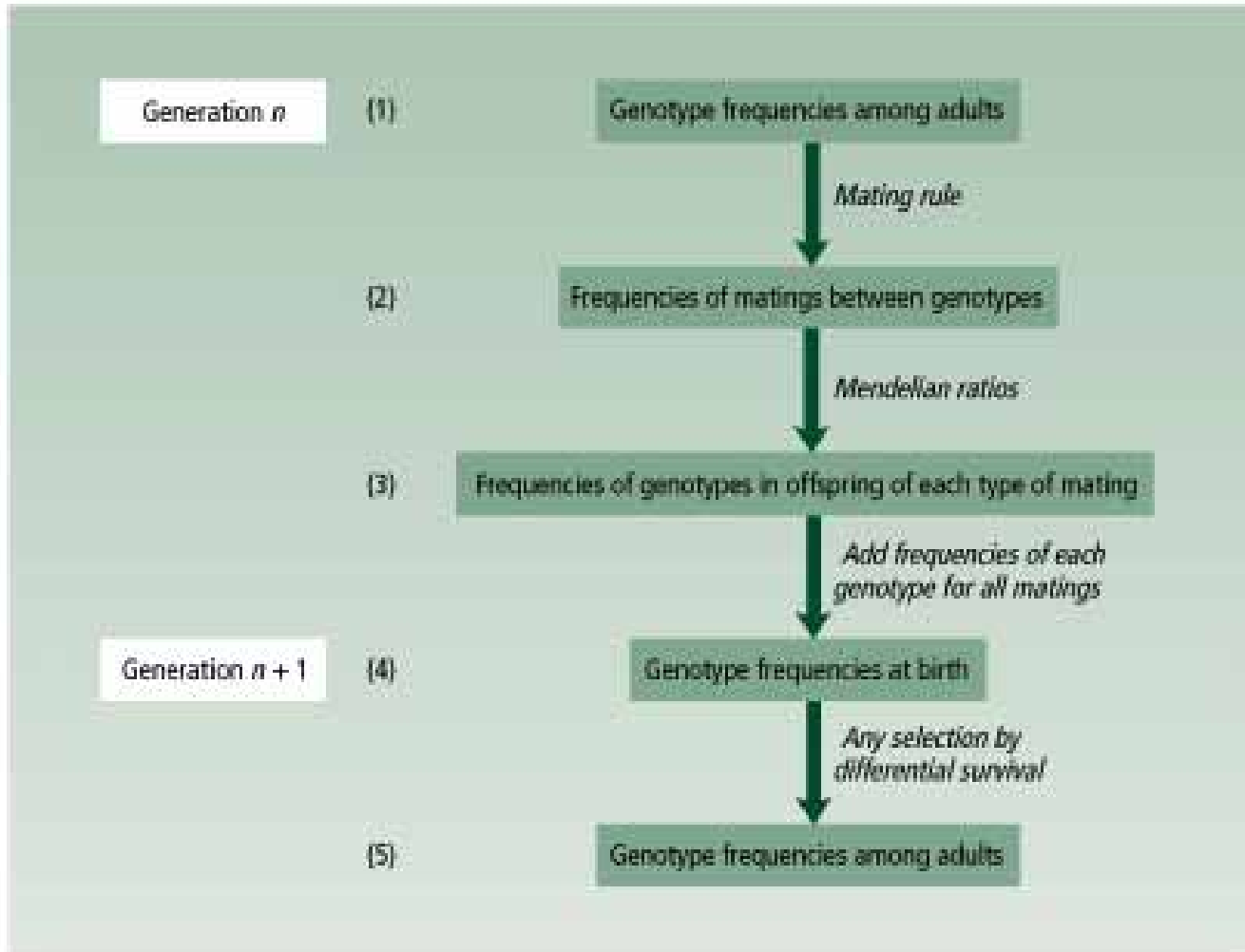


# Teoria da Seleção natural

**Victor Martin Quintana Flores**



**Supondo a seguinte população de 8 indivíduos**

**Aa AA aa aa AA Aa AA Aa**

**Freqüência de AA =  $3/8 = 0,375$**

**Freqüência de Aa =  $3/8 = 0,375$**

**Freqüência de aa =  $2/8 = 0,25$**

<b>Genótipo</b>	<b>AA</b>	<b>Aa</b>	<b>aa</b>
<b>Freqüência</b>	<b>P</b>	<b>Q</b>	<b>R</b>

**Freqüência de A =  $9/16 = 0,5625$**

**Freqüência de a =  $7/16 = 0,4374$**

Se  $p$  é definida como a frequência de  $A$   
E  $q$  é definida como a frequência de  $a$

**As frequências gênicas podem ser calculadas a partir das frequências genotípicas**

$$p = P + \frac{1}{2} Q$$
$$q = R + \frac{1}{2} Q$$

**Sendo que:**

$$p + q = 1$$

# **Freqüências genotípicas de seleção seguem o equilíbrio de Hardy-Weinberg**

**Em uma grande população, de cruzamentos aleatórios tanto as freqüências dos genes como as dos genótipos permanecerão constantes de geração a geração, na ausência de migração, mutação e seleção**

## Exemplos:

Na população anteriormente citada:

*Aa*    *AA*    *aa*    *aa*    *AA*    *Aa*    *AA*    *Aa*

Qual seria a probabilidade de ter o genótipo *AA* na segunda geração, nas condições ideais de equilíbrio de Hardy - Weinberg?

Para isso devemos primeiro deduzir as chances de acasalamentos do tipo (*AA* x *AA*) e (*AA* x *Aa*), puderem acontecer

Lembrando...

Genótipo	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>
Freqüência	P	Q	R

# Freqüências genotípicas de seleção seguem o equilíbrio de Hardy-Weinberg

<b>Genótipo</b>	<b>AA</b>	<b>Aa</b>	<b>aa</b>
<b>Freqüência</b>	<b>P</b>	<b>Q</b>	<b>R</b>

**Tabela 5.1**

Cálculos necessários para derivar a razão de Hardy-Weinberg para um loco com dois alelos, A e a. (Freqüência de AA = P, de Aa = Q e de aa = R.) A tabela mostra as freqüências de diferentes cruzamentos, caso os genótipos cruzem de maneira aleatória, e as proporções genotípicas entre a prole dos diferentes cruzamentos.

<b>Tipo de cruzamento</b>	<b>Freqüência de cruzamento</b>	<b>Proporções genotípicas da descendência</b>
AA × AA	$P^2$	1 AA
AA × Aa	$PQ$	$\frac{1}{2}$ AA: $\frac{1}{2}$ Aa
AA × aa	PR	1 Aa
Aa × AA	$QP$	$\frac{1}{2}$ AA: $\frac{1}{2}$ Aa
Aa × Aa	$Q^2$	$\frac{1}{4}$ AA: $\frac{1}{2}$ Aa: $\frac{1}{2}$ aa
Aa × aa	QR	$\frac{1}{2}$ Aa: $\frac{1}{2}$ aa
aa × AA	RP	1 Aa
aa × Aa	RQ	$\frac{1}{2}$ Aa: $\frac{1}{2}$ aa
aa × aa	$R^2$	1 aa

$$P' = P^2 + \frac{1}{2} PQ + \frac{1}{2} PQ + \frac{1}{4} Q^2$$

$$P' = P^2 + 2\left(\frac{1}{2} PQ\right) + \left(\frac{1}{2} Q\right)^2$$

Assim:

$$P' = a^2 + 2(ab) + b^2$$

Então:

