

Seleção e Variação em múltiplas dimensões

Matrizes são nossas amigas

Equação de Price

Modelos a partir de primeiros princípios

Abstraindo os elementos fundamentais, sem simplificar

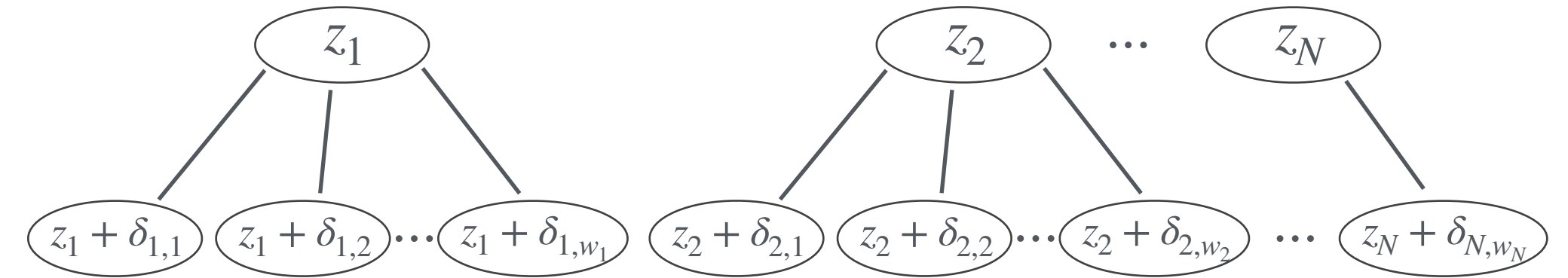
- Em vez de começar de simplificações, podemos nos perguntar quais são os **princípios fundamentais** que caracterizam os sistemas que estamos estudando.
- A partir desses princípios fundamentais, tentar encontrar quais são as **consequências matemáticas** que derivam desses princípios.
- É isso que George Price fez em 1970, quando ele deduziu pela primeira vez a equação de Price.

Price, G. R. Selection and covariance.
Nature 227, 520–521 (1970).



Equação de Price

Mudança evolutiva em z



$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z^o) + \bar{\delta}_T]$$

- z = Fenótipo
- z^o = Fenótipo entre os descendentes
- $\Delta \bar{z}$ = mudança no fenótipo médio entre gerações
- $\bar{\delta}_T$ = Diferença entre a média fenótipo dos descendente e dos ancestrais
- W = número de descendentes, a aptidão
- $\bar{W}$ = aptidão média

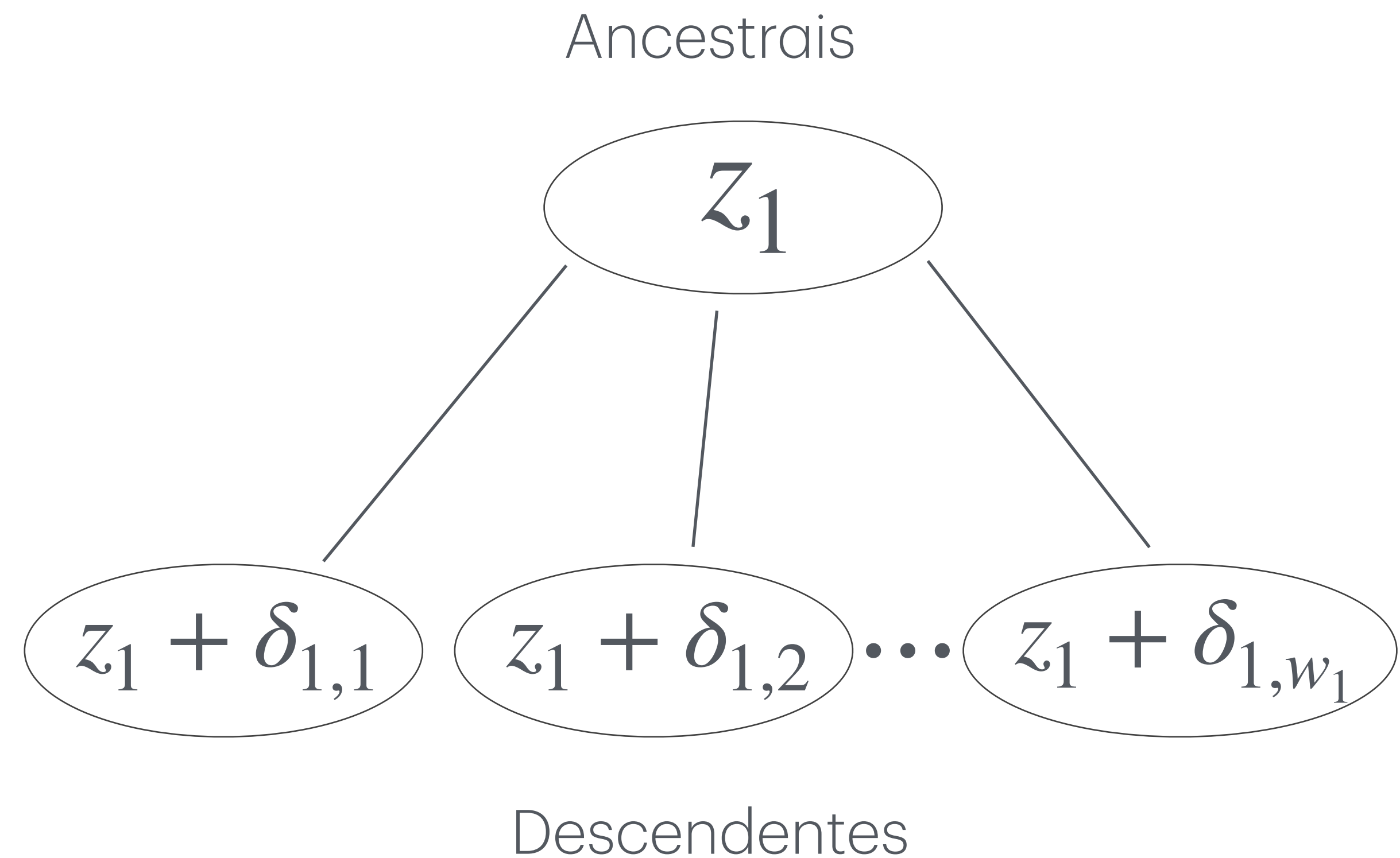
$\frac{1}{\bar{W}} Cov(W, z^o)$ ♦ Mudança no fenótipo devido a sobrevivência e reprodução diferencial. Engloba tanto seleção natural quanto deriva genética e recombinação.

$\frac{1}{\bar{W}} \bar{\delta}_T$ ♦ Mudança no fenótipo devido ao processo reprodutivo

Evolução é mudança

Vamos tentar escrever genericamente a relação entre o fenótipo de duas gerações

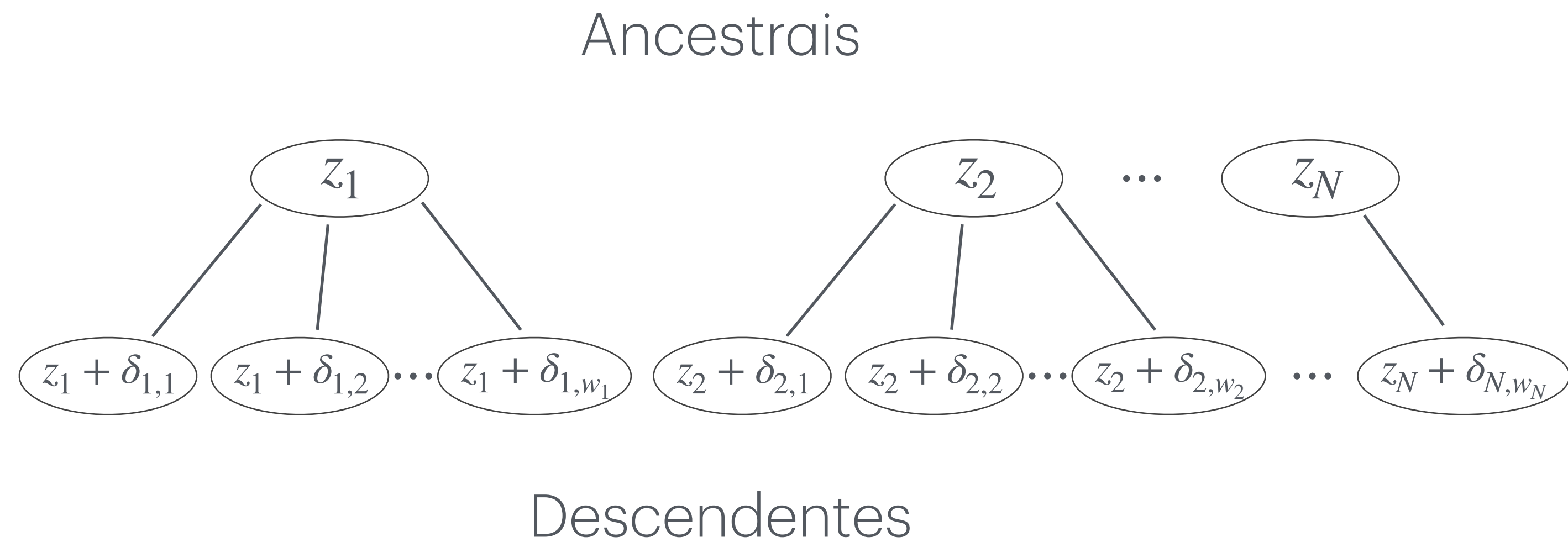
- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i (i de 1 até N)
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do descendente j do indivíduo i e z_i
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendentes do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo



Evolução é mudança

Vamos tentar escrever genericamente a relação entre o fenótipo de duas gerações

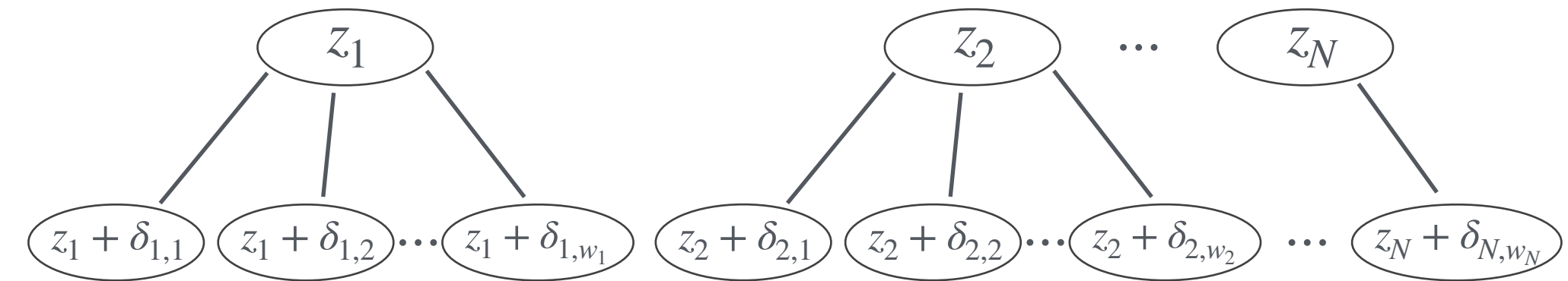
- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i (i de 1 até N)
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do descendente j do indivíduo i e z_i
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo



Evolução é mudança

Vamos tentar escrever genericamente a relação entre o fenótipo de duas gerações

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i (i de 1 até N)
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do descendente j do indivíduo i e z_i
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração



$$\bar{z}' = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{W_i} (z_i + \delta_{i,j})}{\sum_{i=1}^N W_i}$$

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i (i de 1 até N)
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do descendente j do indivíduo i e z_i
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendentes do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

$$\bar{z}' = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{W_i} (z_i + \delta_{i,j})}{\sum_{i=1}^N W_i}$$

1. $\sum_{j=1}^{W_i} z_i = W_i z_i$
2. $\sum_{j=1}^{W_i} \delta_{i,j} = W_i \bar{\delta}_i$
3. $\sum_{i=1}^N W_i = N \bar{W}$

Média:

$$\bar{x} = E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

Variância:

$$Var(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_i - E(x))^2$$

Co-variância:

$$Cov(x, y) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$$

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

Média e covariância:

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

$$Cov(x, y) = E(xy) - E(x)E(y)$$

$$\bar{z}' = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{W_i} (z_i + \delta_{i,j})}{\sum_{i=1}^N W_i} + \sum_{j=1}^{W_i} \delta_{i,j} = W_i \bar{\delta}_i \quad \longrightarrow \quad \bar{z}' = \frac{1}{N\bar{W}} \left[\sum_{i=1}^N W_i z_i + \sum_{i=1}^N W_i \bar{\delta}_i \right]$$
$$\sum_{j=1}^{W_i} z_i = W_i z_i$$
$$\sum_{i=1}^N W_i = N\bar{W}$$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

Média e covariância:

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$
$$Cov(x, y) = E(xy) - \bar{x} \cdot \bar{y}$$

$$\bar{z}' = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{W_i} (z_i + \delta_{i,j})}{\sum_{i=1}^N W_i} + \sum_{j=1}^{W_i} \delta_{i,j} = W_i \bar{\delta}_i$$

$$\sum_{i=1}^N W_i = N \bar{W}$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{N \bar{W}} \left[\sum_{i=1}^N W_i z_i + \sum_{i=1}^N W_i \bar{\delta}_i \right]$$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} \left[E(Wz) + E(W\bar{\delta}) \right]$$

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

Média e covariância:

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$
$$Cov(x, y) = E(xy) - \bar{x} \cdot \bar{y}$$

$$\bar{z}' = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{W_i} (z_i + \delta_{i,j})}{\sum_{i=1}^N W_i} + \sum_{j=1}^{W_i} \delta_{i,j} = W_i \bar{\delta}_i$$

$$\sum_{i=1}^N W_i = N \bar{W}$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{N \bar{W}} \left[\sum_{i=1}^N W_i z_i + \sum_{i=1}^N W_i \bar{\delta}_i \right]$$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} \left[E(Wz) + E(W\bar{\delta}) \right]$$

$$E(xy) = Cov(x, y) + \bar{x} \cdot \bar{y}$$

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

Média e covariância:

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

$$Cov(x, y) = E(xy) - \bar{x} \cdot \bar{y}$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [E(Wz) + E(W\bar{\delta})]$$



$$E(xy) = Cov(x, y) + \bar{x} \cdot \bar{y}$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + \bar{W} \cdot \bar{z} + E(W\bar{\delta})]$$

Simplificações

Queremos a mudança em $\bar{z}$

- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

Média e covariância:

$$E(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i$$

$$Cov(x, y) = E(xy) - \bar{x} \cdot \bar{y}$$

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [E(Wz) + E(W\bar{\delta})]$$



$$E(xy) = Cov(x, y) + \bar{x} \cdot \bar{y}$$

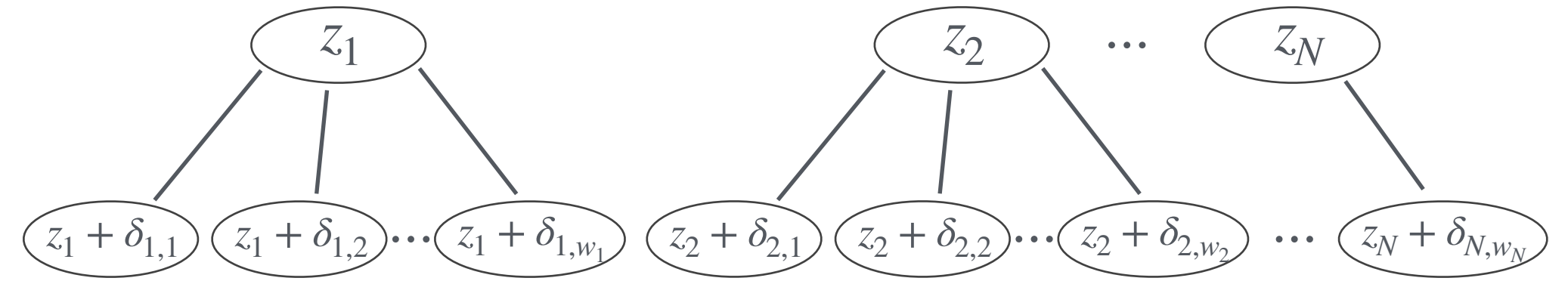
$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + \bar{W} \cdot \bar{z} + E(W\bar{\delta})]$$



$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})] + \bar{z}$$

O Teorema de Price

Mudança evolutiva em z

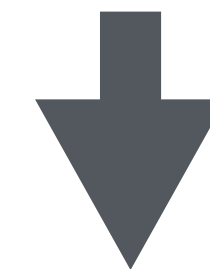


- N = tamanho populacional
- z_i = Fenótipo do indivíduo i
- $\bar{z}$ = Média do fenótipo na população
- $\delta_{i,j}$ = Diferença entre o fenótipo do ancestral pro descendente
- $\bar{\delta}_i$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente do indivíduo i e seu fenótipo
- W_i = número de descendentes do indivíduo i
- $\bar{W}$ = número médio de descendentes por indivíduo
- $\bar{z}'$ = Média do fenótipo na próxima geração

$$\bar{z}' = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})] + \bar{z}$$



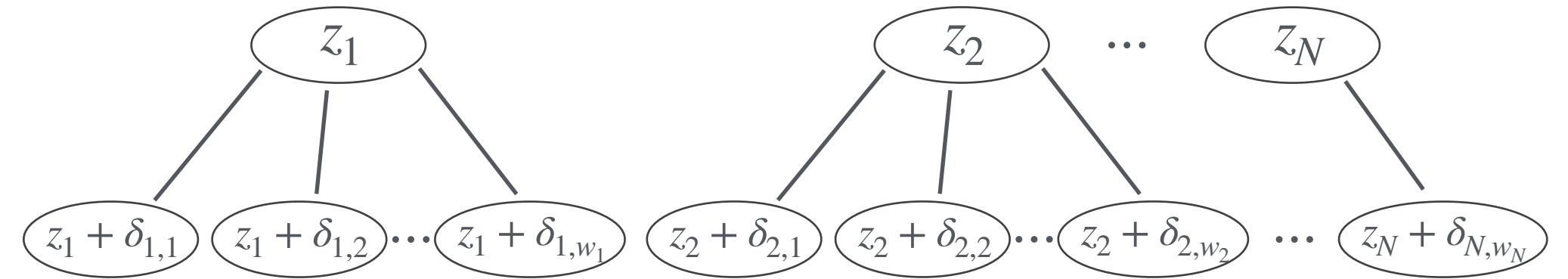
$$\Delta \bar{z} = \bar{z}' - \bar{z} = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})]$$



$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})]$$

O Teorema de Price

Mudança evolutiva em z



$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})]$$

- z = Fenótipo
- $\Delta \bar{z}$ = mudança no fenótipo médio entre gerações
- $\bar{\delta}$ = Diferença média entre o fenótipo dos descendente e do ancestral
- W = número de descendentes, a aptidão
- $\bar{W}$ = aptidão média

$\frac{1}{\bar{W}} Cov(W, z)$ ♦ Mudança no fenótipo devido a sobrevivência e reprodução diferencial. Engloba tanto seleção natural quanto deriva genética.

