

492 lines (340 loc) · 16 KB

Artsdannelse

Hans R. Siegismund

Baggrund

Arter er – ligesom genomer, celler og organismer – en fundamental enhed i biologien. Inden for eksperimentel biologi arbejdes der ofte med specifikke arter som for eksempel bakterien Escherichia coli, bananfluen Drosphila melanogaster eller musen Mus musculus. Når disse arter nævnes, er man sjældent i tvivl om hvilke arter, det drejer sig om. Der er meget ofte klart, hvilke organismer, der kan henføres til samme art. Nogle gange vil det være vanskeligt at afgrænse, hvordan man opdeler organismer i arter. Dette er ikke overraskende, da der til stadighed forgår evolution, og der derfor i nogle tilfælde vil være populationer, der er i færd med at differentieres fra hinanden til artsniveau.

Der findes mange forskellige definitioner af arter, der hver især har fokus på specifikke egenskaber eller processer. Et vidt accepteret er det biologiske artsbegreb, som blev introduceret af Ernst Mayr i 1942. Ifølge det biologiske artsbegreb er en art en gruppe af populationer, der er reproduktivt adskilt fra andre grupper af populationer. Her fokuseres på reproduktiv isolation, der dog ikke behøver at være 100%. Mange arter hybridiserer i en vis grad, uden at de derved mister deres genetiske integritet. For eksempel, mange andefugle hybridiserer lejlighedsvis. Det kan dog nogle gange være svært at afgøre, hvilke to arter, der indgår som forældre til en hybrid. Hvem mon det kan have været i fuglen, som er afbildet?



Formål

I øvelsen vil vi fokusere på

- Artsbegreber
- Barrierer til genspredning/reproduktiv isolation

Artsdannelse

Opgave 1

Som nævnt ovenfor, så findes der mange artsbegreber. Her starter vi med at tage udgangspunkt i tre forskellige:

- Dansk Flora, Gyldendal, 2006, indledes med "Der er gennem årene gjort talrige forsøg på at definere arten, der er den grundlæggende systematiske enhed. Imidlertid kendes langt størstedelen af alle Jordens arter alene på variationen i ydre, observerbare karaktertræk, dvs. på deres morfologi. Arten defineres derfor som en samling individer, der ligner hinanden i væsentlige træk."
- I Lars Jonsson, 1994. *Fugle i Europa*. Gyldendal, defineres arten således: "Definitionen på en selvstændig art er traditionelt, at den er så genetisk anderledes, at den ikke kan avle reproduktionsdygtigt afkom med en anden art. ... I sjældne tilfælde kan hybrider mellem to 'arter' avle fertilt afkom inden for et begrænset geografisk område, fx Gråmåge × Sølvmåge på Island og Broget Fluesnapper × Hvidhalset Fluesnapper på Gotland (Sverige). Forskelle i stemme og opførsel betyder dog, at de alligevel betragtes som adskilte arter."
- Groves, C., Grubb, P. *Ungulate Taxonomy*. Baltimore: John Hopkins University Press; 2011, definerer arten som"A species is the smallest population or aggregation of populations which has fixed heritable differences from other such populations or aggregations"
- 1. Hvilke artsbegreber er der her tale om?
- ▼ Klik for at se svaret.
 - 1. Morfologisk/ fænetisk
 - 2. Biologisk
 - 3. Fylogenetisk
 - 1. Hvilke egenskaber eller processer fokuserer de tre artsbegreber på?
- ▼ Klik for at se svaret.
 - 1. Morfologi
 - 2. Reproduktiv isolation
 - 3. Diagnosticerbare forskelle
 - 2. Hvilket af disse tre artsbegreber vil splitte flest og hvilket vil samle flest arter?
- ▼ Klik for at se svaret.

Det fylogenetiske artsbegreb vil splitte flest arter. Det morfologiske/fænetiske artsbegreb vil samle flest arter.

- 3. Hvilke data ville være ideelle, hvis man skal afgøre om en samling organismer tilhører én eller flere arter.
- ▼ Klik for at se svaret.

Morfologi, økologi, udbredelse, molekylære data samt kendskab til reproduktiv isolation.