$$P' = (P + \frac{1}{2} Q)^2$$

$$P' = p^2$$

**P' = probabilidade de encontrarmos o genótipo AA na segunda geração**

**Algebricamente:**

$$P = a; e$$

$$\frac{1}{2} Q = b$$

**Algebricamente:**

$$(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$$

**Lembrando...**

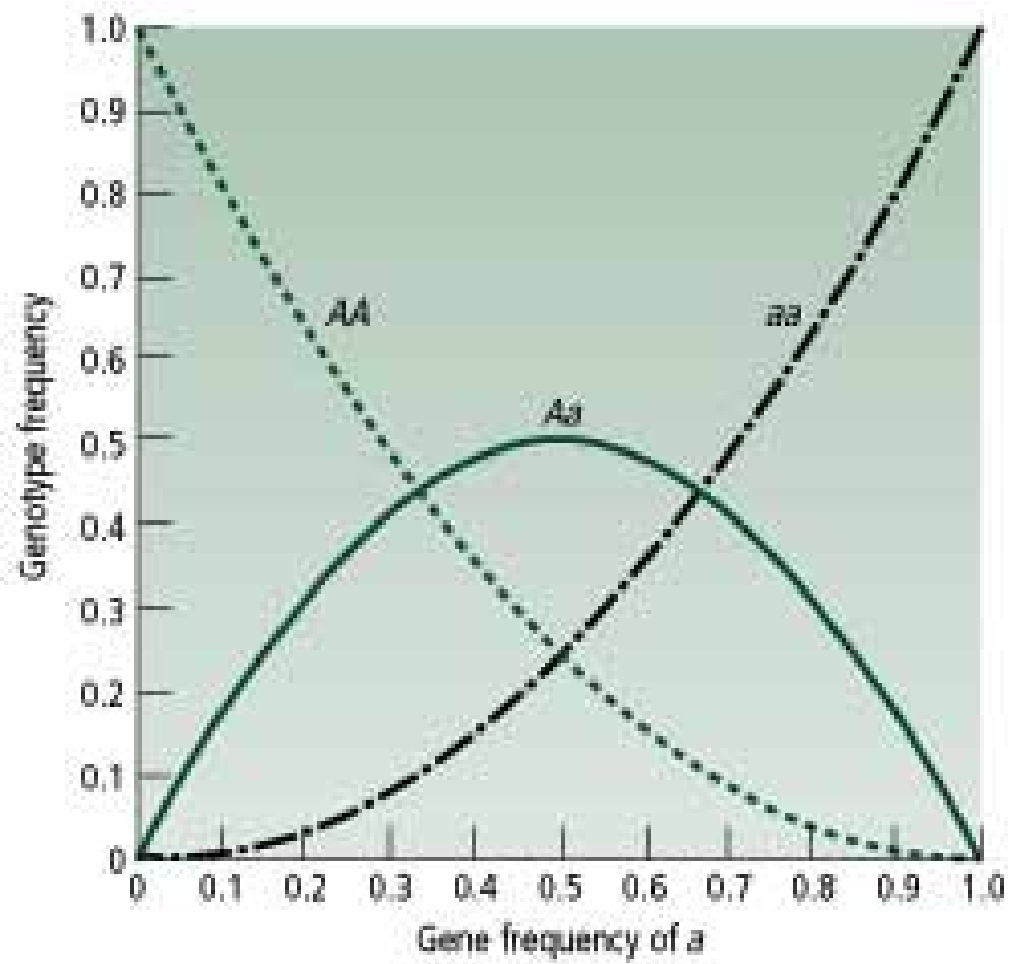
$$p = P + \frac{1}{2} Q$$

$$q = R + \frac{1}{2} Q$$



A frequência de *AA* após uma geração de cruzamentos ao acaso é igual ao quadrado do gene *A*. Raciocínios semelhantes mostram que as frequências de *Aa* e *aa* são  $2pq$  e  $q^2$

<b>Genótipo</b>	<b><i>AA</i></b>	<b><i>Aa</i></b>	<b><i>aa</i></b>
<b>Frequência</b>	<b><math>p^2</math></b>	<b><math>2pq</math></b>	<b><math>q^2</math></b>



# APLICAÇÕES DO TEOREMA DE HARDY-WEINBERG

## 1. Estimativas de freqüências alélicas: genes co-dominantes

### Exemplo

**Com o emprego dos soros anti-M e anti-N foram determinados os grupos sanguíneos  $M$ ,  $MN$  e  $N$  de uma amostra aleatória de 100 indivíduos de uma população, encontrando-se os seguintes valores:**

$M=30\%$ ,       $MN=50\%$       e       $N=20\%$

**a) Quais as frequências dos alelos  $M$  e  $N$  dessa amostra?**

**b) Pode-se considerar que essa amostra está em equilíbrio de Hardy-Weinberg com relação aos grupos sanguíneos  $M$ ,  $MN$  e  $N$ ?**

**c) Qual o percentual de casais heterozigotos  $MN$  x  $MN$  que devemos esperar na população representada pela amostra?**

# SOLUÇÃO

a) Quais as frequências dos alelos  $M$  e  $N$  dessa amostra?

$MM$	$MN$	$NN$	TOTAL
30	50	20	100
60	100	40	200

$$p = \frac{\text{N}^\circ \text{ de alelos } M}{\text{N}^\circ \text{ total de alelos}} = \frac{60 + 50}{200} = \frac{110}{200} = 0,55$$

**Cont.**

$$q = \frac{\text{N}^\circ \text{ de alelos N}}{\text{N}^\circ \text{ total de alelos}} = \frac{40 + 50}{200} = \frac{90}{200} = 0,45$$

b) Pode-se considerar que essa amostra está em equilíbrio de Hardy-Weinberg com relação aos grupos sanguíneos *M*, *MN* e *N*?

<b>Grupo</b>	<b>Observ.</b>	<b>Freq. Genotípica Esperada</b>	<b>Esperado</b>
<b>M</b>	<b>30</b>	$P^2=(0,55^2)=0,3025$	$Np^2=100(0,55^2)=30,25$
<b>MN</b>	<b>50</b>	$2pq=2(0,55)(0,45)=0,49$ <b>50</b>	$N2pq=49,50$
<b>N</b>	<b>20</b>	$q^2=(0,45)^2=0,2025$	$Nq^2=20,25$
<b>Total</b>	<b>100</b>	<b>1</b>	<b>100,00</b>

c) Qual o percentual de casais heterozigotos  $MN \times MN$  que devemos esperar na população representada pela amostra?

$$MN = 2pq = 2(0,55)(0,45) = 0,4950$$

$$MN \times MN = 0,495 \times 0,495 = 0,2450$$

Resposta: 24,50%



## 2. Estimativas de frequência alélicas com dominância

### Exemplo

Calcular a porcentagem de indivíduos heterozigotos ( $2pq$ ), em uma população humana de casamentos ao acaso, onde a frequência do fenótipo recessivo é de 0,09.

$A\_$	$aa$	Total
$p^2+2pq$	$q^2$	1,00
0,91	0,09	1,00

$$f(a)=q, f(A)=p; q^2=0,09; q=0,3 \quad e \quad p=0,7$$

$$H=2pq=2(0,7)(0,3)=0,42$$

Resposta: 42%

**Tabela 5.2**

Freqüências dos grupos sanguíneos MM, MN e NN em três populações americanas. As quantidades para as proporções esperadas e os números foram arredondados.