$\frac{1}{\bar{W}} E(W\bar{\delta})$ ♦ Mudança no fenótipo devido a processos relacionados à reprodução, como recombinação, regressão à média, ou seleção em níveis mais baixos de organização.

Covariação genética e evolução

Efeitos evolutivos da covariação genética

A equação de resposta à seleção

- Em 1979, Lande deriva a equação de resposta à seleção multivariada, que relaciona seleção natural, covariação genética e covariação fenotípica no processo de mudança evolutiva:

$$\Delta \bar{\mathbf{z}} = \mathbf{G} \mathbf{P}^{-1} \mathbf{S}$$

$$\Delta \bar{\mathbf{z}} = \mathbf{G} \boldsymbol{\beta}$$

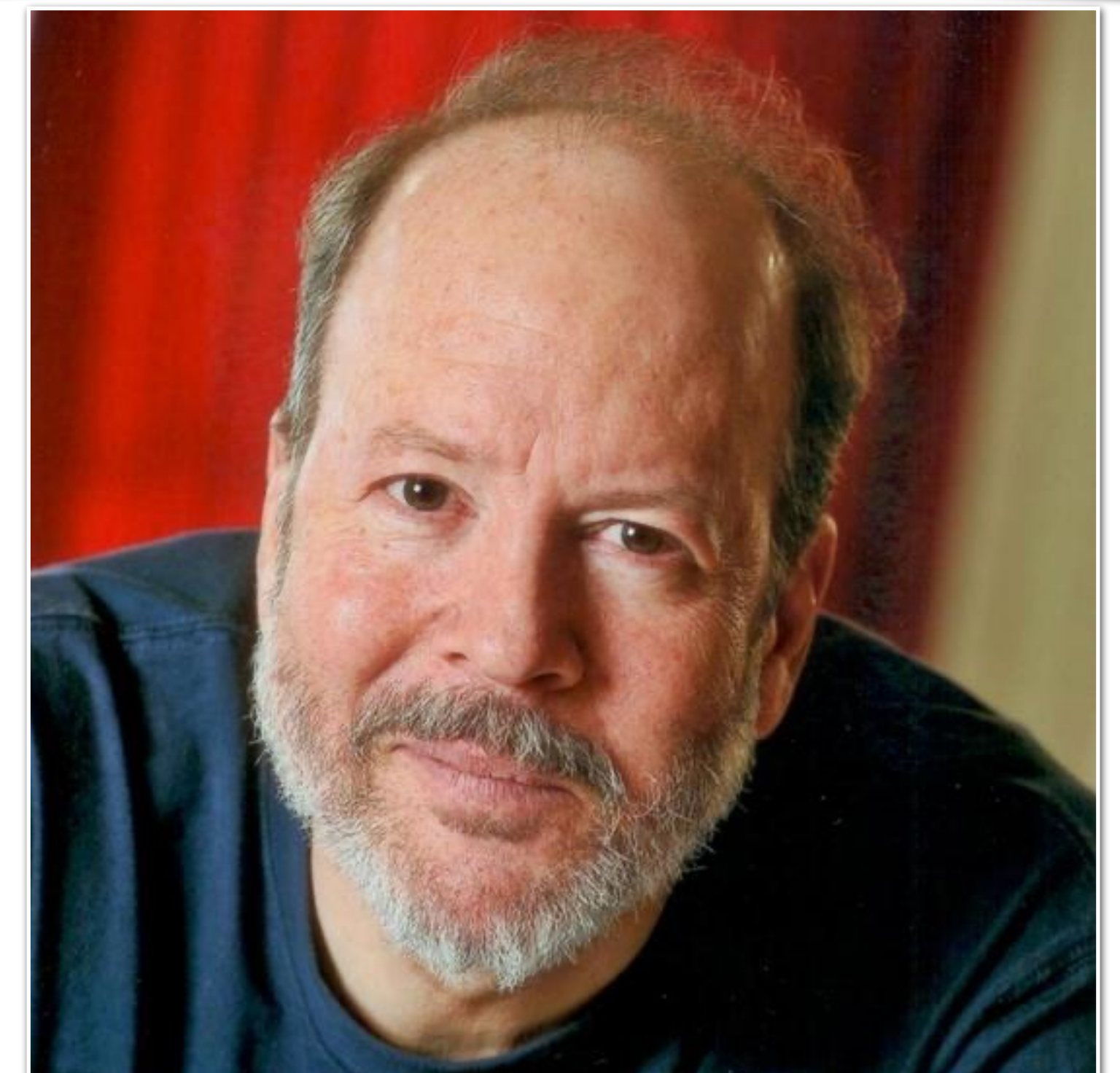
Evolution, 33(1), 1979, pp. 402–416

QUANTITATIVE GENETIC ANALYSIS OF MULTIVARIATE EVOLUTION, APPLIED TO BRAIN:BODY SIZE ALLOMETRY

RUSSELL LANDE¹

Laboratory of Genetics, University of Wisconsin, Madison

Received November 28, 1977. Revised August 4, 1978



Russel Lande

Efeito da covariação na resposta evolutiva

$$\Delta \bar{z} = G\beta$$

- <https://damelo.shinyapps.io/eq-de-lande/>

$$\begin{bmatrix} \Delta \bar{z}_1 \\ \Delta \bar{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} \\ G_{21} & G_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix}$$

Resposta à seleção.
Mudança na média
entre gerações

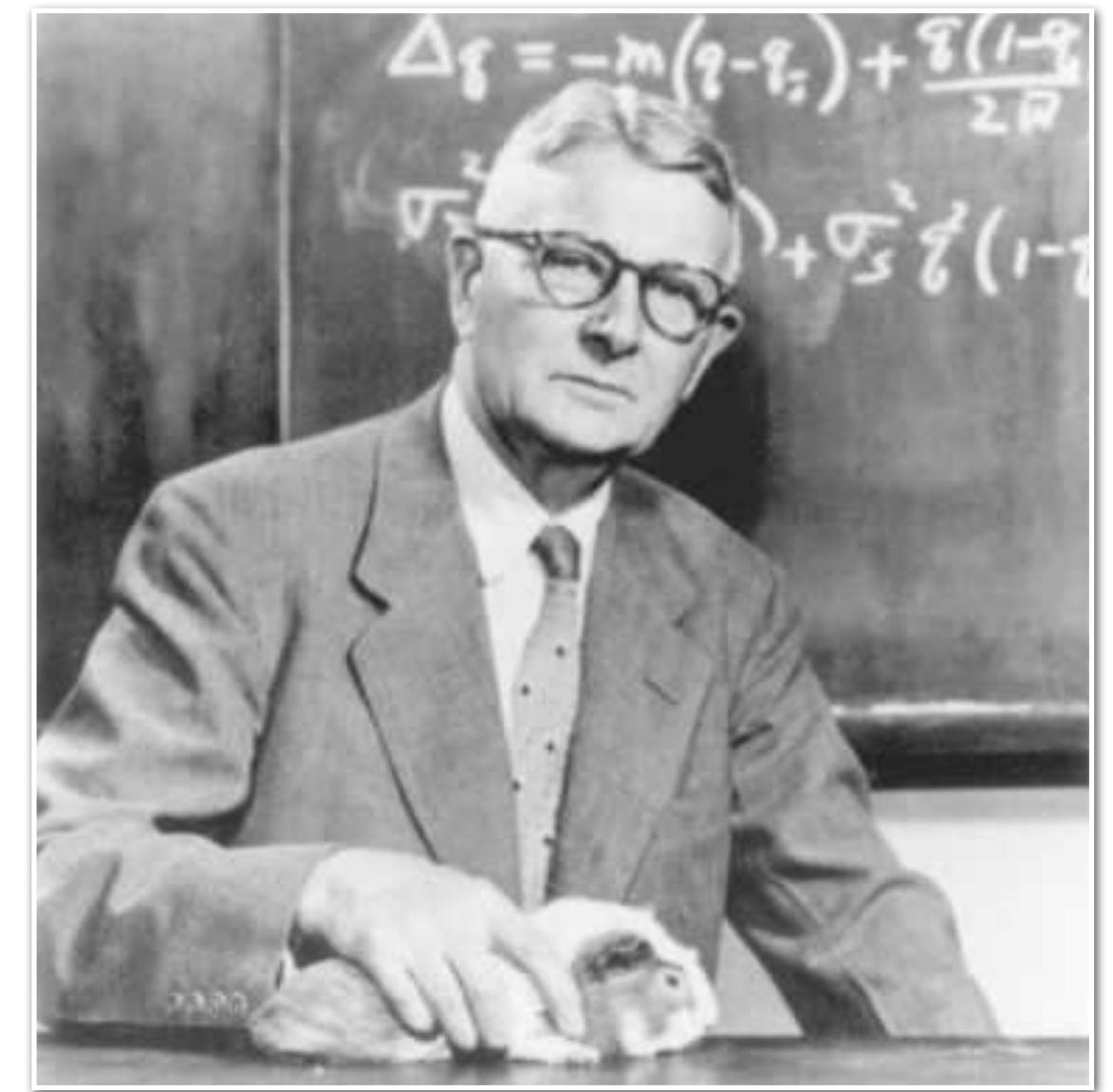
Herança.
Covariância entre
pais e filhos

Seleção.
Regressão entre
fenótipo dos pais e
aptidão dos pais.

Seleção

Superfície adaptativa

Visualizando a aptidão de diferentes fenótipos



Sewall Wright (1889–1988)

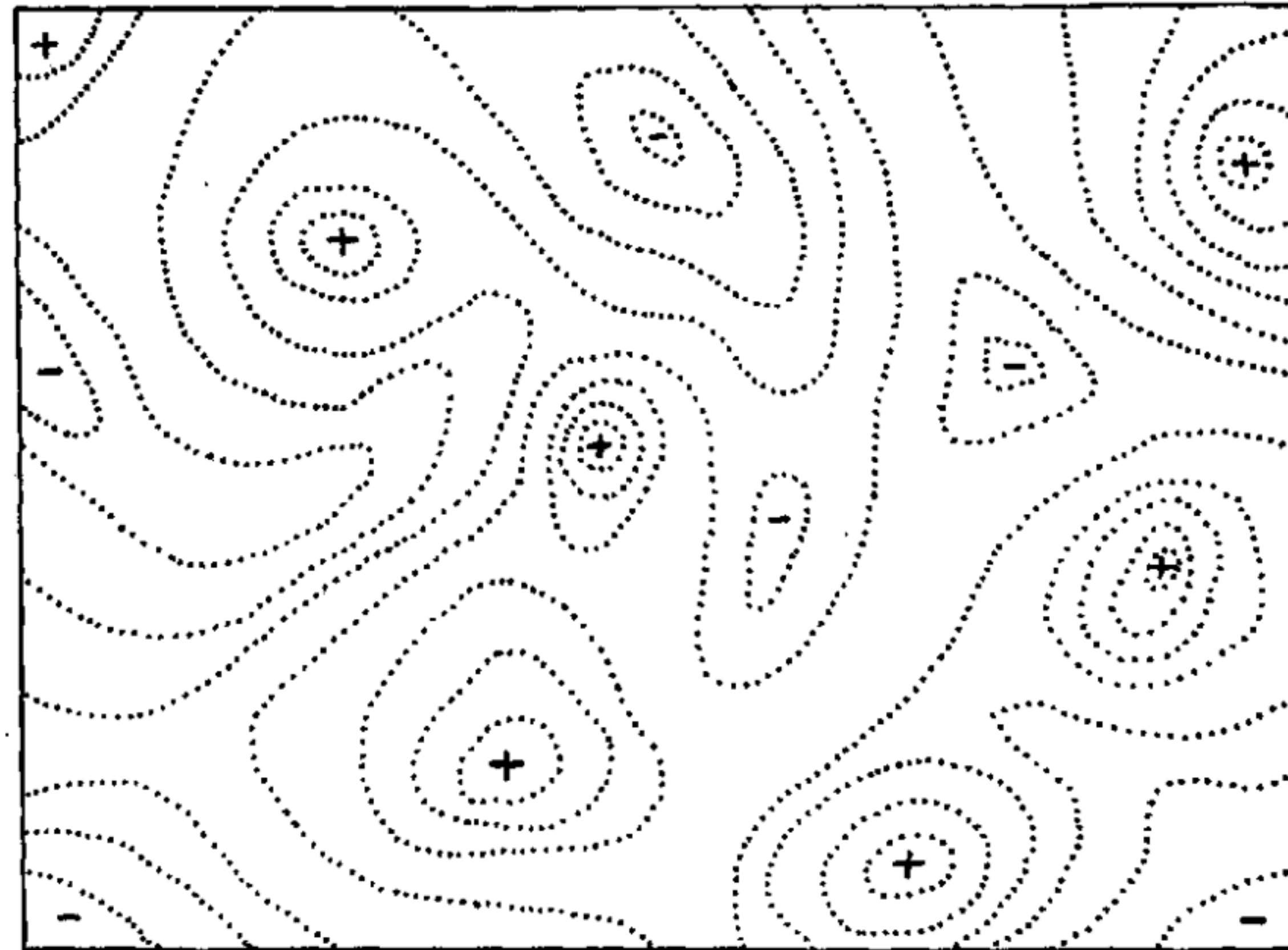
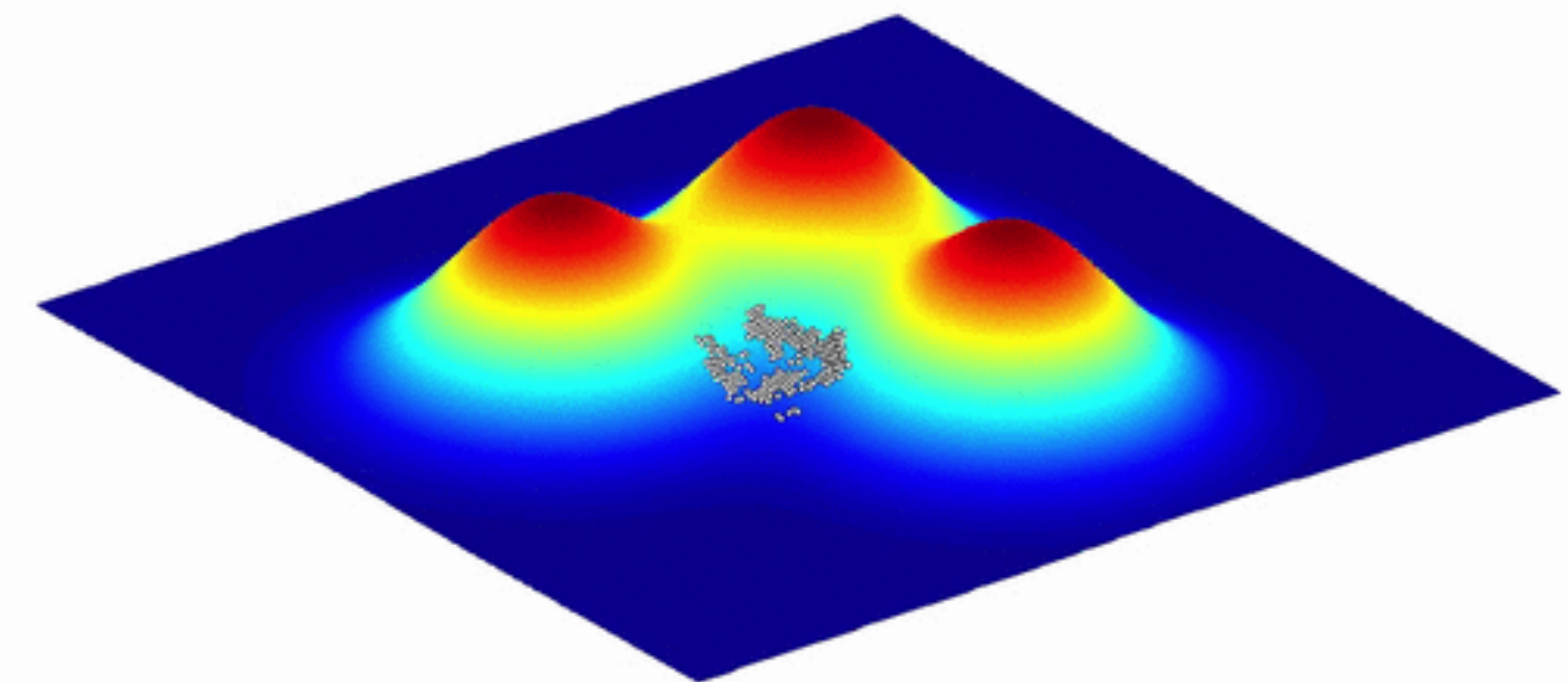


FIGURE 2.—Diagrammatic representation of the field of gene combinations in two dimensions instead of many thousands. Dotted lines represent contours with respect to adaptiveness.

