2 + \bar{q}^2 = \bar{q}^2 + \sigma_q^2$$

$$\text{Freq.}(Aa) = 1 - \text{Freq.}(AA) - \text{Freq.}(aa) = 2\bar{p}\bar{q} - 2\sigma_p^2$$

Fatorando  $2\bar{p}\bar{q}$  chegamos a:

$$\text{Freq.}(Aa) = 2\bar{p}\bar{q} \left(1 - \frac{\sigma_p^2}{\bar{p}\bar{q}}\right) = 2\bar{p}\bar{q}(1 - f_{st})$$

Logo:

$$\text{Freq.}(AA) = \bar{p}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{st}$$

$$\text{Freq.}(Aa) = 2\bar{p}\bar{q}(1 - f_{st})$$

$$\text{Freq.}(aa) = \bar{q}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{st}$$

### O Efeito de Wahlund

$$\begin{aligned} \text{Freq.}(AA) &= \bar{p}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{st} \\ \text{Freq.}(Aa) &= 2\bar{p}\bar{q}(1 - f_{st}) \\ \text{Freq.}(aa) &= \bar{q}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{st} \end{aligned}$$

Se assemelha a efeito de  $f$  em endogamia, contudo:  $f_{st}$  é variância, e portanto  $\geq 0$ , logo  $f_{st}$  tem conseqüências similares a endogamia de sistema de acasalamento  $f$ .  
Este desvio de HW na espécie causado por subestrutura populacional é chamado de **Efeito de Wahlund**.

$$f_{st} = 1 - \frac{\text{Freq.}(Aa)}{2\bar{p}\bar{q}} = \frac{2\bar{p}\bar{q} - \text{Freq.}(Aa)}{2\bar{p}\bar{q}} = \frac{H_i - H_s}{H_i}$$

### O Efeito de Wahlund

Em um modelo de ilha temos que:

$$\sigma^2 = \frac{\bar{p}\bar{q}}{2N_m - (2N_m - 1)(1 - m)^2}$$

Como  $f_{st} = \sigma_p^2/pq$  para 2 alelos, temos que:

$$f_{st} = \frac{1}{2N_m - (2N_m - 1)(1 - m)^2} = \frac{1}{4N_{e,m} + 1}$$

Quase igual à equação anterior, só que agora nos referimos a  $N_{ev}$  ao invés de  $N_{ef}$  ou seja:

$F_{st}$  é medida através de **ibd**

$f_{st}$  é medida através da variância nas freqüências alélicas ou heterozigosidades

### O Efeito de Wahlund

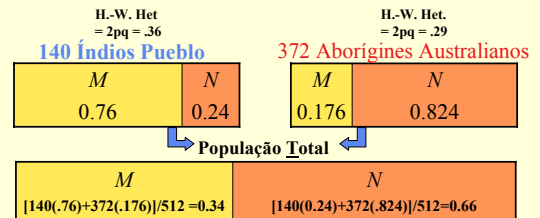
$F_{st}$  é medida através de **ibd**

$f_{st}$  é medida através da variância nas freqüências alélicas ou heterozigosidades

Ambos medem o balanço da deriva e da migração.

Balanço depende de  $N_e m$  não se pode prever estrutura genética da população apenas sabendo-se seu  $N_e$  ou taxa de fluxo gênico.

A "Heterozigosidade" média esperada é calculada ao se escolherem aleatoriamente dois alelos de uma subpopulação =  $H_s = [140(0.36) + 372(0.29)]/512 = 0.309$



### Subestrutura Populacional

Variabilidade genética da população é determinada pelo balanço entre deriva e fluxo gênico.

Sistema de acasalamento afeta estabelecimento de genótipos a partir do pool gênico

Modelo que integra efeitos de sistema de acasalamento, deriva e fluxo gênico:

Chamemos  $f$  de  $f_{is}$

Freq AA no deme  $j = p_j^2 + p_j q_j f_{is}$

Freq Aa no deme  $j = 2p_j q_j (1 - f_{is})$

Freq aa no deme  $j = q_j^2 + p_j q_j f_{is}$

### Subestrutura Populacional

Modelo que integra efeitos de sistema de acasalamento, deriva e fluxo gênico:

$$\begin{aligned} \text{Freq.}(AA) &= \sum_{j=1}^n w_j (p_j^2 + p_j q_j f_{is}) \\ &= \sum_{j=1}^n w_j p_j^2 + \sum_{j=1}^n w_j (p_j - p_j^2) f_{is} \\ &= \bar{p}^2 + \sigma_p^2 + f_{is} (\bar{p} - \bar{p}^2 - \sigma_p^2) \\ &= \bar{p}^2 + \bar{p}\bar{q} (f_{is} + f_{is} [1 - f_{is}]) \end{aligned}$$

Fazendo  $f_{it} = f_{st} + f_{is} (1 - f_{st})$  teremos:

$$\begin{aligned} \text{Freq.}(AA) &= \bar{p}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{it} \\ \text{Freq.}(Aa) &= 2\bar{p}\bar{q}(1 - f_{it}) \\ \text{Freq.}(aa) &= \bar{q}^2 + \bar{p}\bar{q}f_{it} \end{aligned} \quad (1 - f_{it}) = (1 - f_{is})(1 - f_{st})$$

## Subestrutura Populacional

Até agora consideramos apenas o modelo de ilha

Isolamento por distância (isolation-by-distance)

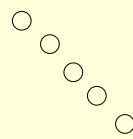
Demes geograficamente próximos têm maior chance de trocar genes do que demes distantes.

Table 6.1. Isolation-by-distance in the Izu Valley of Japan as measured by the location of the spouse's birthplace for 2022 marriages (Seikiguchi and Seikiguchi 1951).

Spouse's Birthplace	Percentage of Marriages
Within Buraku (hamlet)	49.6%
Within Village but Outside Buraku	19.5%
Neighboring Villages	19.1%
Within Gun (county)	6.4%
Within Prefecture (state) but Outside Gun	2.9%
Outside Prefecture	2.5%

## Subestrutura Populacional

Isolamento por distância (isolation-by-distance)



Unidimensional aproximado

$$F_{st} = \frac{1}{4N_e \sqrt{m_x^2 + 2m_y} m_x + 1}$$

$$N_{ef} = 100 m_f = 0.1$$

$$m_x = 0.01$$

$$F_{st} = 0.053$$

$$m_x = 0.001$$

$$F_{st} = 0.276$$

Migração rara de longa distância têm grande efeito sobre a variação:

- Depende de  $md$
- Difícil de se estimar acuradamente o fluxo gênico.

## Subestrutura Populacional

Isolamento por distância em habitat contínuo

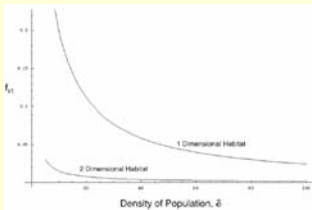


Unidimensional

$$F_{st} = \frac{1}{4ds \sqrt{2m_x} + 1}$$

bidimensional

$$F_{st} = \frac{1}{\frac{8pds^2}{-\ln(2m_x)} + 1}$$



## Distância Genética Populacional

Conseqüência do isolamento por distância é que o grau de diferenciação genética entre 2 demes deve aumentar com a separação geográfica.

Pode ser medido pela **distância genética populacional** - grau de diferenciação entre 2 populações

Várias formas, mas uma conveniente é o  $f_{st}$  **par-a-par**

Cálculo é feito considerando apenas as 2 populações.

Bem distinto do método de distâncias moleculares, pois nem precisa ocorrer mutação para que tenha valor máximo.

## Distância Genética Populacional

$f_{st}(x)$  é  $f_{st}$  par-a-par entre 2 demes a  $x$  passos de distância

$$f_{st}(x) = \frac{e^{-x\sqrt{2m_x/m_y}}}{1 + 4N_e \sqrt{2m_x/m_y}} \text{ when } m_x \ll m_y$$

$$f_{st}(x) = \frac{e^{-x\sqrt{2m_x/m_y}}}{1 + 4d\sigma\sqrt{2m_x/m_y}} \text{ for 1 dimensional habitats}$$

$$f_{st}(x) = \frac{e^{-x\sqrt{2m_x/m_y}}}{1 + \frac{8\pi d\sigma^2}{-\ln(2m_x/m_y)} \sqrt{m_x/m_y}} \text{ for 2 dimensional habitats}$$

Estimativa de  $f_{st}(x)$  depende de um conhecimento da estrutura populacional

## Subestrutura Populacional

Até o momento consideramos apenas o impacto de deriva em nível local.