População		MM	MN	NN	Total	Freqüência de M	Freqüência de N
Afro-americanos	Número observado	79	138	61	278		
	Proporção esperada	0,283	0,499	0,219		0,532	0,468
	Número esperado	78,8	138,7	60,8			
Américo-europeus	Número observado	1,787	3,039	1,303	6,129		
	Proporção esperada	0,292	0,497	0,211		0,54	0,46
	Número esperado	1.787,2	3.044,9	1.296,9			
Americanos-nativos	Número observado	123	72	10	205		
	Proporção esperada	0,602	0,348	0,05		0,776	0,224
	Número esperado	123,3	71,4	10,3			

Exemplo de cálculo para afro-americanos

$$\text{Freqüência do alelo } M = 79 + (1/2 \times 138) = 0,532 = p$$

$$\text{Freqüência do alelo } N = 61 + (1/2 \times 138) = 0,468 = q$$

$$\text{Proporção esperada de MM} = p^2 = (0,532)^2 = 0,283$$

$$\text{Proporção esperada de MN} = 2pq = 2(0,532)(0,468) = 0,499$$

$$\text{Proporção esperada de NN} = q^2 = (0,468)^2 = 0,219$$

$$\text{Número esperado de MM} = p^2n = 0,283 \times 278 = 78,8$$

$$\text{Número esperado de MN} = 2pqn = 0,499 \times 278 = 138,7$$

$$\text{Número esperado de NN} = q^2n = 0,219 \times 278 = 60,8$$

Números esperados = proporção esperada X número total ( $n$ )

# Quando ocorre seleção em um genótipo específico ocorrem mudanças na equação de Hardy - Weinberg

**Exemplo uma chance de sobrevivência menor do homozigoto recessivo**

<b>Genótipo</b>	<b>Chance de sobrevivência</b>
<b><i>AA, Aa</i></b>	<b>1</b>
<b><i>aa</i></b>	<b>1 - <i>s</i></b>

***s* é chamado de coeficiente de seleção e é um valor entre 0 e 1**

**Coeficientes de seleção são expressos como uma redução no valor adaptativo**

**A chance de sobrevivência é o valor adaptativo de um genótipo, assumindo que todos os indivíduos deixam o mesmo número de descendentes**

**No exemplo dado:**

<b>Genótipo</b>	<b>Chance de sobrevivência</b>
<b>AA, Aa</b>	<b>1</b>
<b>aa</b>	<b>1 - s</b>

A seleção irá atuar no sentido de eliminar o alelo **a** e “fixar” o alelo **A**.

**Se **s** for igual a **zero** então não haveria diminuição no valor adaptativo teórico, retornando portanto, para o equilíbrio de Hardy - Weinberg**

**É muito importante salientar o seguinte:**

**Os alelos não aumentam ou diminuem suas frequências pelo fato de serem dominantes ou recessivos, isso só diz respeito a como os alelos irão interagir para produzir um fenótipo determinado**

# Valor adaptativo médio ( $V_{am}$ ), ou a somatória do novo total de indivíduos após sofrerem seleção

Lembrando que...

<b>Genótipo</b>	<b><i>AA</i></b>	<b><i>Aa</i></b>	<b><i>aa</i></b>
<b>Freqüência</b>	<b><i>p</i><sup>2</sup></b>	<b><i>2pq</i></b>	<b><i>q</i><sup>2</sup></b>

$$V_{am} = p^2 + 2pq + q^2(1 - s)$$

$$V_{am} = p^2 + 2pq + q^2(1 - s)$$

Substituindo os valores de p  
pela expressão:  $p = 1 - q$

Em função de q

$$p + q = 1$$

$$p = 1 - q$$

$$V_{am} = (1-q)^2 + 2(1-q)q + q^2(1 - s)$$

$$V_{am} = 1 - 2q + q^2 + 2q - 2q^2 + q^2 - sq^2$$

$$V_{am} = 1 - sq^2$$

Ou seja o novo total de indivíduos será  $1 - sq^2$ , portanto as frequências na geração seguinte deverão ser divididas por este valor



Qual a relação entre  $p'$  e  $p$ ?

$$P' = \frac{p^2 + pq}{1 - sq}$$

$$P' = \frac{p(p + p)}{1 - sq}$$

$$P' = \frac{p}{1 - sq}$$

Lembrando que em qualquer tempo

$$p = P + \frac{1}{2} Q$$

$$q = R + \frac{1}{2} Q$$

Como:

$$p + q = 1$$

**Tabela 5.3**

(a) Cálculo algébrico das freqüências genóticas após a seleção, com a seleção contra um genótipo recessivo. (b) Uma ilustração numérica. Ver texto para maiores explicações.

(a)				(b)				
	Genótipo				Genótipo			Total
	AA	Aa	aa		AA	Aa	aa	
<b>Nascimento</b>				<b>Nascimento</b>				
Freqüência	$p^2$	$2pq$	$q^2$	Número	1	18	81	100
Valor adaptativo	1	1	$1 - s$	Freqüência	0,01	0,18	0,81	
				Valor adaptativo	1	1	0,9	
<b>Adultos</b>				<b>Adultos</b>				
Freqüência <i>relativa</i>	$p^2$	$2pq$	$q^2(1 - s)$	Número	1	18	73	92
Freqüência	$p^2/(1 - sq^2)$	$2pq/(1 - sq^2)$	$q^2(1 - s)/(1 - sq^2)$	Freqüência	1/92	18/92	73/92	

$$\Delta p = p' - p = \frac{p}{1 - sq^2} - p$$

$$\Delta p = \frac{p - p + sq^2}{1 - sq^2} = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

## Exemplo

Se  $p = q = 0,5$

E indivíduos *aa* possuem valor adaptativo de 0,9 comparados com indivíduos *AA* e *Aa* ( $s = 0,1$ )

Então a mudança na frequência gênica para a próxima geração será:

$$\frac{(0,1 \times 0,5 \times (0,5)^2)/(1 - 0,1 \times (0,5)^2)}{1 - sq^2}$$

= 0,0128

A frequência de *A* irá aumentar, portanto de 0,5 para 0,5 + 0,0128, ou seja será 0,5128

**Trabalhando para obter uma expressão que possa calcular  $s$  em função das frequências das frequências gênicas de duas gerações diferentes**

**Partindo da equação:**

$$\Delta p = \frac{spq^2}{1 - sq^2}$$

$$s = \frac{\Delta p}{p'q^2}$$

### Tabela 5.4

Uma simulação das mudanças na frequência gênica para a seleção contra um gene recessivo  $a$ , utilizando dois coeficientes de seleção:  $s = 0,05$  (isto é, indivíduos  $aa$  possuem uma chance relativa de sobrevivência de 95%, contra 100% para  $AA$  e  $Aa$ ) e  $s = 0,01$  (isto é, indivíduos  $aa$  possuem uma chance relativa de sobrevivência de 99%, contra 100% para  $AA$  e  $Aa$ .) A mudança entre a geração 0 e 100 é encontrada por meio da aplicação da equação no texto sucessivamente por 100 vezes.