Static fitness landscape

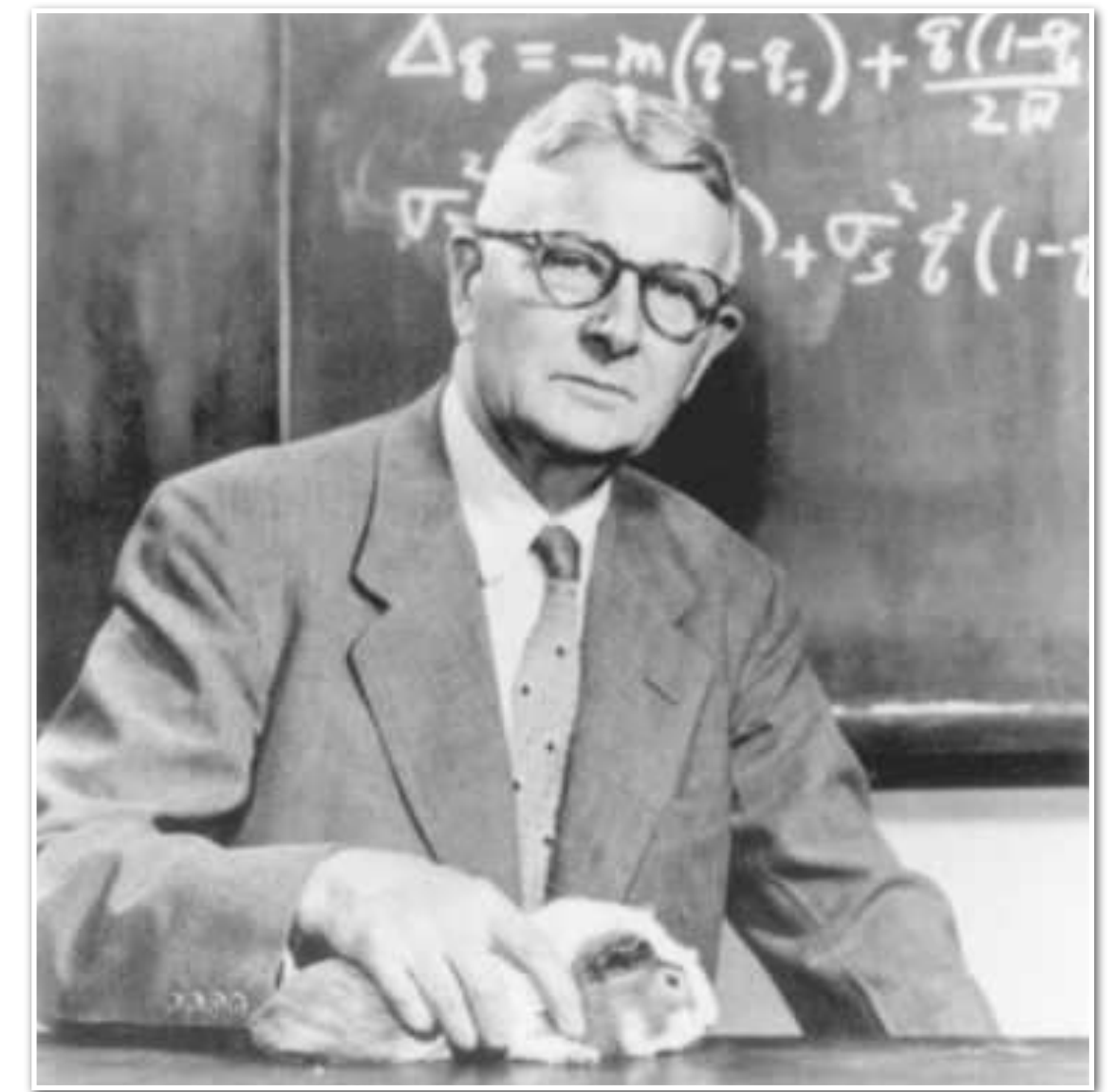


Population size, $N = 2,304$
Mutation rate, $\mu = 0.05$ per trait

© Randy Olson and Bjørn Østman

Superfície adaptativa

Visualizando a aptidão de diferentes fenótipos



Sewall Wright (1889–1988)

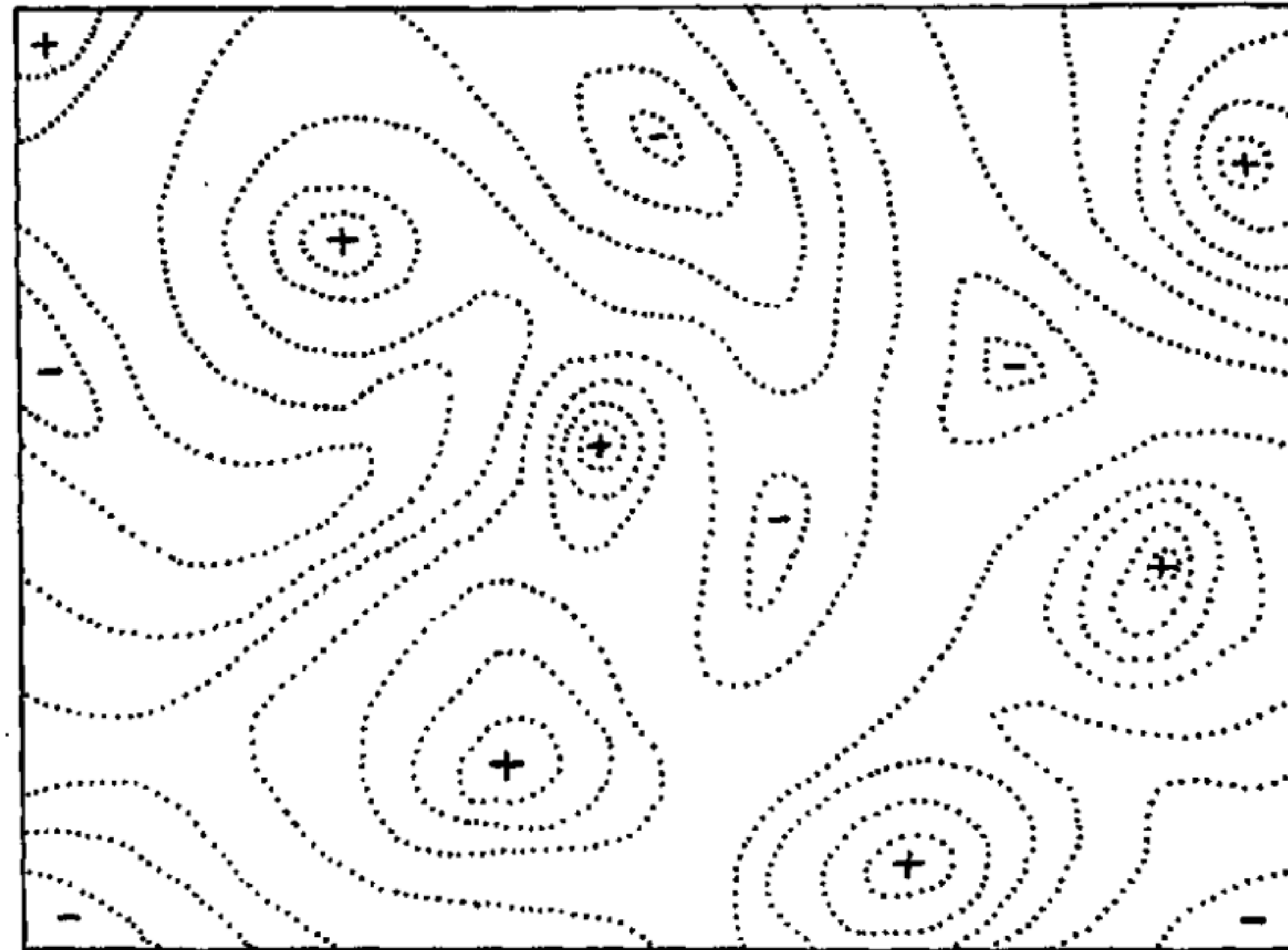
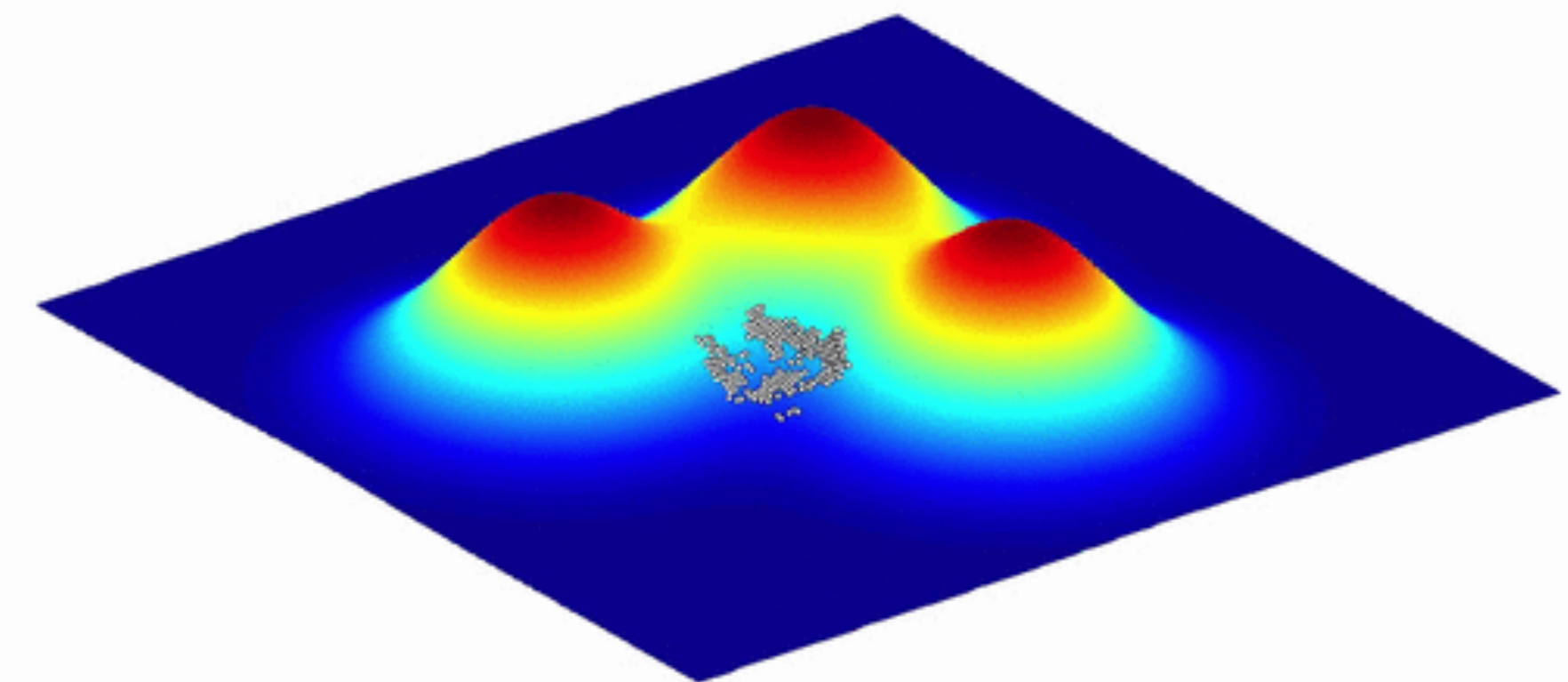


FIGURE 2.—Diagrammatic representation of the field of gene combinations in two dimensions instead of many thousands. Dotted lines represent contours with respect to adaptiveness.