Opgave 2

Lake Bermin i Cameroun er en lille kratersø, mindre end en halv kvadratkilometer stor. Søen er forholdsvis lav, det dybeste sted er 16 meter dyb. Den huser ni arter af *Tilapia*-cichlider, der har specialiseret sig på forskellig vis. Nogle lever af plankton, andre af detritus og andre igen af ferskvandssvampe. Undersøgelser af DNA-sekvenser viste, at de alle ni var mere beslægtede med hinanden end med cichlider fra andre søer i Cameroon (og andre lande).



- 1. Hvilken artsdannelse må der være tale om, når man fokuserer på den geografiske komponent?
- ▼ Klik for at se svaret.

Sympatrisk

- 2. Er dette den form for artsdannelse, der accepteres som den mest almindeligt forekommende hos dyr? Begrund.
- ▼ Klik for at se svaret.

Allopatrisk artsdannelse anses som den mest udbredte hos dyr.

- 3. Hvilken isolationsmekanisme forventes at være mest vigtig til at opretholde arterne, præzygotisk eller postzygotisk? Begrund svaret.
- ▼ Klik for at se svaret.

Præzygotiske

Opgave 3

I England har man undersøgt tre plantearter, I, II, og III i to lokaliteter, A og B. Man har dels analyseret variationen i et nukleart nedarvet gen og dels i et gen, placeret i kloroplasten, der nedarves maternelt hos disse arter.

Hos det nukleare gen observeredes i alt 3 alleler, a, b og c.

I lokalitet A fandtes den følgende variation hos de tre arter:

Art			
Art I	aa: 75	ab: 22	<i>bb</i> : 3
Art II		ab: 100	
Art III			<i>bb</i> : 100

I lokalitet B fandtes den følgende variation hos de tre arter:

Art						
Art I	aa: 4	ab: 33		<i>bb</i> : 63		
Art II			<i>ac</i> : 100			
Art III				bb: 4	<i>bc</i> :33	<i>cc</i> : 63

- 1. Er der Hardy-Weinberg proportioner i i de tre arter? (Se på hver art fra hver lokalitet for sig. En egentlig test er ikke nødvendig.)
- **▼** Klik for at se svaret.

Lokalitet A

Art I

$$p(a) = (2 \times 75 + 22)/(2 \times 100) = 0.86$$

$$p(b) = (2 \times 3 + 22)/(2 \times 100) = 0.14$$

Forventede

aa	ab	bb
73,96	24,08	1,96

 χ^2 = 0.75. Stemmer fint overens med HW.

Art II

$$p(a) = 100 / (2 \times 100) = 0.5$$

$$p(b) = 100 / (2 \times 100) = 0.5$$

Lutter heterozygoter.

Forventede:

aa	ab	bb
25	50	25

 χ^2 = 100.00 Stor afvigelse. (Udregnet, som om det er en diploid. Man kan ikke vide bedre.)

Art III

$$p(b) = 1$$

Lokalitet B

Art I

$$p(a) = (2 \times 4 + 33)/(2 \times 100) = 0.205$$

$$p(b) = (2 \times 63 + 33)/(2 \times 100) = 0.795$$

Forventede

aa	ab	bb
4.20	32.59	63.20

 χ^2 = 0.02, Hardy-Weinberg proportioner

Art II

$$p(a) = 100 / (2 \times 100) = 0.5$$

$$p(c) = 100 / (2 \times 100) = 0.5$$

Lutter heterozygoter,

Forventede:

aa	ас	bc
25	50	25

 χ^2 = 100.00 Stor afvigelse. (Udregnet, som om det er en diploid. Man kan ikke vide bedre.)

Art III

$$p(b) = 0.205$$

$$b(c) = 0.795$$

Se under art I

Art I og III ser ud til at være udkrydsende. Afvigelserne hos art II kan ikke forklares med, hvad vi ved fra almindelige udkrydsende arter. At antage selektion er nok lidt langt ude

- 2. Hvordan kan arterne være beslægtet med hinanden? (Set i lyset af en artsdannelse, som er almindelig hos planter.)
- ▼ Klik for at se svaret.

II er en allopolyploid art opstået ud fra I og III. Den er en fikseret heterozygot for alleler, som den har fået fra art I og III. Denne art må være opstået uafhængigt af hinanden i de to områder. I lokalitet A har II fået allel a fra art I og allel b fra art III og i lokalitet B har den fået allel a fra art I og allel c fra art III.

- 3. Tyder slægtskabet på, at en given planteart kun kan opstå en enkelt gang?
- ▼ Klik for at se svaret.

Art II må være opstået 2 gange.