Geração	Frequência gênica $s = 0,05$		Frequência gênica $s = 0,01$	
	$A$	$a$	$A$	$a$
0	0,01	0,99	0,01	0,99
100	0,44	0,56	0,026	0,974
200	0,81	0,19	0,067	0,933
300	0,89	0,11	0,15	0,85
400	0,93	0,07	0,28	0,72
500	0,95	0,05	0,43	0,57
600	0,96	0,04	0,55	0,45
700	0,96	0,04	0,65	0,35
800	0,97	0,03	0,72	0,28
900	0,97	0,03	0,77	0,23
1.000	0,98	0,02	0,80	0,20

**O modelo de  
seleção pode ser  
aplicado para a  
mariposa  
sarapintada**



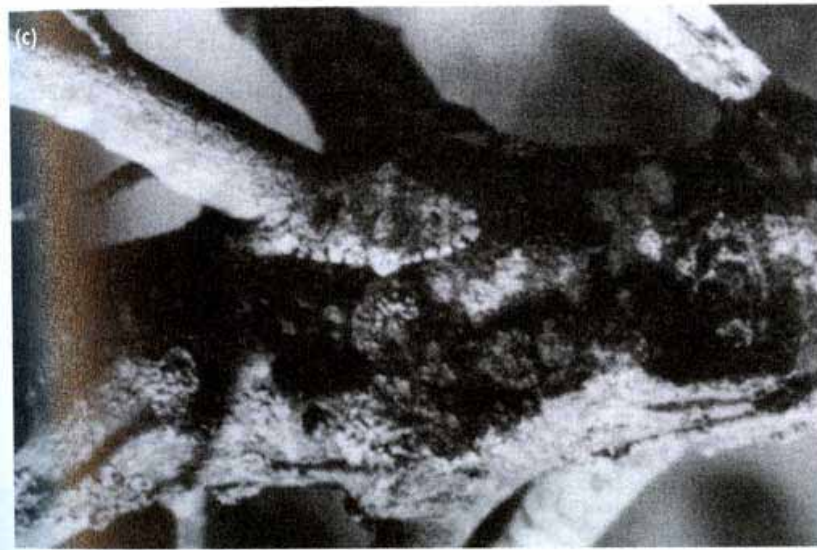
*Biston betularia* forma sarapintada



*Biston betularia* forma melânica

- A variedade sarapintada parece ter sido a forma originalmente encontrada nas regiões da Grã - Bretanha antes da revolução industrial, o primeiro registro da forma melânica foi datada de 1848 próxima a Manchester**
- A freqüência deste variedade aumentou em regiões poluídas perfazendo até 90% de freqüência nas localidades atingidas pela contaminação ambiental**
- Existem diferenças nos valores adaptativos entre as duas variedades de mariposas.**
- A causa para estas diferenças foi atribuída à predação por pássaros, embora isso possa ser discutido e questionado, parece ser consenso.**
- A genética que controla o fenótipo sarapintado-melânico parece que inicialmente era controlado por um alelo dominante  $C$ , por isso formas sarapintadas seriam homozigotos  $cc$  e os dominantes melânicos  $Cc$  e  $CC$**
- Evolutivamente parece que os alelos envolvidos neste fenótipo foram diferentes, com graus diferentes de dominância. Isto só quer dizer que as mudanças nestes traços podem ter sido originadas pela mudanças em diversos alelos, por esta razão são encontrando dominâncias diferentes em estudos diferente.**
- A análise teórica a ser feita será somente considerando  $C$  dominante**





## Uma primeira explicação poderia ser feita a partir de estimativas de valor adaptativo utilizando a velocidade de mudanças nas frequências gênicas

Quais era, os valores adaptativos relativos dos genes que controlavam a coloração melânica e clara durante o período do início do século XIX até metade do século XX, quando a forma melânica aumentou em frequência nas áreas poluídas?

Para isto seria necessário então conhecer as frequências das formas com diferentes cores para pelo menos dois períodos diferentes. Assim poderíamos usar a formula de cálculo de coeficiente de seleção.

$$S = \frac{\Delta p}{p'q^2}$$

Assumindo que as formas melânicas estavam presente porém em baixas frequências, poderia ser estimado a frequência dos genes pela relação entre as taxas de mutação **m** e pela sua desvantagem evolutiva ou coeficiente de seleção **s**

A expressão que relaciona estas três variáveis é:

**$p = m/s$**  Onde **p** é a frequência gênica do alelo estudado, **m** é a taxa de mutação e **s** o coeficiente de seleção

Embora os valores de **m** e **s** não fosse conhecidos naquela época pode-se supor valores médios para estas duas variáveis. Assim uma taxa de mutação típica para um gene, poderia ser estabelecida como  $10^{-6}$  e um coeficiente de seleção de 10% pode ser assumido inicialmente.

Com esses valores e substituindo eles na equação supracitada podemos chegar a conclusão que a frequência do gene melânico **C** poderia ter sido de  $10^{-5}$  lá pelos anos 1848.

A mudanças de frequência ocorreu entre 1848 e 1898, podemos assumir que foram necessárias 50 gerações para gerar a mudança de frequências genotípicas.

Após esse período houve a mudança fenotípica sendo que em 1898 a frequência da coloração clara era de aproximadamente 0,2. As frequências da variante escura seriam portanto de 0,8.

**Sabendo desses dados, ou seja uma freqüência gênica de  $10^{-5}$  foi transformada numa freqüência de 0,8 em 50 gerações. Qual seria o coeficiente de seleção que governou este processo?**

**Aplicando 50 vezes a equação pode-se chegar a um valor de aproximadamente 0,33. Ou seja, as variedades sarapintadas possuíam uma chance de sobrevivência de 66%, ou de dois terços a taxa de sobrevivência das variedades melânicas, isto ao longo de 50 gerações mudou as freqüências entre as duas variedades, pois a chance de sobrevivência ou valor adaptativo da forma sarapintada era maior antes do inicio desta análise.**

**Tabela 5.5**

Mudanças teóricas nas frequências gênicas na evolução do melanismo nas mariposas sarapintadas, iniciando com uma frequência inicial de  $C$  de 0,00001 (arredondada para 0 na tabela).  $C$  é dominante e  $c$  é recessivo: genótipos  $CC$  e  $Cc$  são melânicos e  $cc$  é a forma de coloração sarapintada. 1848 é a geração 0 na simulação. Coeficiente de seleção  $s = 0,33$ .

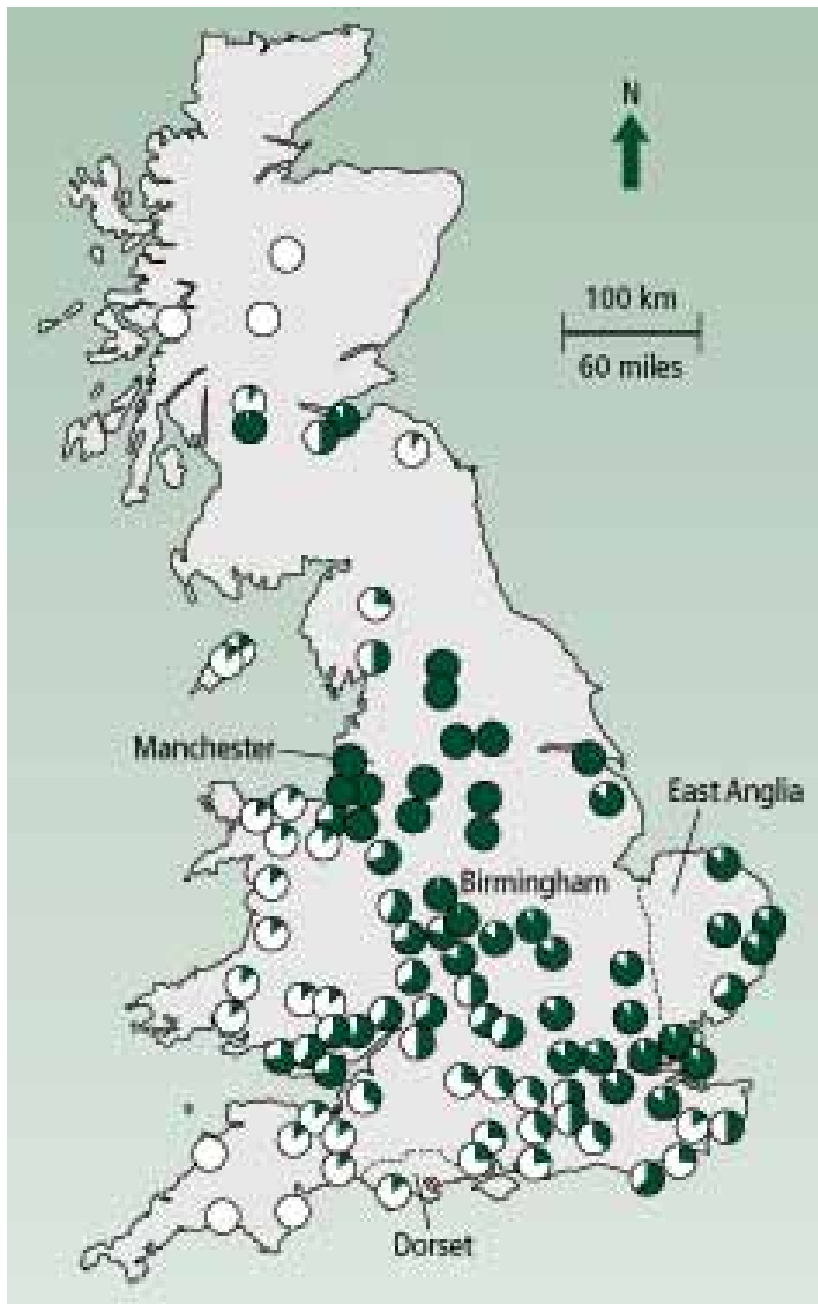
Data da geração	Frequência gênica	
	$C$	$c$
1848	0,00	1,00
1858	0,00	1,00
1868	0,03	0,97
1878	0,45	0,55
1888	0,76	0,24
1898	0,86	0,14
1908	0,90	0,10
1918	0,92	0,08
1928	0,94	0,06
1938	0,96	0,04
1948	0,96	0,04