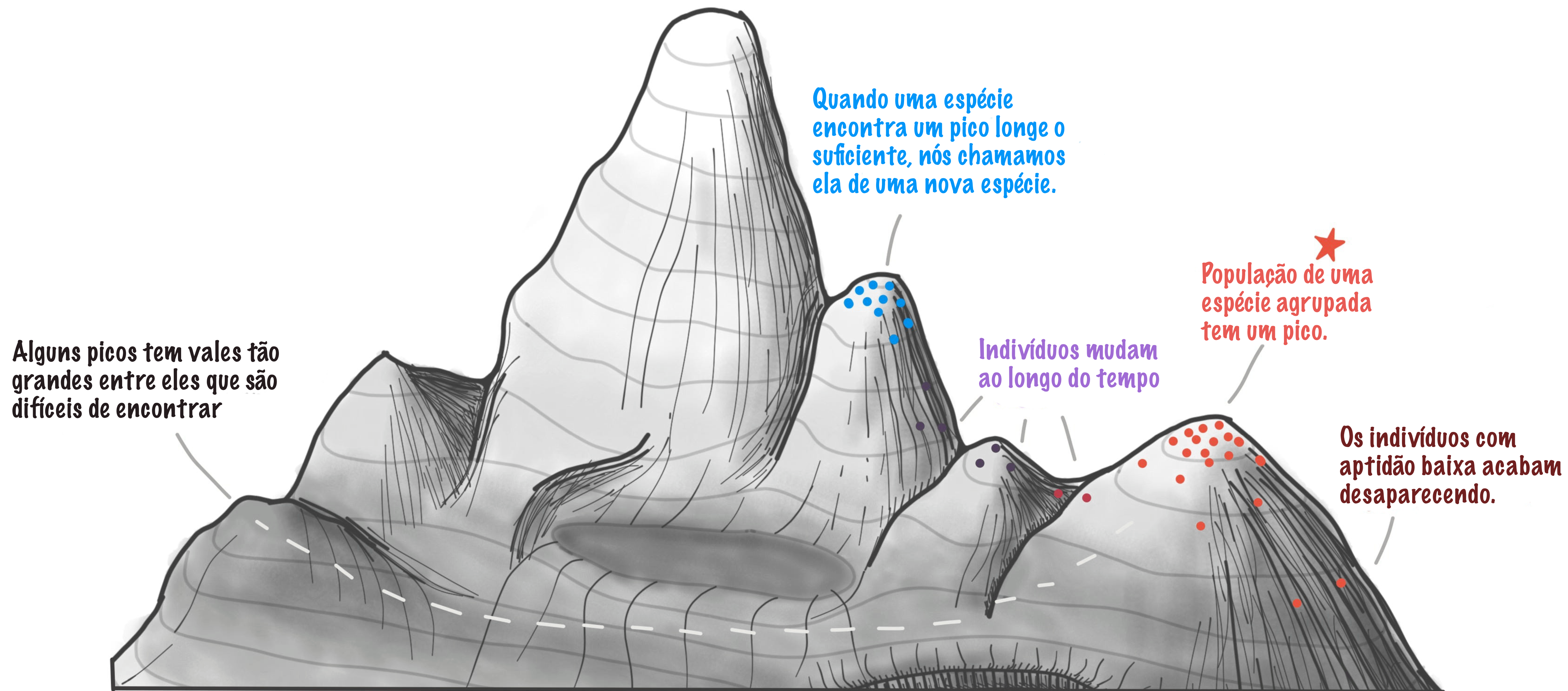
Static fitness landscape



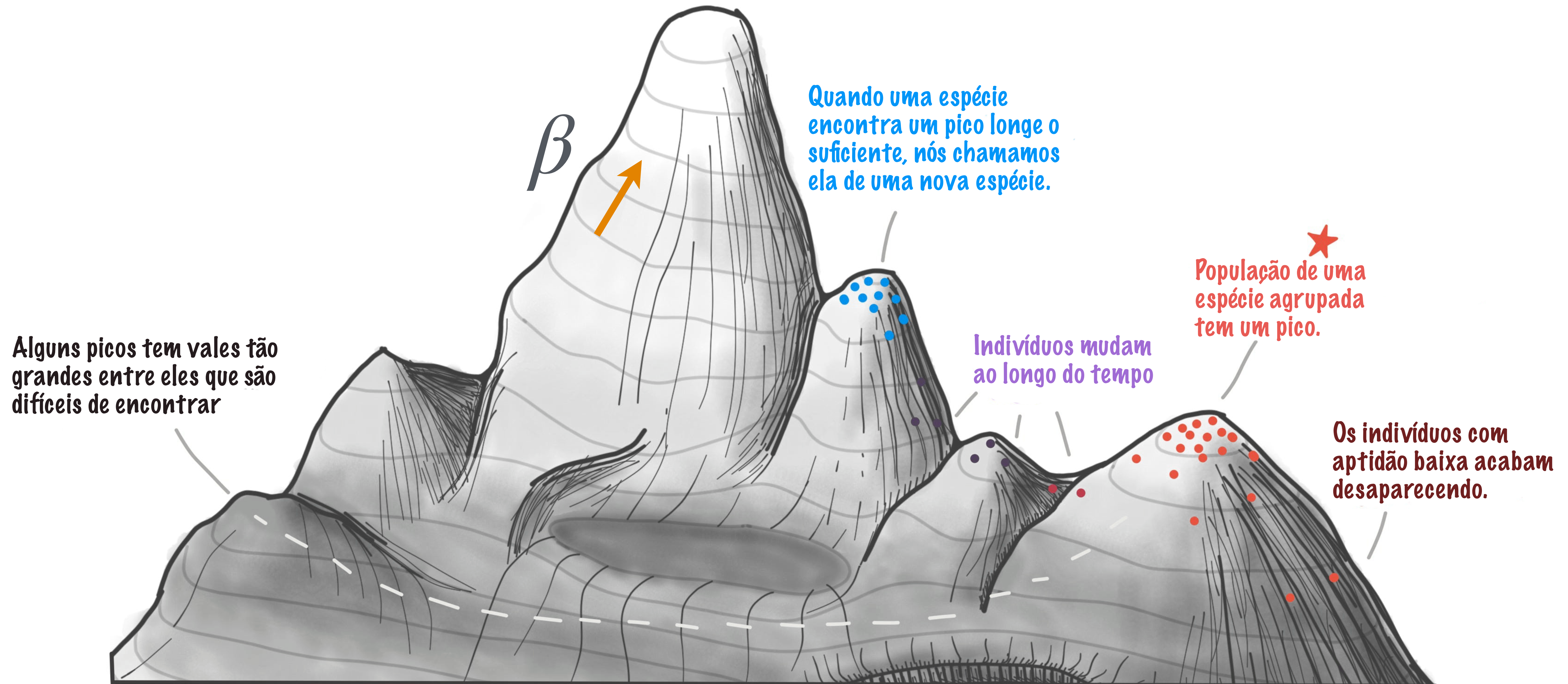
Population size, $N = 2,304$
Mutation rate, $\mu = 0.05$ per trait

© Randy Olson and Bjørn Østman

Superfície adaptativa

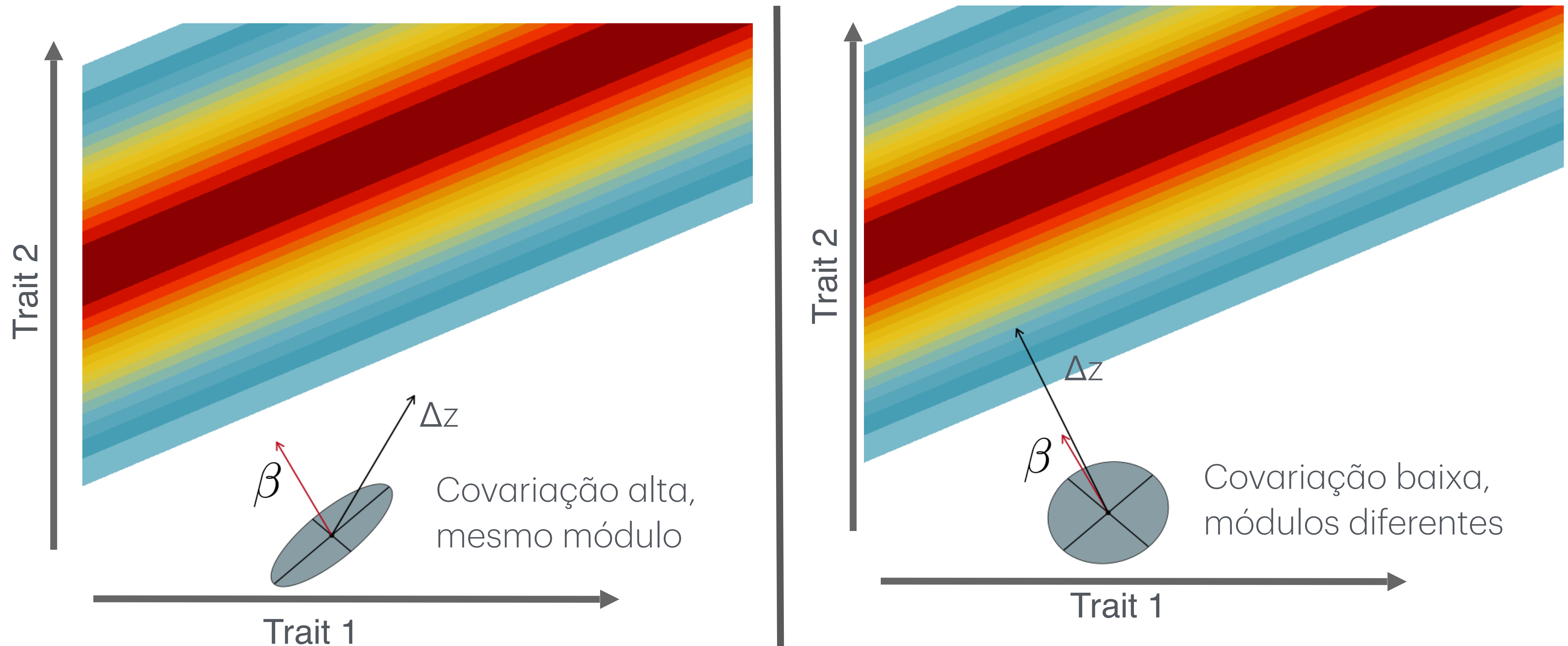


Superfície adaptativa



Modularidade e a resposta

<https://damelo.shinyapps.io/superficie-adaptativa/>



Seleção não-linear

- Diferenciais e gradientes de seleção são informativos em relação à mudanças na média dos caracteres
- Mas seleção também pode alterar os padrões de variação e covariação
- Esses componentes de seleção são os componentes não lineares
- Relacionados à curvatura da superfície de seleção

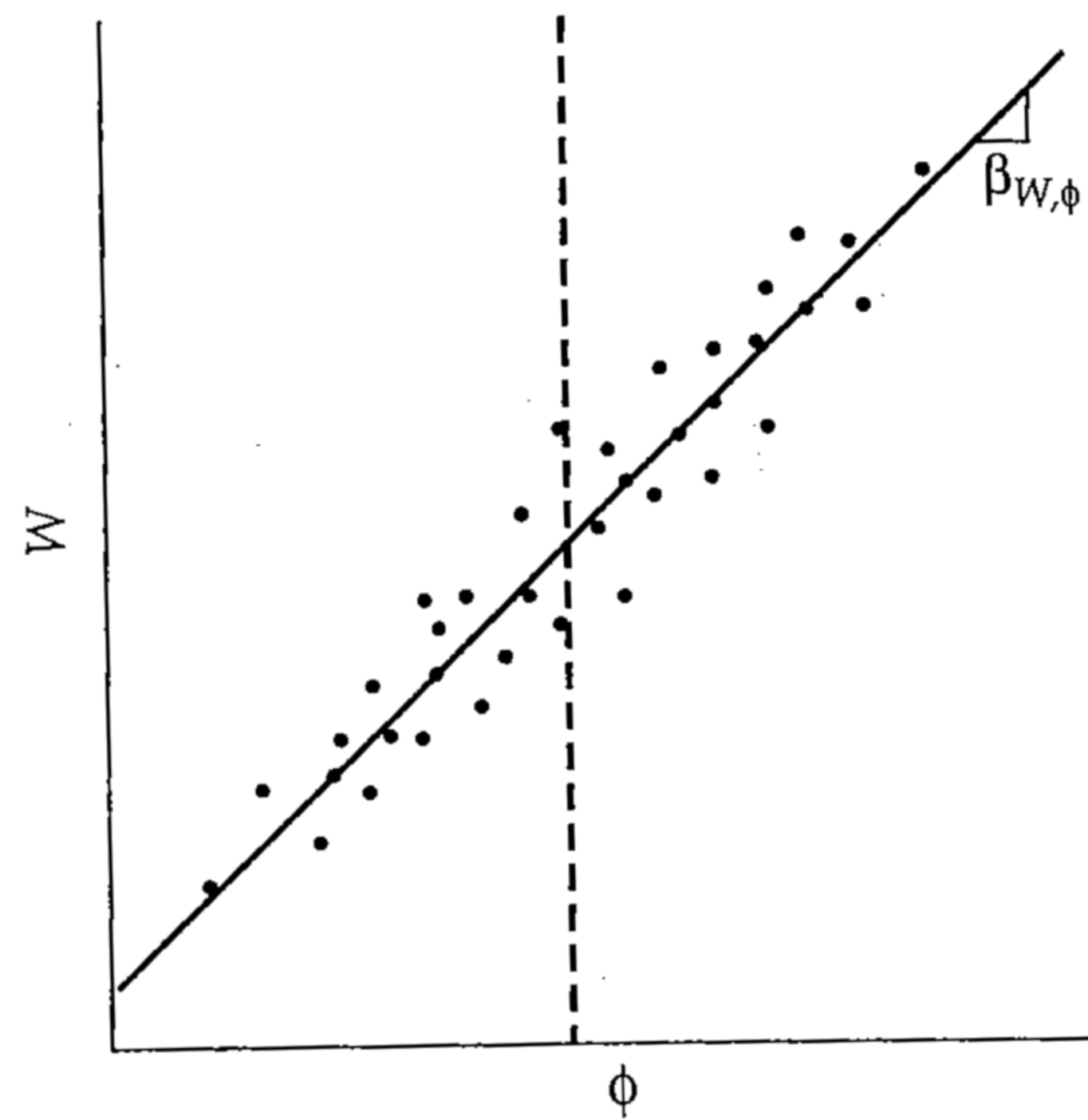
Teorema de Price

$$\Delta \bar{z} = \frac{1}{\bar{W}} [Cov(W, z) + E(W\bar{\delta})]$$

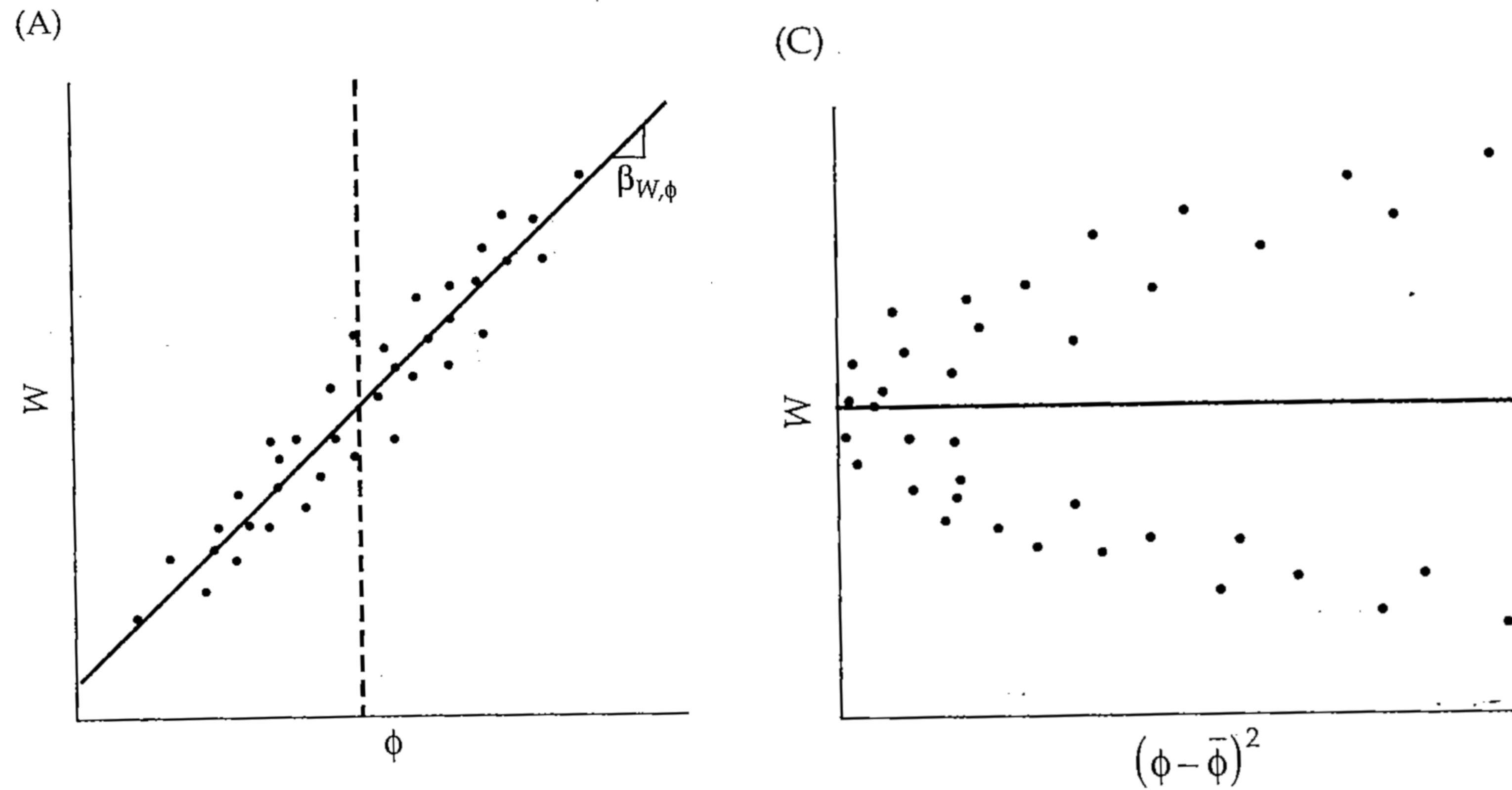
$$\Delta Var(z) = [Cov(w, (z - \bar{z})^2) + E(W\bar{\delta}_{(z-\bar{z})^2})]$$

Seleção linear

(A)