Qual seu efeito na comunidade reprodutiva como um todo?

Qual o impacto da subdivisão no  $N_{efT}$ ?

$$\bar{F}_{efT} = F_{st} = \frac{1}{1 + 4N_{efT}u}$$

$$N_{efT} = \frac{1}{4u} \left( \frac{1 - F_{st}}{F_{st}} \right)$$

$N_{efT}$  é uma função decrescente de  $F_{st}$ .

Quanto mais subdividida uma população, maior a chance de **ibd** local e menor o  $N_{efT}$ .

### Subestrutura Populacional

Quanto mais subdividida uma população, maior a chance de **ibd** local e menor o  $N_{efT}$ .

Considere um modelo de ilha com um N infinito de demes.

Sem estrutura populacional,  $N_{efT}$  é infinita, outrossim:

$$N_{efT} = N_e \left( \frac{\mu + m}{\mu} \right)$$

Quando  $m = 0$ , cada deme é isolado, e  $N_{efT}$  é igual a  $N_{ef}$ .

Endogamia acumula com taxa proporcional ao tamanho local, e não o total!

### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$ .

Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .

Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes conseqüências para  $N_{efT}$ .

Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$

Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.

Por quê?

### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$ .

Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .

Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes conseqüências para  $N_{efT}$ .

Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$

Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.

Por quê?

### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$ .

Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .

Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes conseqüências para  $N_{efT}$ .

Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$

Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.

Por quê?

### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$ .

Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .

Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes conseqüências para  $N_{efT}$ .

Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$

Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.

Por quê?

### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$ .

Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .

Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes conseqüências para  $N_{efT}$ .

Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$

Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.

Por quê?



### Subestrutura Populacional

Quando  $m > 0$ ,  $(\mu+m)/\mu > 1$ .  $N_{efT}$  é maior do que o  $N_{ef}$   
 Em geral  $N_{efT}$  é maior do que  $N_{ef}$ , embora menor do que  $N_T$ .  
 Mesmo pequenos  $m$  podem trazer grandes consequências para  $N_{efT}$ .  
 Embora  $N_{efT}$  tenda a diminuir com o aumento da subestrutura,  $N_{evT}$  tende a aumentar!  

$$N_{evT} = \frac{nN}{1-f_m}$$
  
 Da mesma forma, a taxa de perda de alelos por deriva é menor quando existe subestrutura populacional do que em uma população panmíctica.  
 Por quê?

### Subestrutura Populacional

Em nossos modelos até o momento 2 alelos podiam ser ou: **ibd**, ou não (para  $F_{st}$ )  
 Heterozigotos, ou não (para  $f_{st}$ )  
 Podemos ter melhor definição destas relações do que isso.  
 $N_{st}$  - Porção de heterozigosidade molecular pela média de diferenças entre seqüências de localidades diferentes  
 $K_{st}$  - número médio de diferenças entre seqüências aleatoriamente amostradas de todas as localidades  
 $\Phi_{st}$  - qualquer medida tipo  $F_{st}$  que usa distâncias genéticas moleculares ao invés da heterozigosidade.

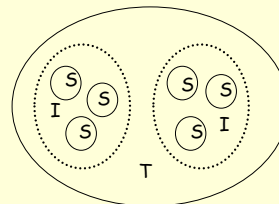
### Subestrutura Populacional

$\Phi_{st}$  - qualquer medida tipo  $F_{st}$  que usa distâncias genéticas moleculares ao invés da heterozigosidade.  
 Podemos usar estas medidas em conjunto com a relação:  

$$(1-f_{it}) = (1-f_{is})(1-f_{st})$$
  
 para definir partições hierárquicas da heterozigosidade observada, em uma estratégia que chamamos de AMOVA (Analysis of MOlecular VAriance)

### Estatística F de Sewall Wright Índice de Fixação

• Índices de diferenciação genética  
 • Cada índice representa a redução na h esperada com acasalamento ao acaso naquele nível relativo ao nível superior da hierarquia.



$F_{IS}$  S em relação a I  
 $F_{IT}$  I em relação a T  
 $F_{ST}$  S em relação a T

### Analysis of MOlecular VAriance