**Uma segunda estimativa de valor adaptativo é feita a partir da sobrevivência de diferentes genótipos em experimentos de marcação-captura**

## Tabela 5.6

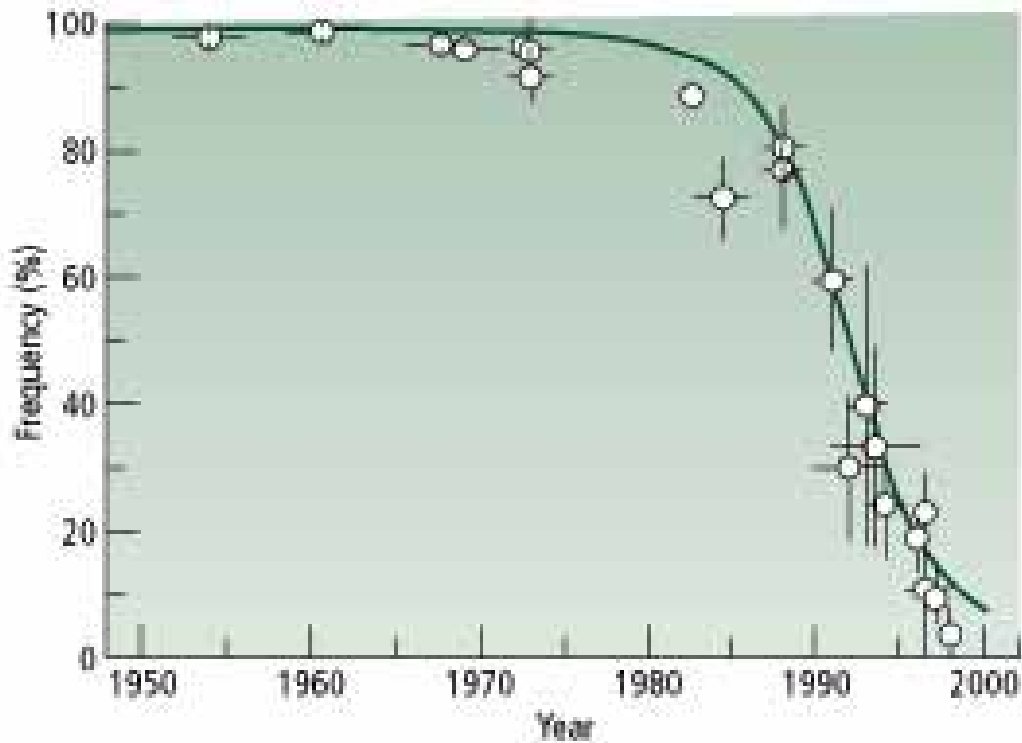
Freqüências das mariposas sarapintadas melânicas e de coloração clara em amostras recapturadas em dois sítios no Reino Unido: Birmingham (poluído) e Deanend Wood, Dorset (não-poluído). Os números observados são os números efetivamente recapturados; os números esperados são os números que deveriam ter sido recapturados, caso todas as mariposas sobrevivessem igualmente (igual à proporção das mariposas liberadas vezes o número de mariposas recapturadas). As mariposas recapturadas em Birmingham foram coletadas em um período de cerca de uma semana, em Deanend Wood, de cerca de três semanas. Dados extraídos de Kettlewell (1973).

	Mariposas de coloração clara	Mariposas melânicas
<b>Birmingham (poluído)</b>		
Números recapturados		
Observado	18	140
Esperado	36	122
Taxa de sobrevivência relativa	0,5	1,15
Valor adaptativo relativo	$0,5/1,15 = 0,43$	$1,15/1,15 = 1$
<b>Deanend Wood (não-poluído)</b>		
Números recapturados		
Observado	67	32
Esperado	53	46
Taxa de sobrevivência relativa	1,26	0,69
Valor adaptativo relativo	$1,26/1,26 = 1$	$0,69/1,26 = 0,55$



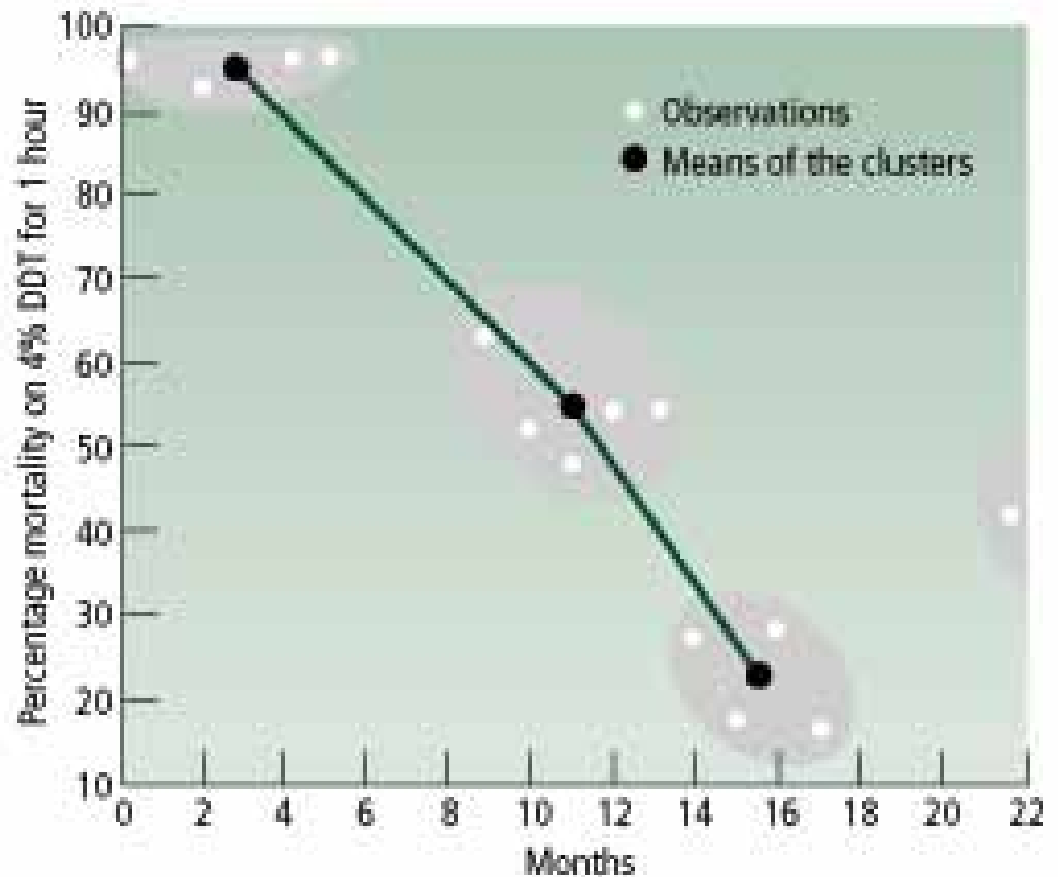
**Freqüências as formas melânicas e de coloração clara da mariposa sarapintada em diferentes locais da Inglaterra, quando a freqüência da forma melânica estava próxima do seu máximo. Mariposas melânicas estão geralmente em excesso nas áreas industriais, tal como o centro da Inglaterra; note porém a elevada proporção no leste inglês**