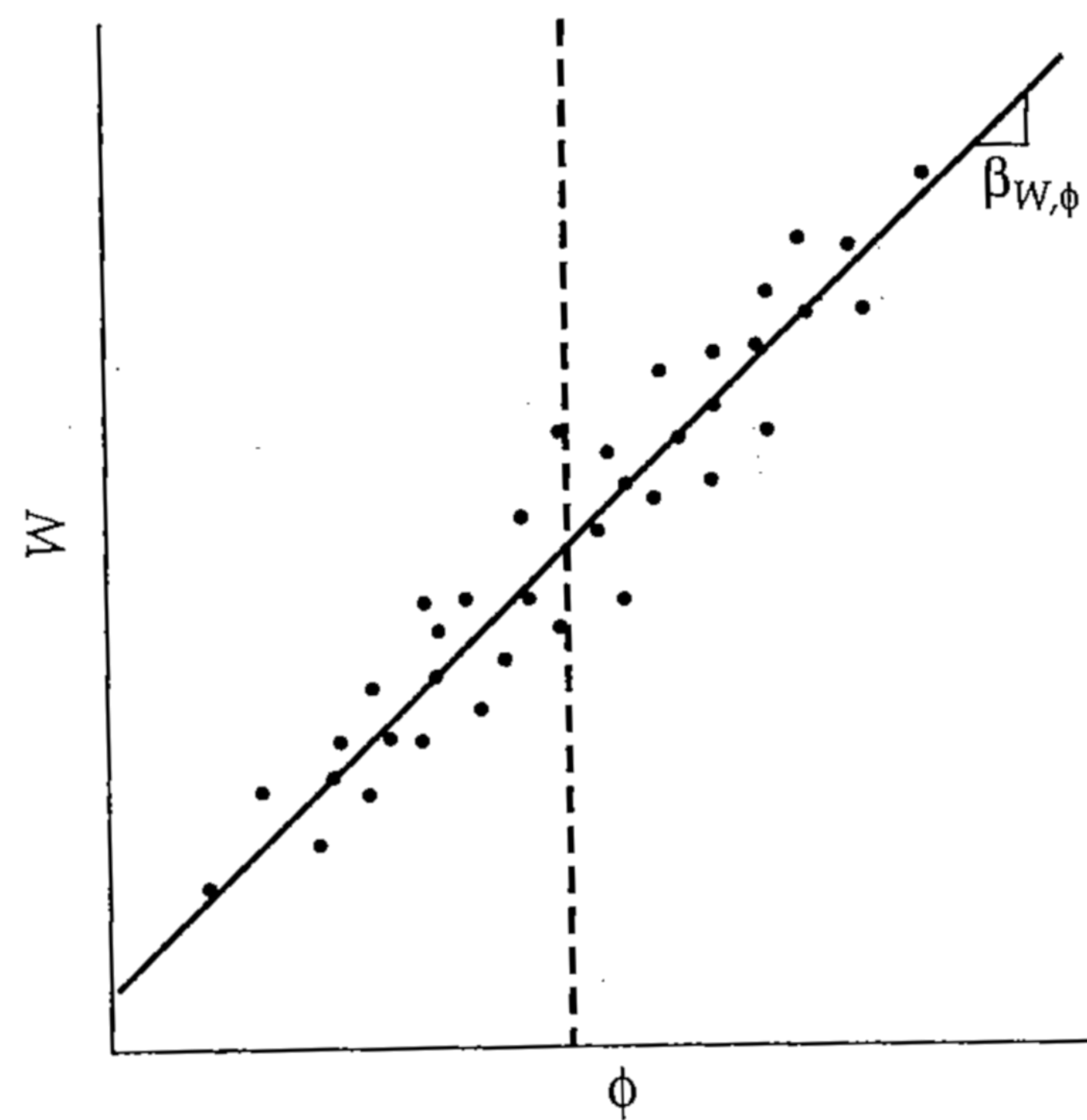


Seleção linear

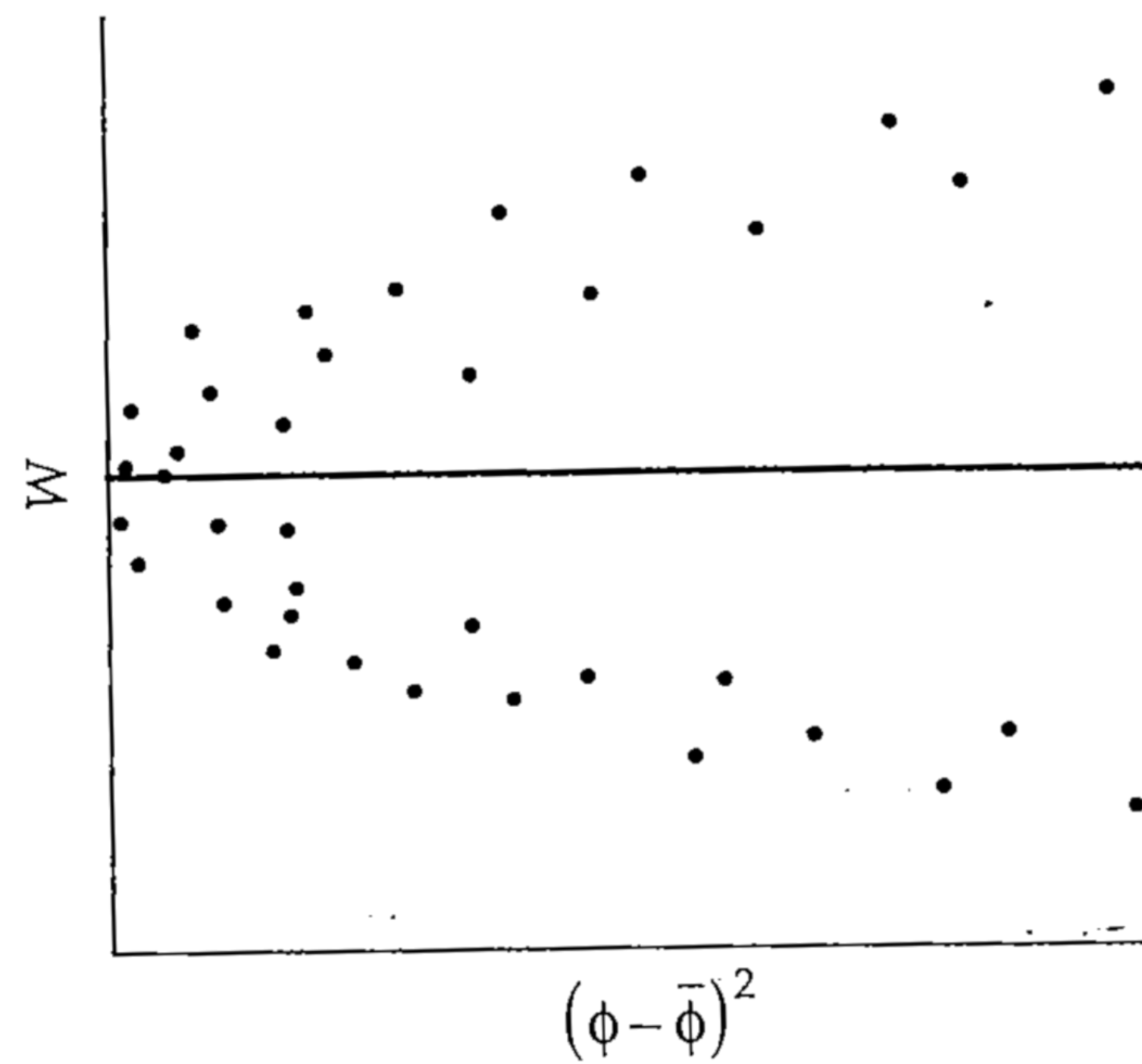


Seleção linear

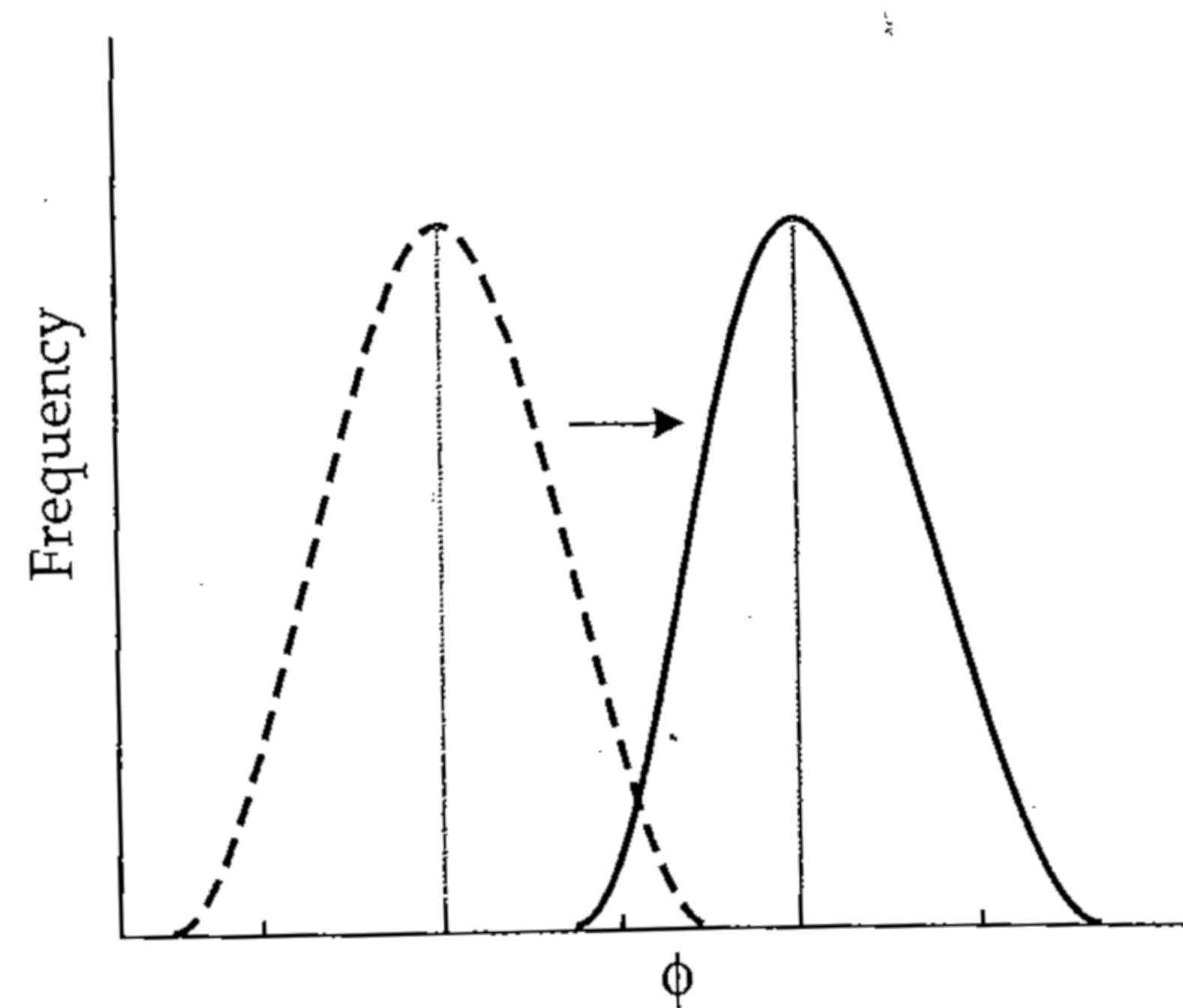
(A)



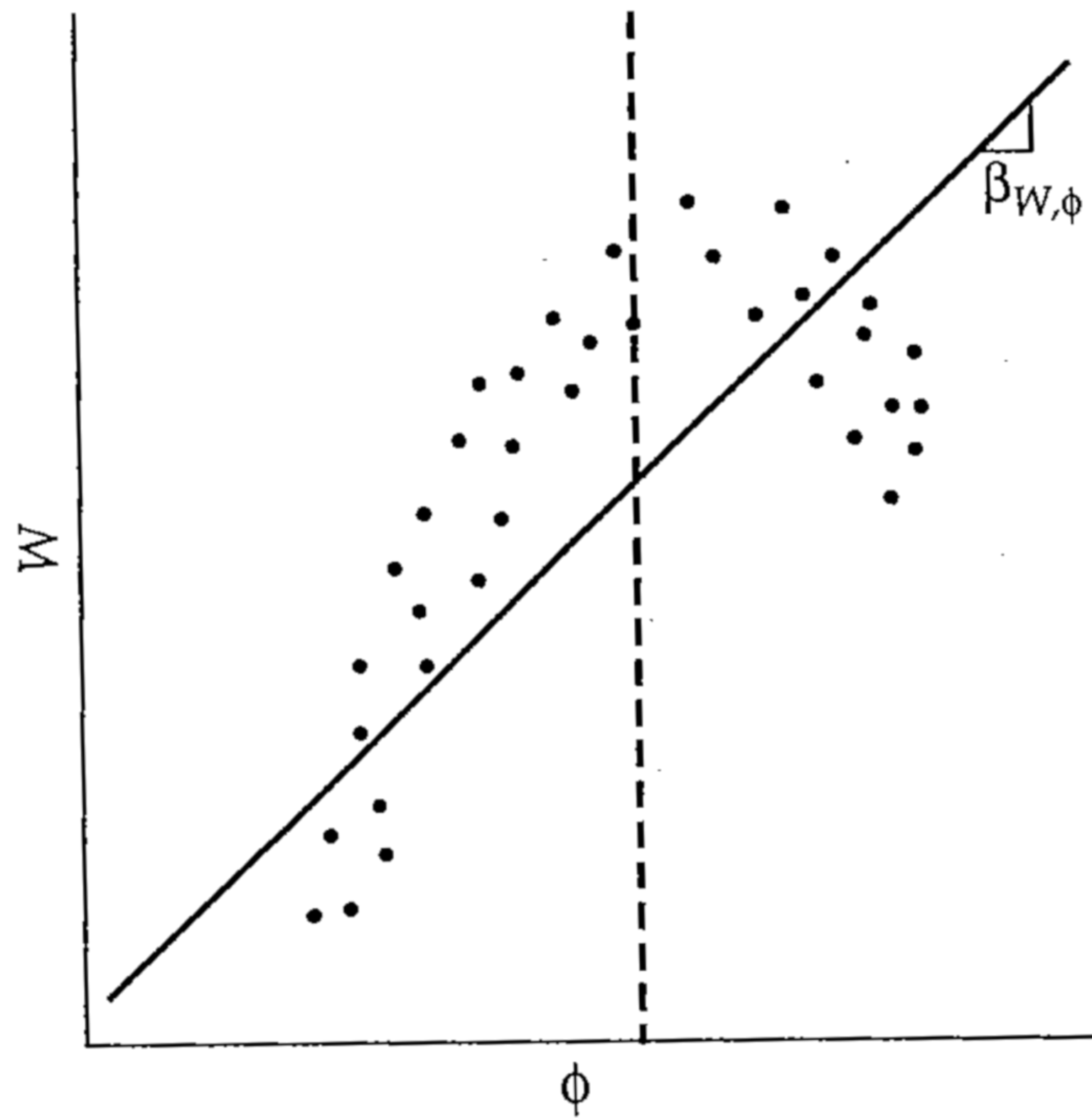
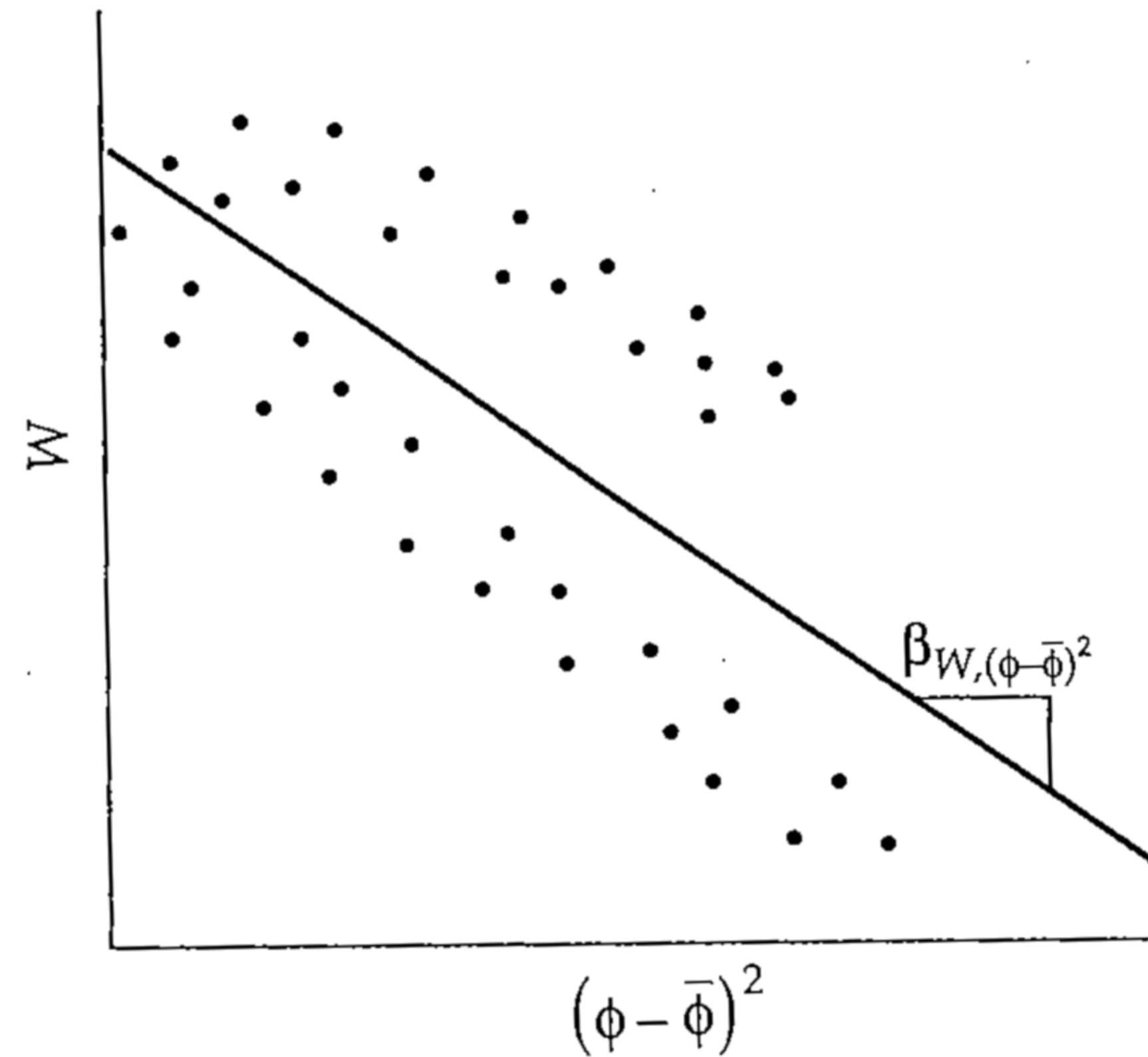
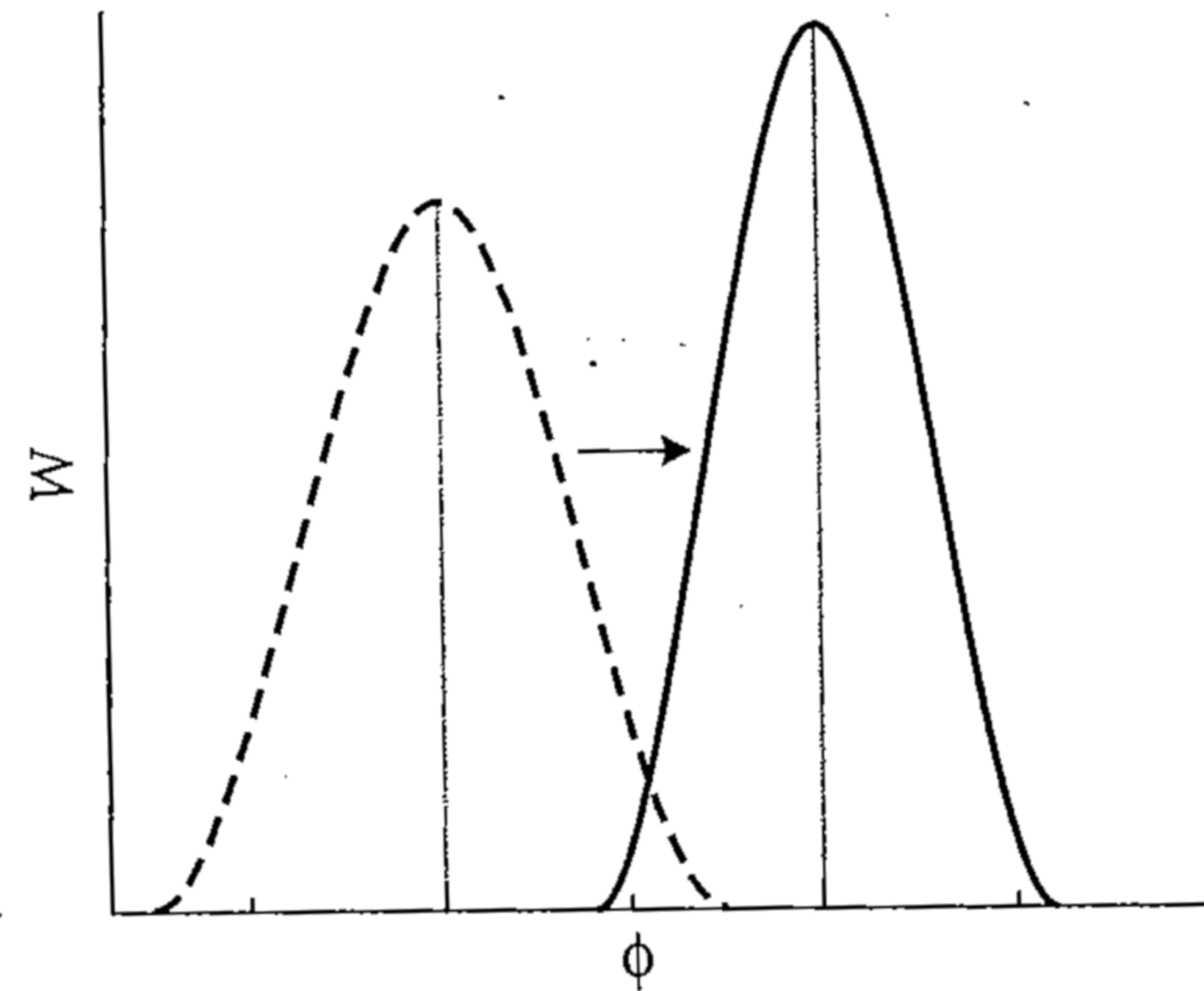
(C)