**Decréscimo na freqüência da forma melânica na região ao redor de Manchester. O decréscimo não se tornou realmente notável até meados de 1990**

**A resistência a pesticidas em insetos é mais um exemplo de seleção natural**



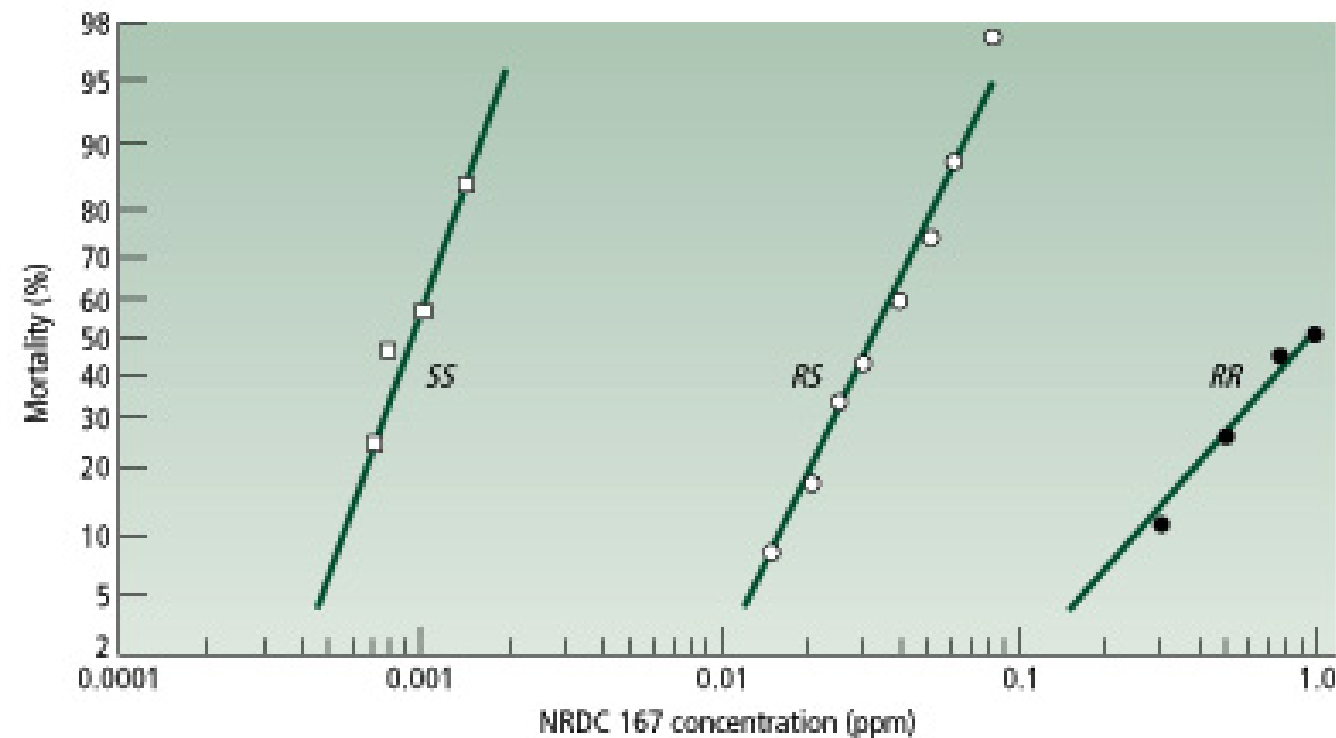
**Figure 5.7**

Increase in frequency of pesticide resistance in mosquitoes (*Anopheles culicifacies*) after spraying with DDT. A sample of mosquitoes was captured at each time indicated and the number that were killed by a standard dose of DDT (4% DDT for 1 hour) in the laboratory was measured. Redrawn, by permission of the publisher, from Curtis *et al.* (1978).

### Tabela 5.7

Coeficientes de seleção estimados contra *Anopheles culicifacies* sensível ao DDT, a partir da Figura 5.7, em que o valor adaptativo relativo do tipo sensível é  $(1 - s)$ . A estimativa pressupõe que o alelo de resistência é dominante. Simplificada de Curtis *et al.* (1978).

Frequência do tipo sensível		Tempo (meses)	Coeficiente de seleção
Antes	Após		
0,96	0,56	8,25	0,4
0,56	0,24	4,5	0,55



**Figure 5.8**  
 The mortality of mosquitoes (*Culex quinquefasciatus*) of three genotypes at a locus when exposed to various concentrations of permethrin. The susceptible homozygote (SS) dies at lower concentrations of the poison than the resistant homozygote (RR). The heterozygote (RS) has intermediate resistance. Redrawn, by permission of the publisher, from Taylor (1986).