(E)

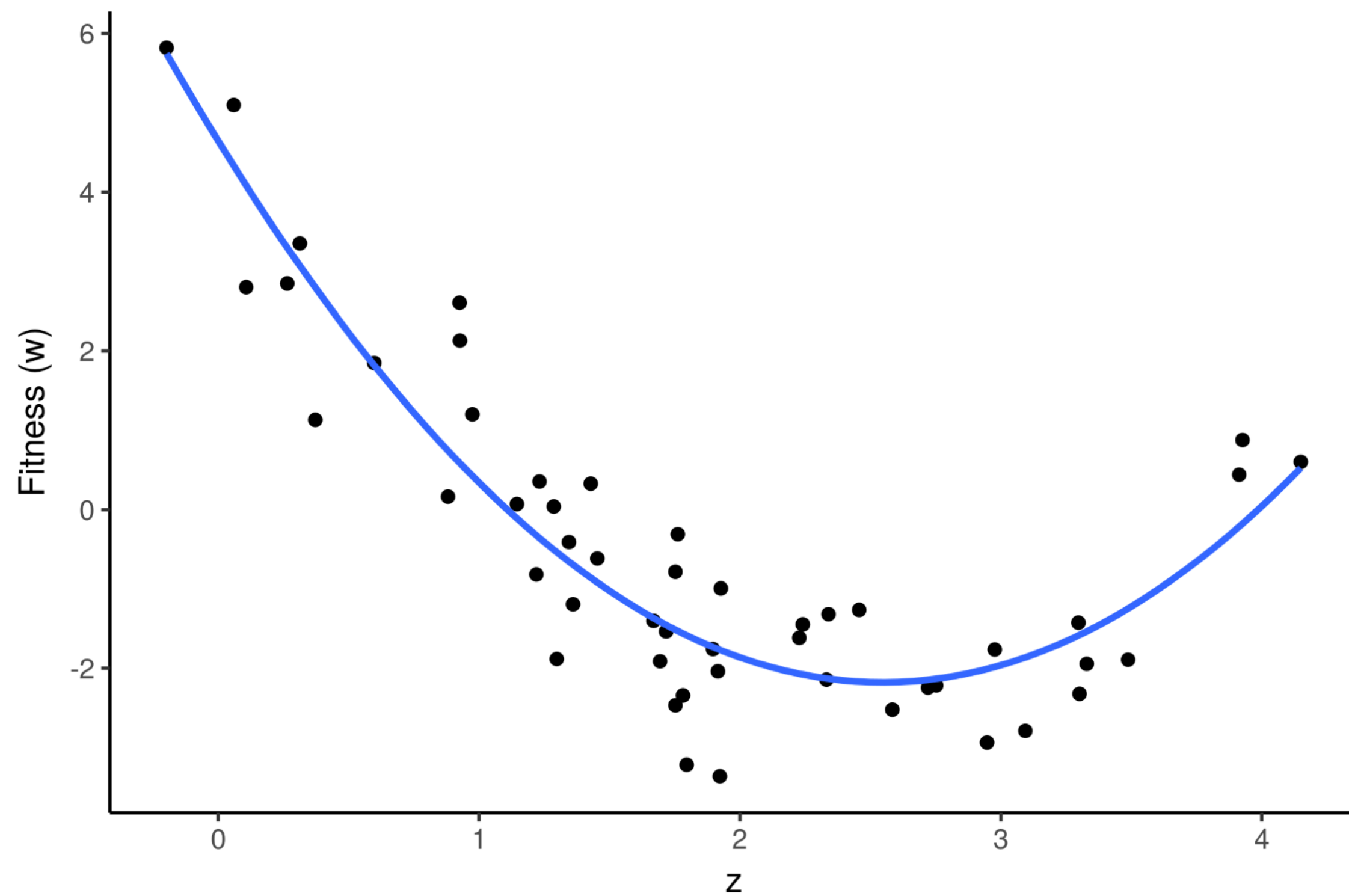


Seleção não-linear

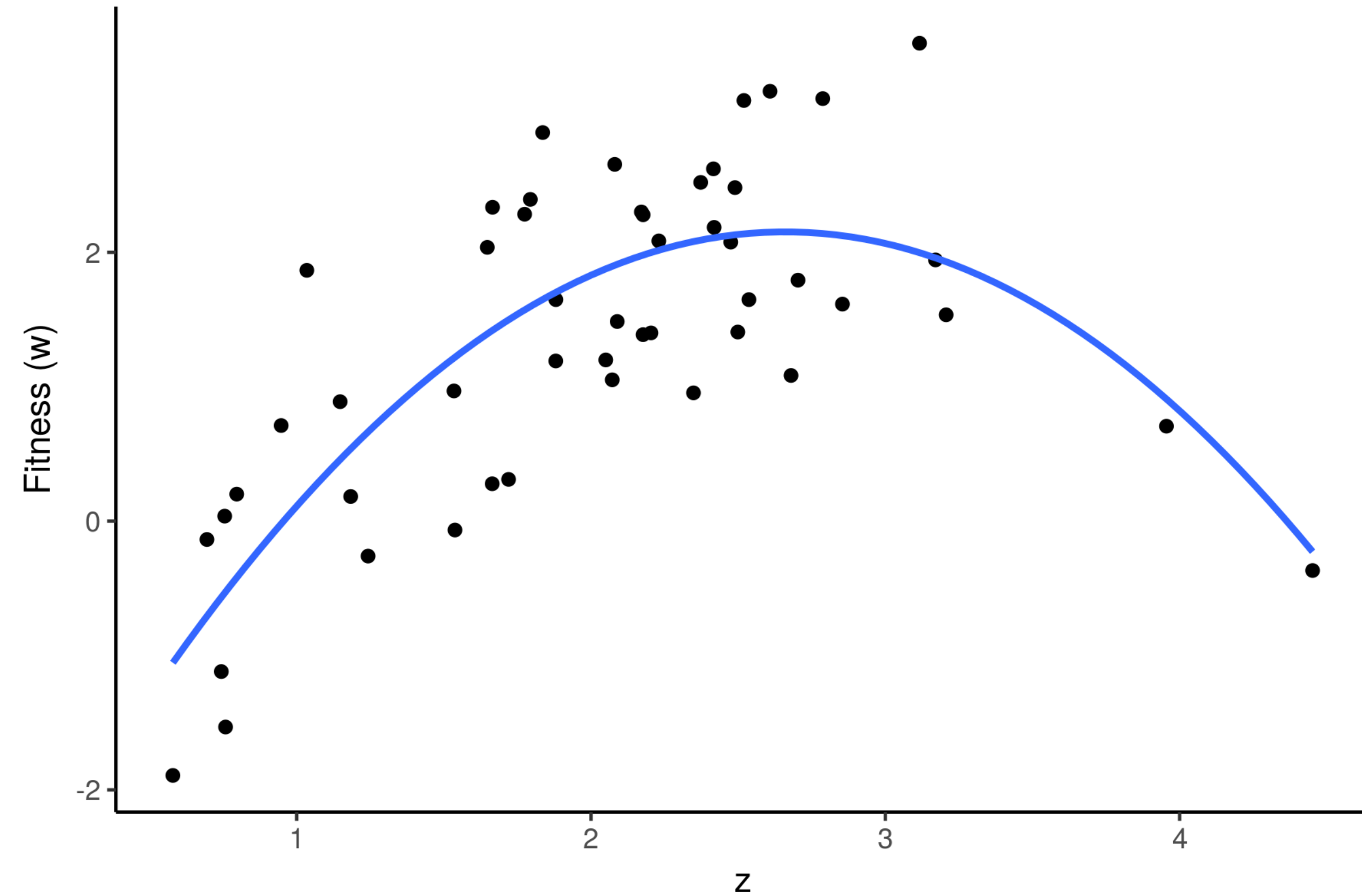


Seleção não-linear

Seleção disruptiva



Seleção estabilizadora

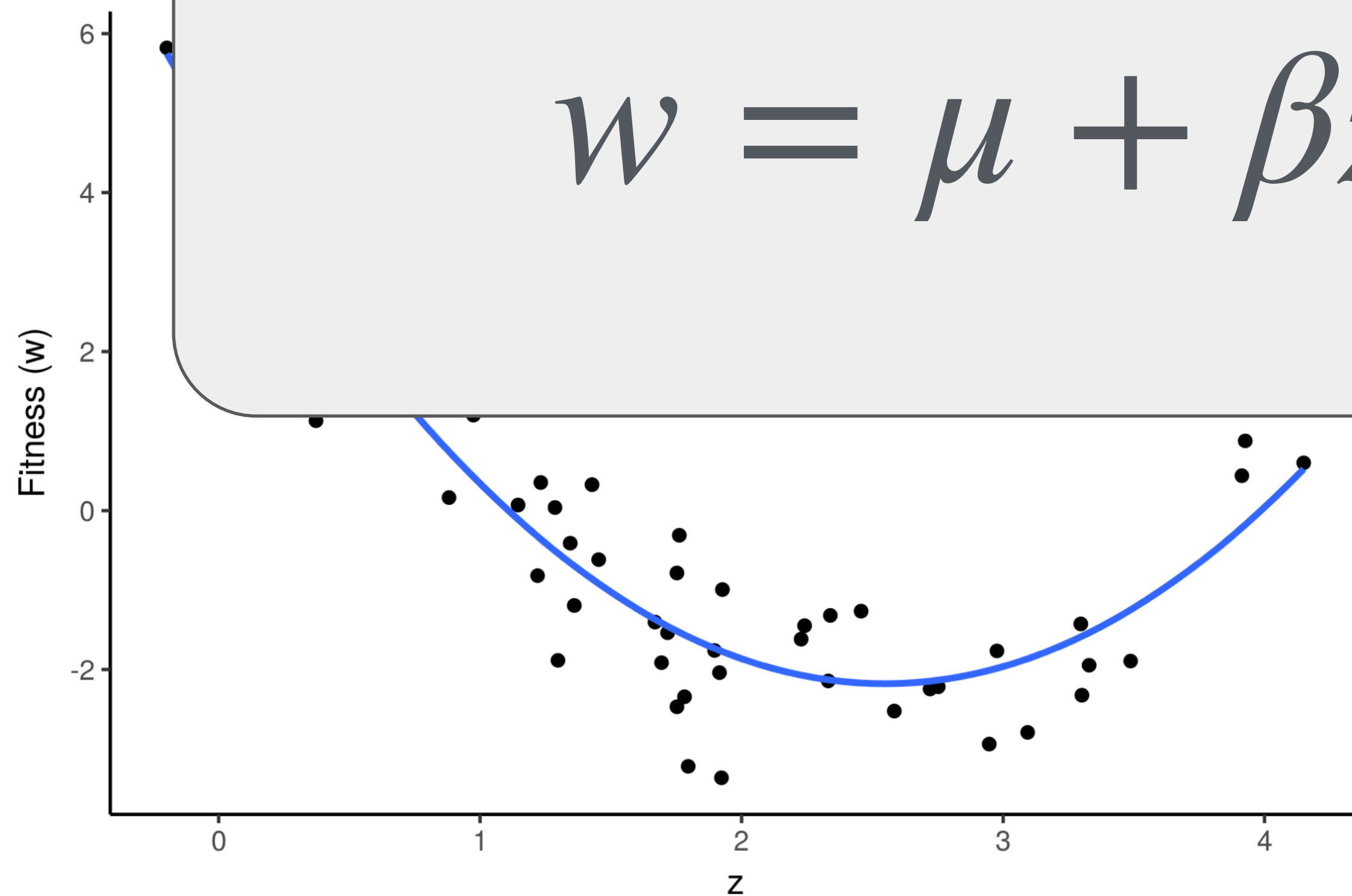
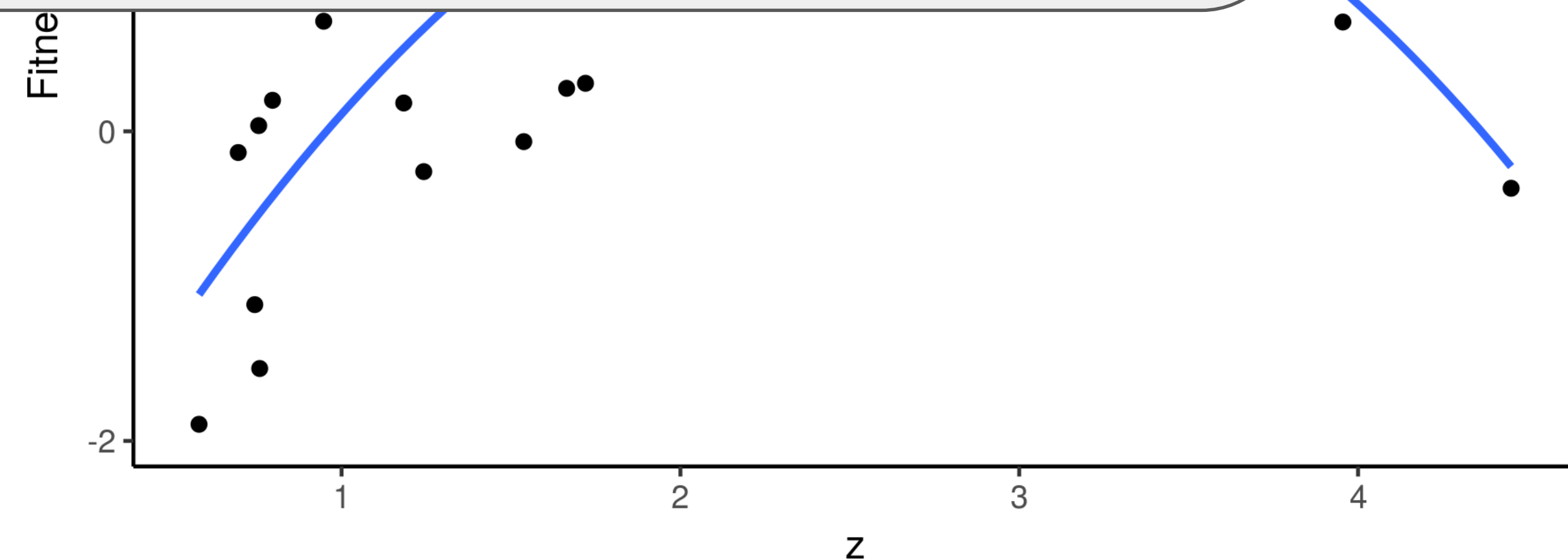