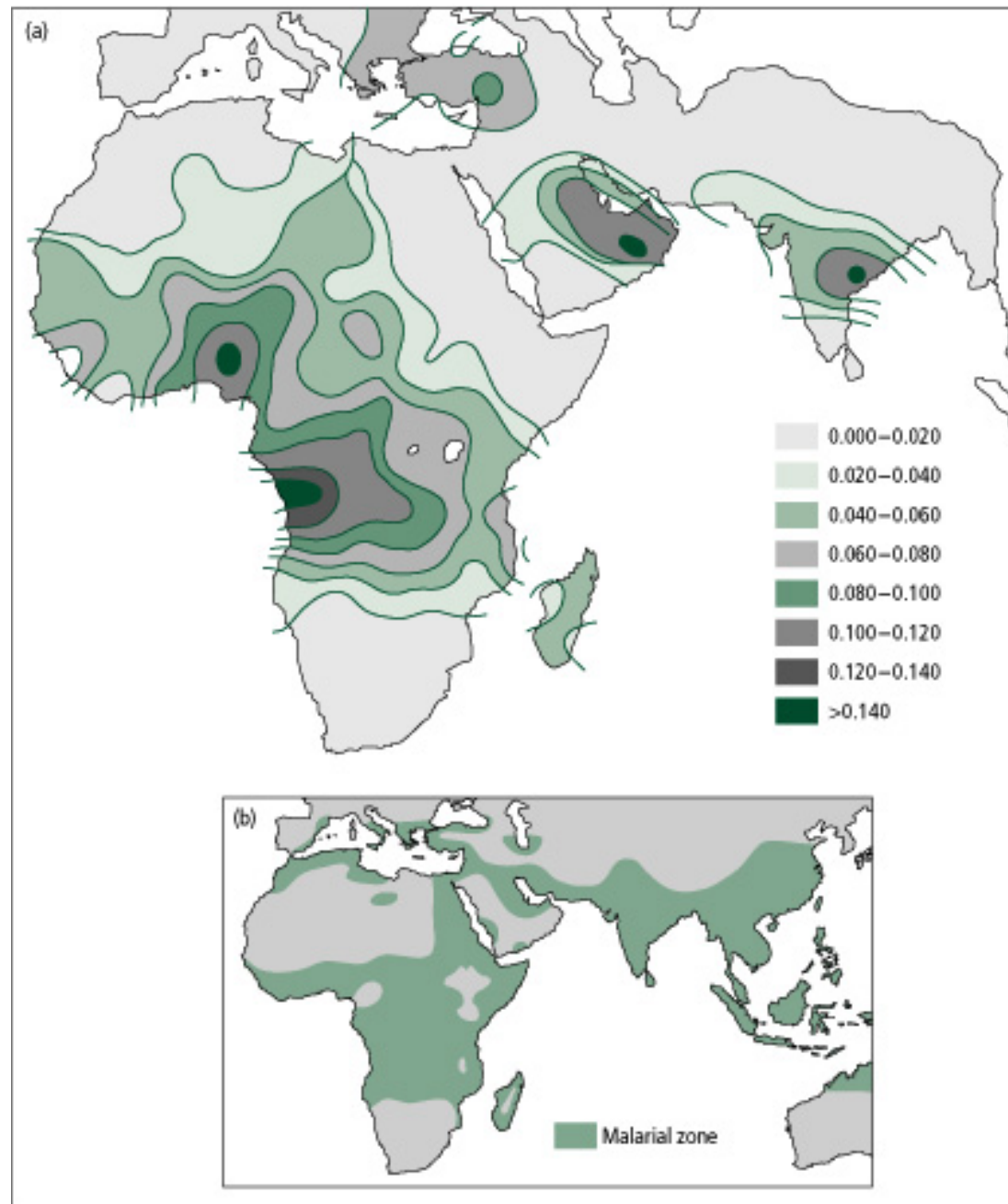
### Tabela 5.8

Os principais mecanismos de resistência a inseticidas. Reproduzida, com permissão da editora, de Taylor (1986).

Mecanismo	Inseticidas afetados
Comportamental	
Aumento da sensibilidade ao inseticida	DDT
Fuga de micro- <i>habitats</i> tratados	Muitos
Aumento da desintoxicação	
Deidroclorinase	DDT
Microsossomoxidase	Carbamatos Piretróides Fosforotiolatos
Glutationa transferase	Organofosfatos (O-dimetil)
Hidrolases, esterases	Organofosfatos
Diminuição da sensibilidade do sítio-alvo	
Acetilcolinesterase	Organofosfatos Carbamatos
Sensibilidade nervosa	DDT Piretróides
Genes resistentes ao ciclodieno	Ciclodienos (organoclorados)
Diminuição da penetração cuticular	Muitos inseticidas

### Figure 5.9

The global incidence of malaria coincides with that of the sickle cell form of hemoglobin. (a) A map of the frequency of the S allele of hemoglobin. (b) A map of malarial incidence. Redrawn, by permission of the publisher, from Bodmer & Cavalli-Sforza (1976).



## Tabela 5.9

Estimativa de coeficientes de seleção para a anemia falciforme, utilizando as freqüência genotípicas em adultos. O alelo da hemoglobina falciforme é *S*, e o da hemoglobina normal (a qual, na verdade, é composta por mais do que um alelo) é *A*. As freqüências genotípicas são para os Yorubas de Ibadan, na Nigéria. Um pequeno detalhe não é explicado no texto. A razão observado:esperado para o heterozigoto pode não ser igual a 1. Aqui ela vem a ser 1. Todas as razões observado:esperado são, portanto, divididas por 1,12 para adequá-las ao valor adaptativo padrão vigente para a vantagem do heterozigoto. De Bodmer e Cavalli-Sforza (1976).

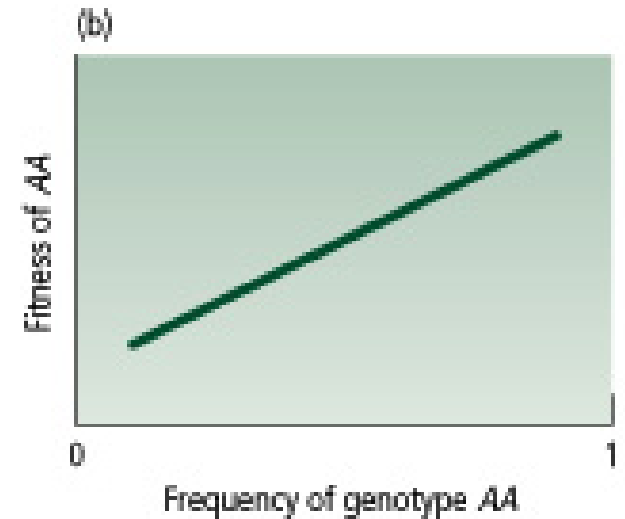
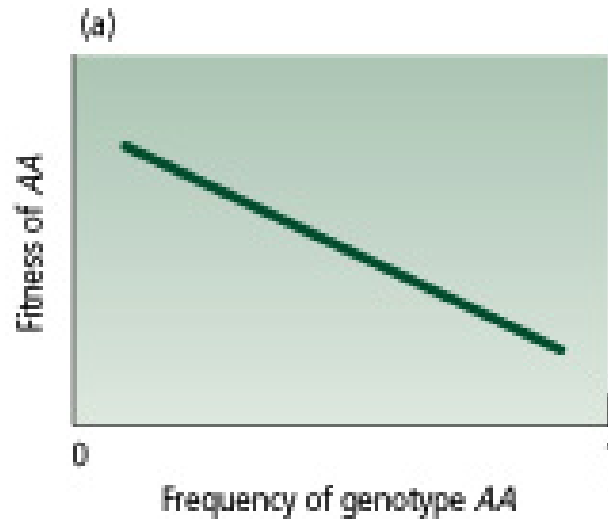
Genótipo	Freqüência observada para adultos (O)	Freqüência de Hardy-Weinberg esperada (E)	Razão O: E	Valor adaptativo
SS	29	187,4	0,155	$0,155/1,12 = 0,14 = 1 - t$
SA	2.999	2.672,4	1,12	$1,12/1,12 = 1,00$
AA	9.365	9.527,2	0,983	$0,983/1,12 = 0,88 = 1 - s$
Total	12.387	12.387		

Cálculo das freqüências esperadas: freqüência gênica de *S* = freqüência de *SS* +  $\frac{1}{2}$ (freqüência de *SA*) =  $(29 + 2.993/2)/12.387 = 0,123$ . Portanto, a freqüência do alelo *A* =  $1 - 0,123 = 0,877$ . Do teorema de Hardy-Weinberg, as freqüências genotípicas esperadas são  $(0,123)^2 \times 12.387$ ,  $2(0,877)(0,123) \times 12.387$ , e  $(0,877)^2 \times 12.387$ , para *AA*, *AS* e *SS*, respectivamente.