Seleção não-linear

Seleção disruptiva

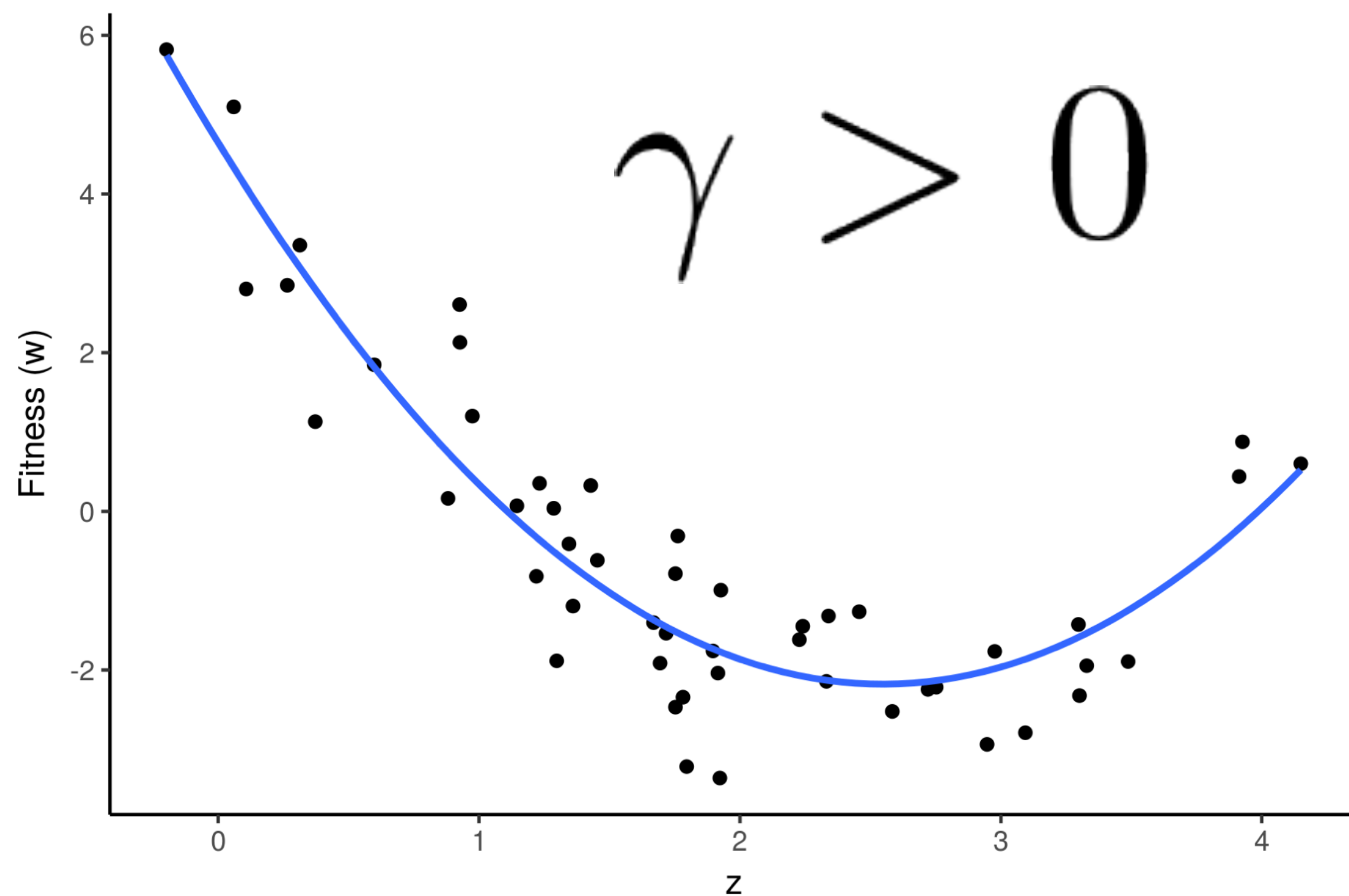
Seleção estabilizadora

$$w = \mu + \beta z + \frac{1}{2}\gamma(z - \bar{z})^2$$

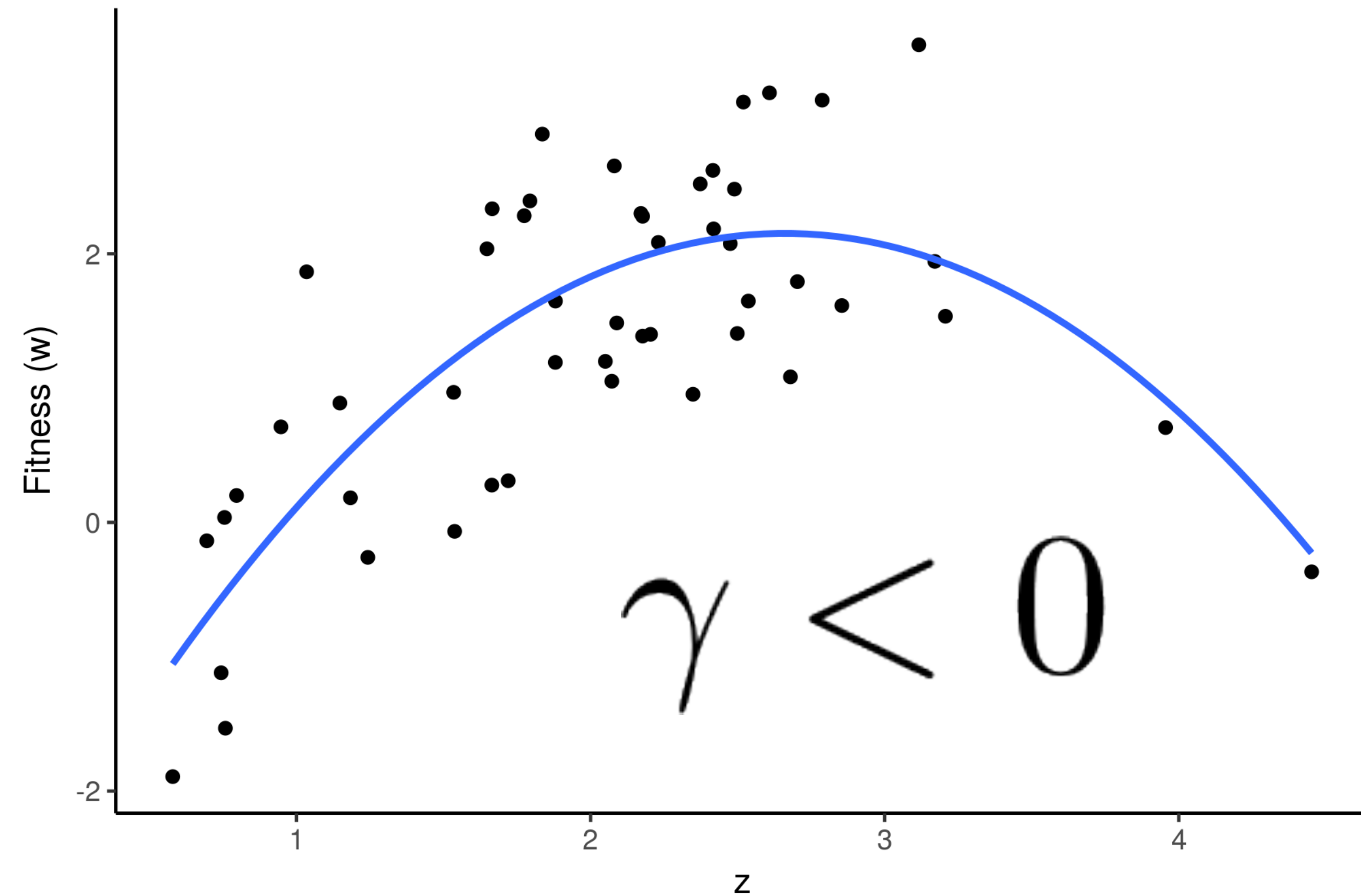


Seleção não-linear

Seleção disruptiva



Seleção estabilizadora



Superfície de fitness não-linear

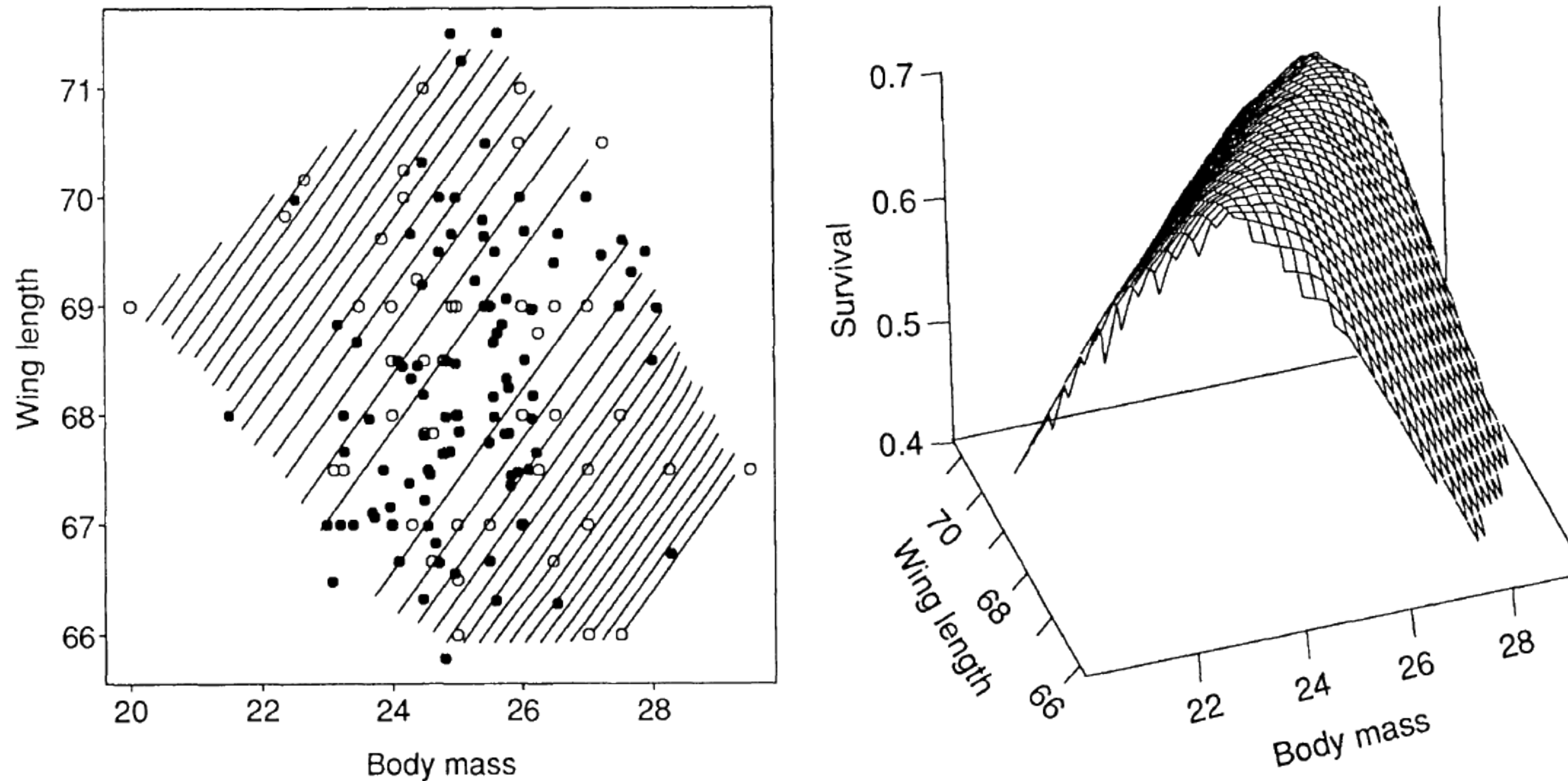


FIG. 3.—Survival (recruitment) of juvenile male song sparrows in relation to wing length and body mass. Symbols on *left panel* indicate measurements of individuals and whether they survived (*filled*) or disappeared (*open*). Fitness contours describe a ridge oriented from lower left to upper right, with survival decreasing to either side. *Right panel* gives a three-dimensional perspective of the surface. $\ln(\lambda) = -6$; $n = 152$.

Matriz $\boldsymbol{\gamma}$

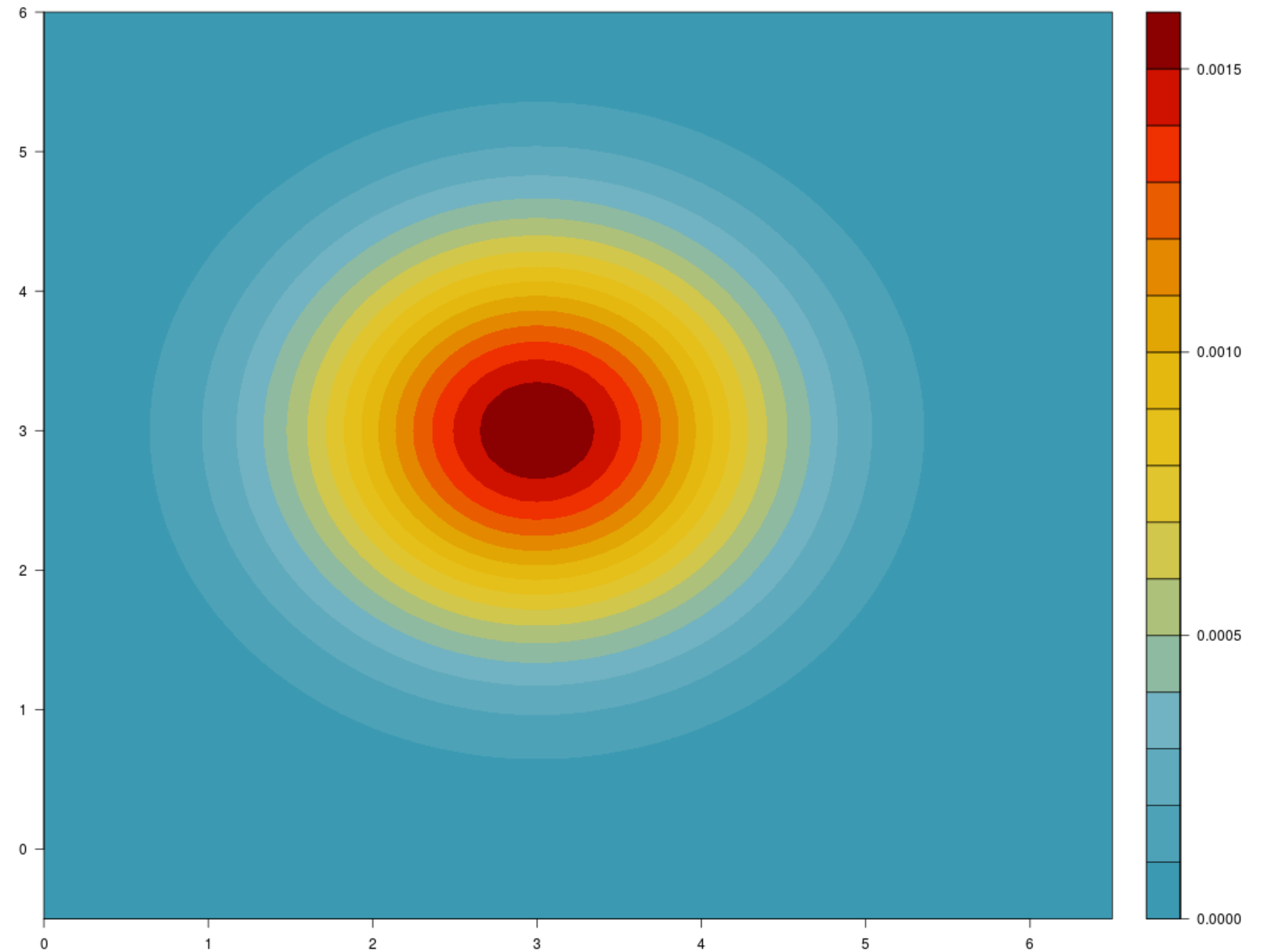
$$\boldsymbol{\gamma} = \begin{bmatrix} \gamma_{11} & \gamma_{12} \\ \gamma_{21} & \gamma_{22} \end{bmatrix}$$

Estabilizadora e estabilizadora

$$\gamma_{11} < 0$$

$$\gamma_{22} < 0$$

$$\gamma_{12} = 0$$

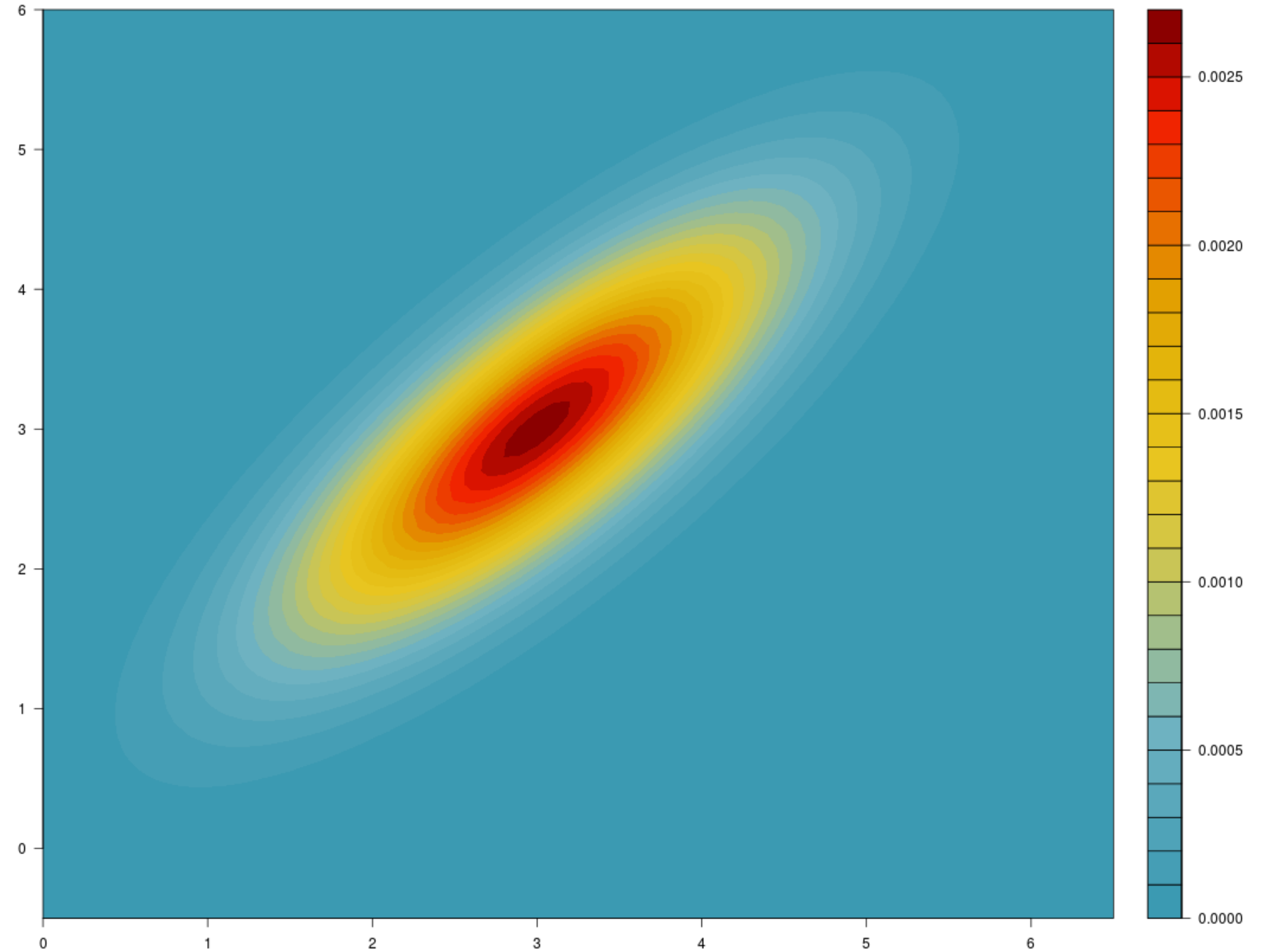


Estabilizadora correlacionada

$$\gamma_{11} < 0$$

$$\gamma_{22} < 0$$

$$\gamma_{12} < 0$$

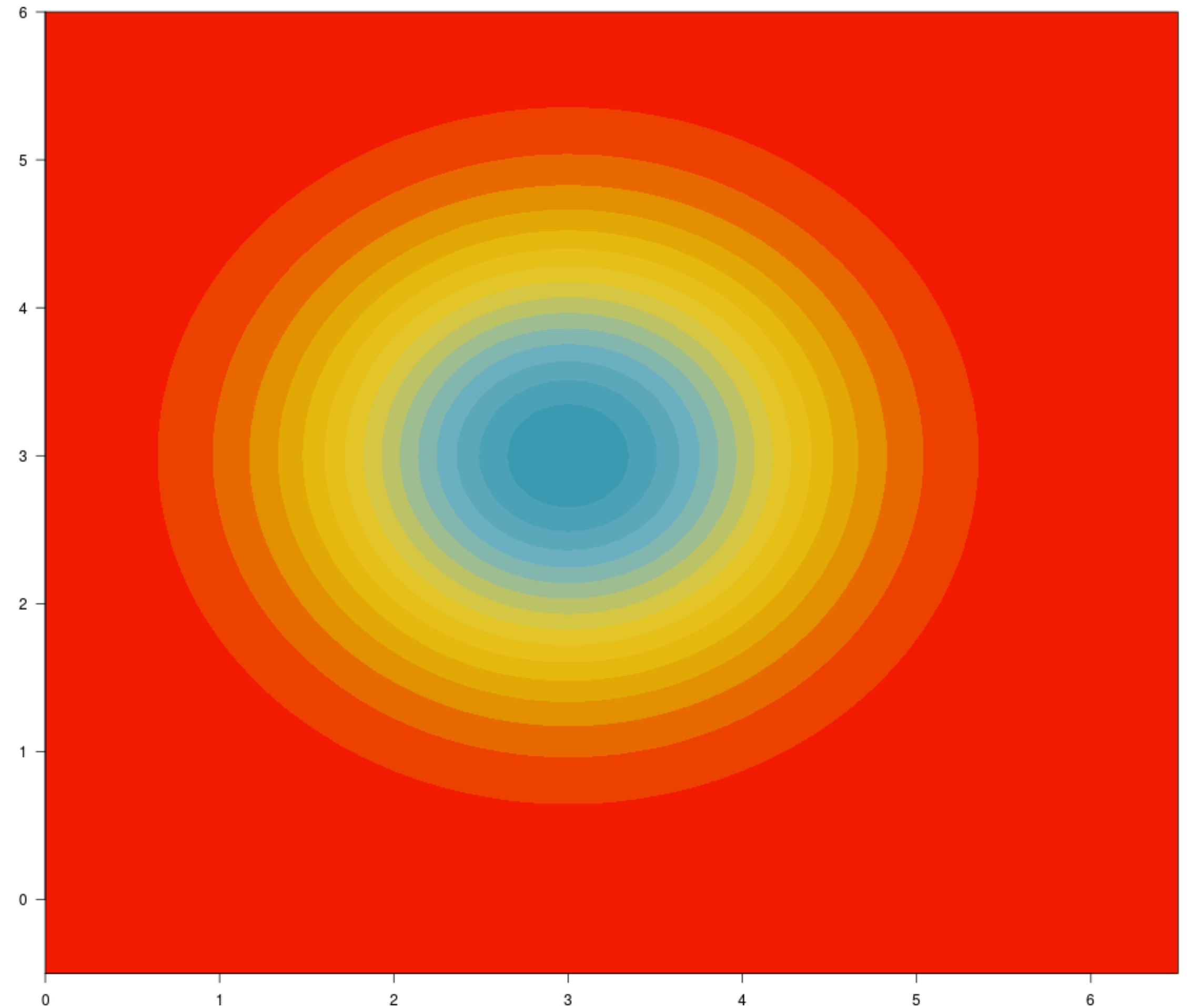


Disruptiva e disruptiva

$$\gamma_{11} > 0$$

$$\gamma_{22} > 0$$

$$\gamma_{12} = 0$$

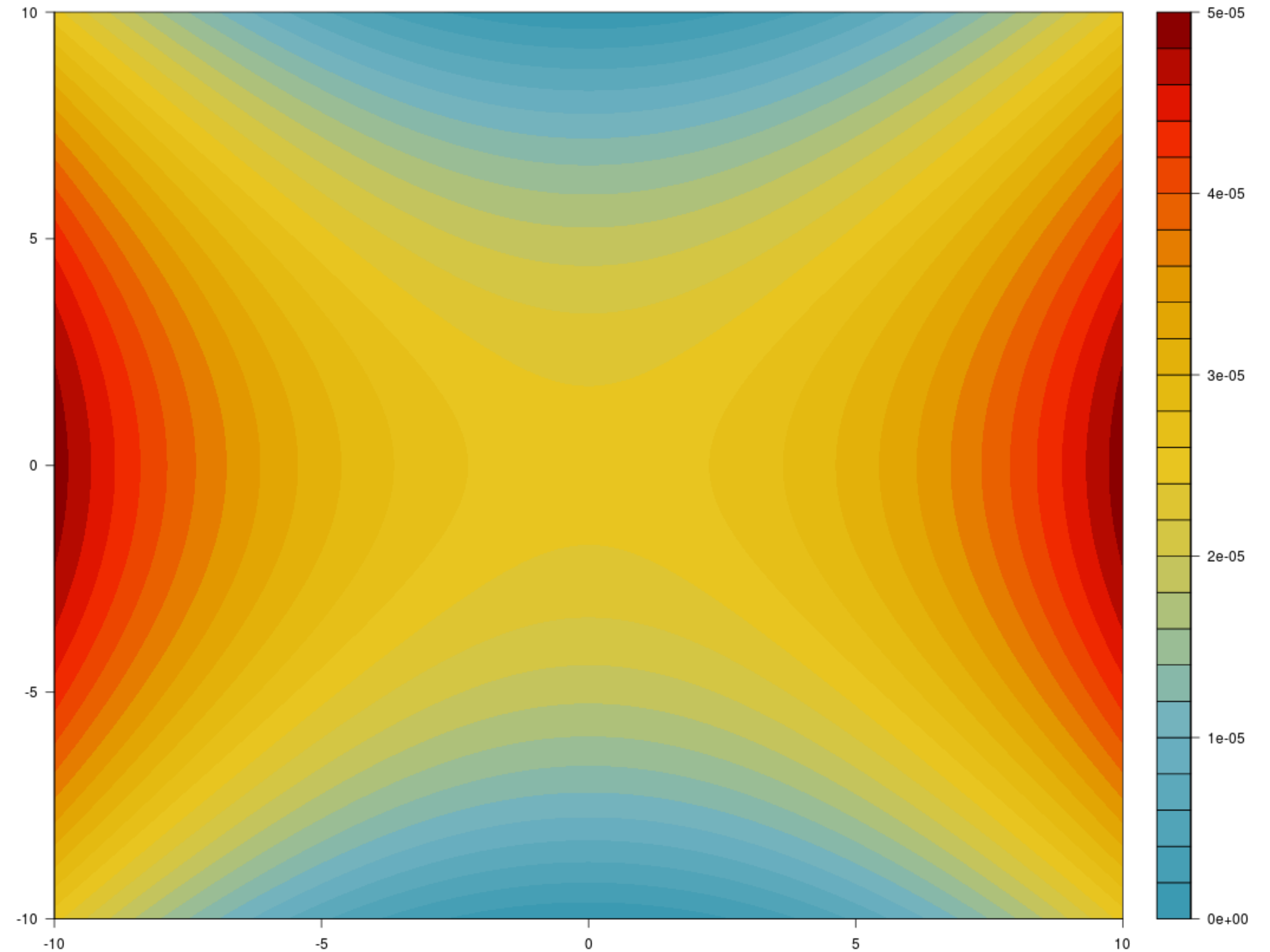


Estabilizadora e disruptiva

$$\gamma_{11} > 0$$

$$\gamma_{22} < 0$$

$$\gamma_{12} = 0$$

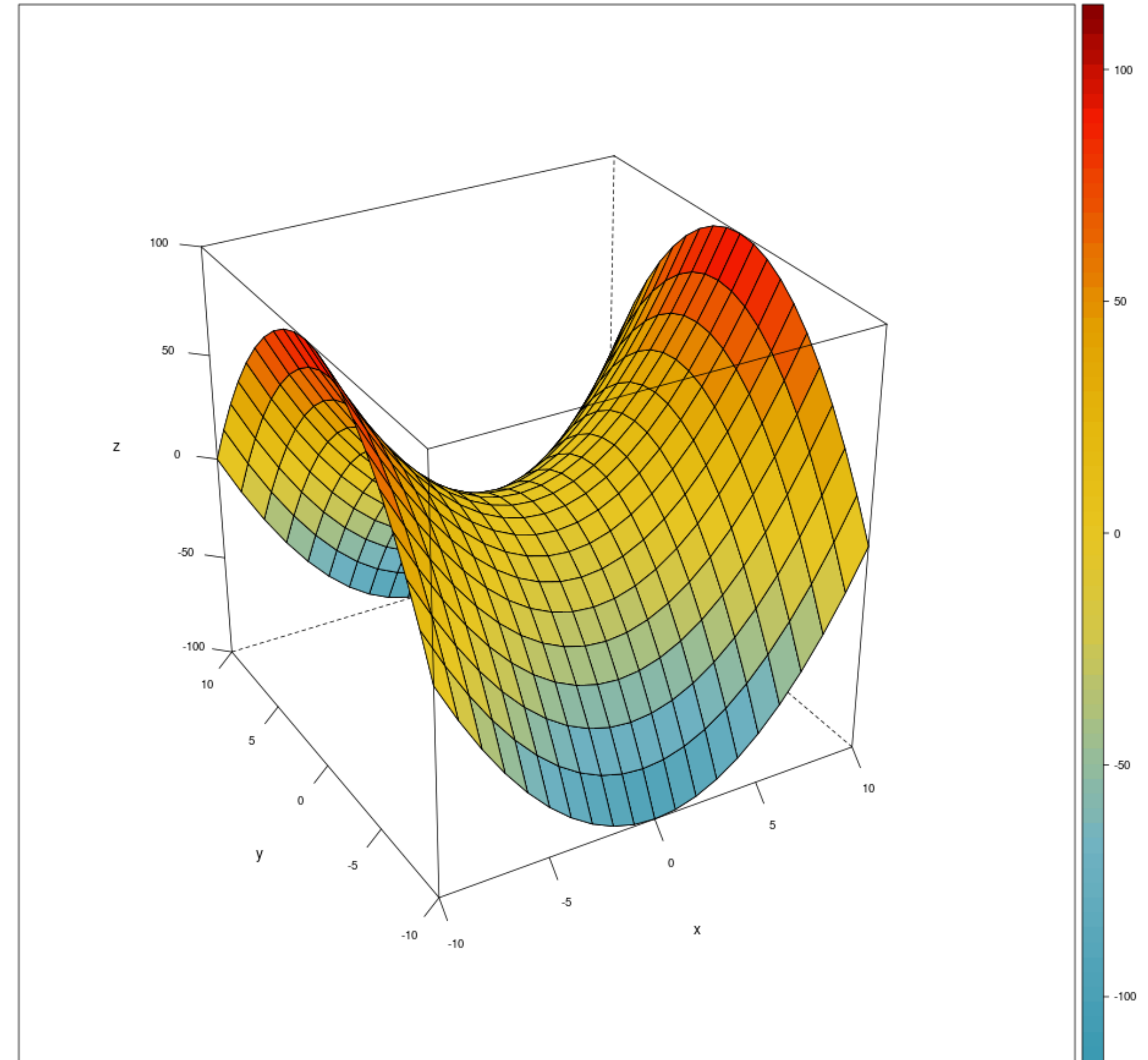


Estabilizadora e disruptiva

$$\gamma_{11} > 0$$

$$\gamma_{22} < 0$$

$$\gamma_{12} = 0$$



Estabilizadora e disruptiva