**Figure 5.10**

Frequency-dependent selection. (a) Negative frequency-dependent fitness means that the fitness of a genotype decreases as the frequency of the genotype increases. (b) Positive frequency-dependent fitness means that the fitness of a genotype goes up as its frequency increases. In general frequency dependence refers to any case in which the graph is anything other than flat. A flat line, with fitness constant for all genotype frequencies, means that selection is not frequency dependent.



### Figure 5.11

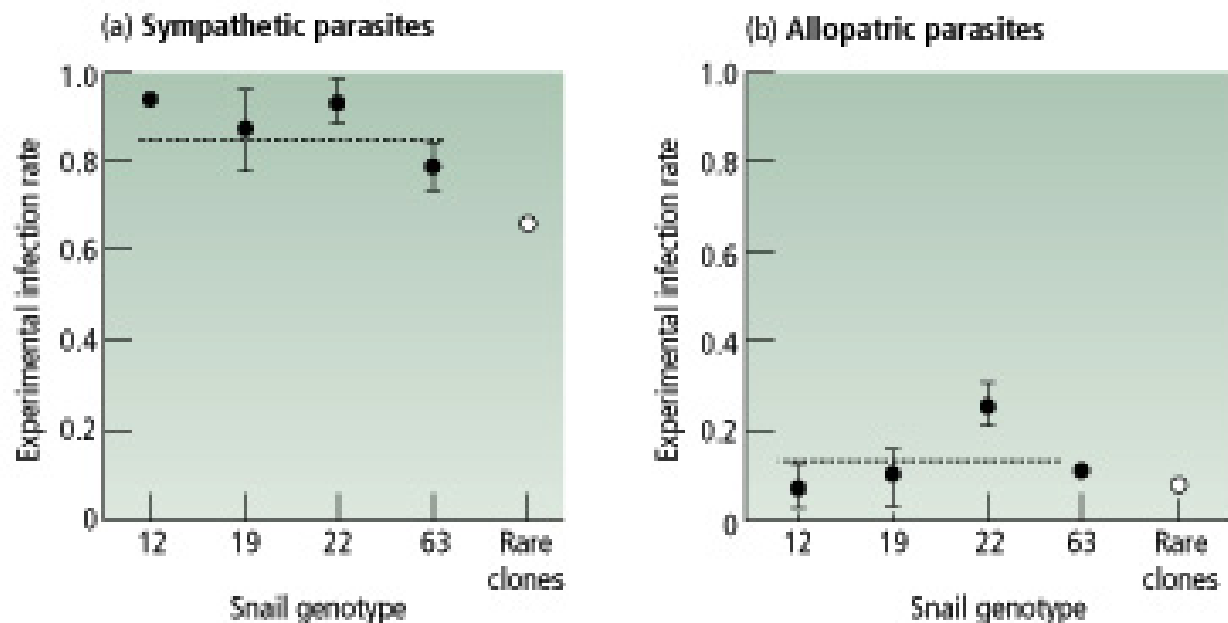
Parasites penetrate host genotypes more efficiently when they are locally abundant.

Parasites from two lakes (Poerua and Ianthe) were experimentally put with snails of several genetic types (clones) from Lake Poerua. The four clones called 12, 19, 22, and 63 were common in the lake; several other clones were rare and they are all lumped together in the figure. The infection rates achieved by parasites taken from the two lakes were measured for each clone.

(a) Infection rates achieved by parasites from Lake Poerua (sympatric parasites).

(b) Infection rates achieved by parasites from Lake Ianthe (allopatric parasites). Note the higher infection rates achieved by the parasites on their local snails: the points are higher in (a) than in (b). But mainly note that the Poerua parasites in (a) infected the common snail clones more effectively than the rare clones; whereas the Ianthe parasites in (b) are no more effective with the common than the rare clones.

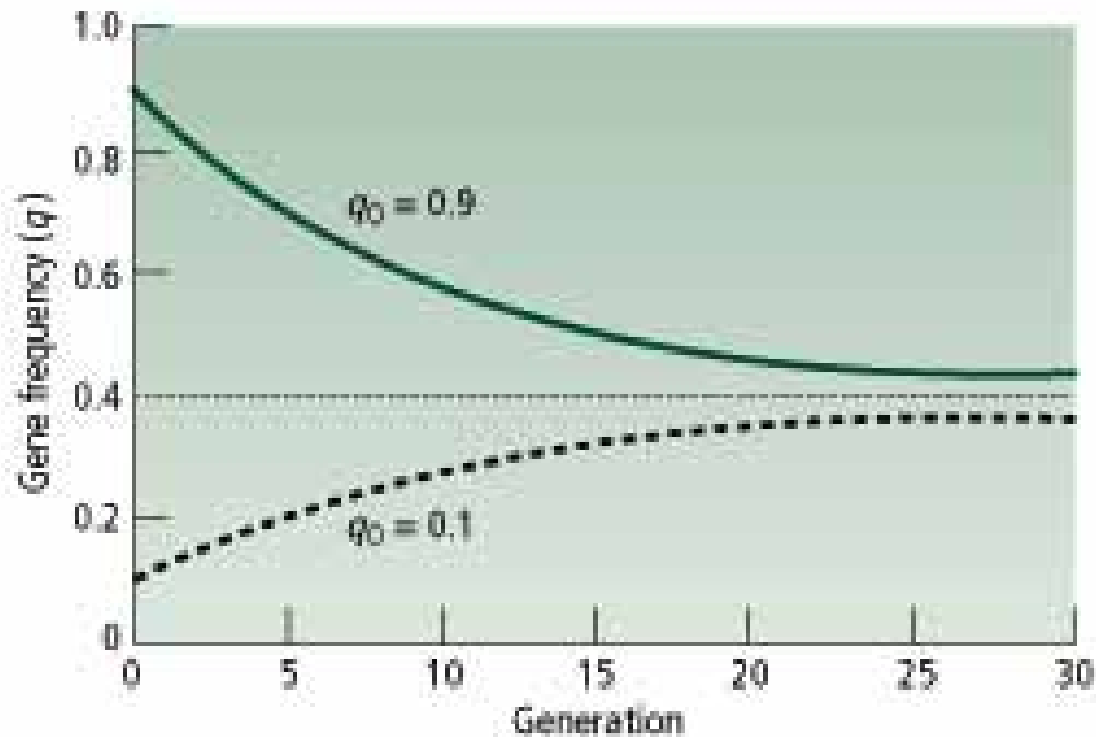
From Lively & Dybdahl (2000). © 2000 Macmillan Magazines Ltd.



### Tabela 5.10

A frequência dos genótipos  $AA$ ,  $Aa$  e  $aa$  em duas populações, quando  $A$  tem frequência 0,7 na população 1 e 0,3 na população 2. Os genótipos médios são calculados supondo-se que as duas populações são de tamanhos iguais.

	Genótipo		
	$AA$	$Aa$	$aa$
Frequência	$(0,3)^2 = 0,09$	$2(0,3)(0,7) = 0,42$	$(0,7)^2 = 0,49$
	$(0,7)^2 = 0,49$	$2(0,7)(0,3) = 0,42$	$(0,3)^2 = 0,09$
Média	$0,58/2 = 0,29$	$0,84/2 = 0,42$	$0,58/2 = 0,29$



**Figure 5.12**

Migration causes the rapid convergence of gene frequencies in the populations exchanging migrants. Here a source population with gene frequency  $q_m = 0.4$  sends migrants to two subpopulations, with initial gene frequencies of 0.9 and 0.1. They converge, with  $m = 0.1$ , onto the source population's gene frequency in about 30 generations.