I kloroplastgenet fandt man, at alle tre arter var fikseret. I lokalitet A fandt man det følgende billede

• Art I: Fikseret for allel G

• Art II: Fikseret for allel *H*

Art III: Fikseret for allel H

I lokalitet B fandt man det følgende billede:

• Art I: Fikseret for allel G

• Art II: Fikseret for allel G

• Art III: Fikseret for allel H

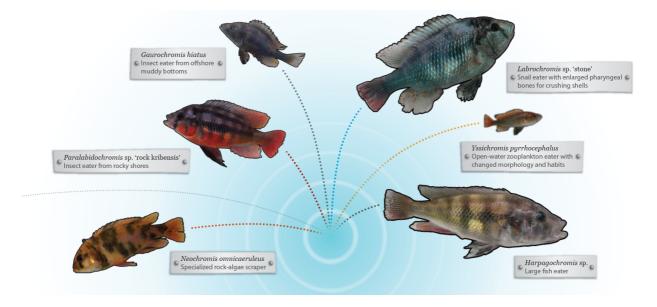
4. Uddyb spørgsmål b) ved hjælp af disse oplysninger.

▼ Klik for at se svaret.

I lokalitet A var art III moderplante og art I faderplante, medens det var omvendt i lokalitet B.

Opgave 4

Søerne i Østafrika udgør et hotspot for diversiteten af cichlider. I Victoriasøen, som er en af verdens største ferskvandssøer, findes der alene 500 endemiske arter af cichlider. Søens alder er ca. 400.000 år, men den har været næsten tørret ud for 15.000 år siden, hvor man antager, at cichlidernes forfader immigrerede til søen. Herefter er der sket en næsten eksplosiv adaptiv radiation, hvor cihliderne nu udfylder en lang række nicher.



Mange arter er uddøde eller er stærkt truede på grund af øget eutrofiering. Det grumsede vand gør det vanskeligt for fiskene i deres parringsspil at skelne om et individ tilhører den ene eller den anden art. Mange arter hybridiserer derfor med hinanden i stort omfang. Afkommet af interspecifikke krydsninger er lige så levedygtigt som afkom af krydsninger inden for arter og er ikke sterilt.

- 1. Hvad forventes der at ske med de arter, der i høj grad deltager i hybridiseringer?
- ▼ Klik for at se svaret.

De arter, der i høj grad deltager i hybridiseringer, vil efterhånden smelte sammen til en ny art, der i varierende grad indeholder den genetiske variation fra de arter, der har deltaget i hybridiseringen.

- 2. Hos planter kan hybridisering være med til dannelsen af ny arter. Giv en **kort** beskrivelse af de processer der foregår i disse artsdannelser.
- ▼ Klik for at se svaret.

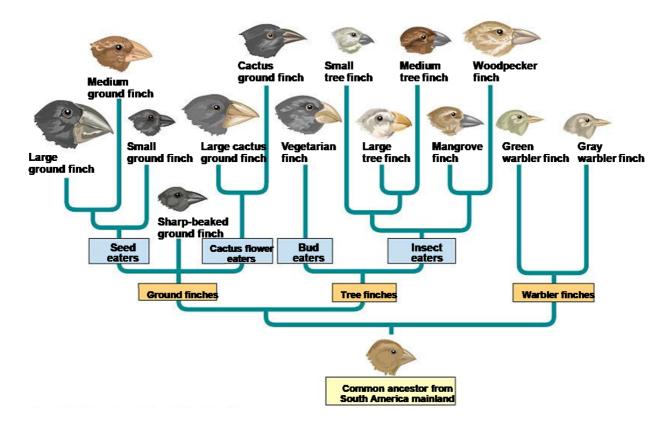
Polyploidisering. Efter hybridiseringen sker der en kromosomfordobling, hvor den nydannede art er reproduktivt adskilt fra forældrearterne.

- 3. Hvilke problemer afføder denne artsdannelse ved fylogenetiske analyser af slægtskabet mellem sådanne arter?
- ▼ Klik for at se svaret.

Fylogenetiske analyser er i princippet baseret på bifurkationer. De tager ikke højde for sammensmeltninger.

Opgave 5

På nedenstående kort er angiver antallet af arter af Geospizinae på hver af øerne I Galapagos øgruppen. Geospizinae—populært kaldet "Darwins finker"—antages at nedstamme fra en enkelt art, som er indvandret fra Sydamerika.



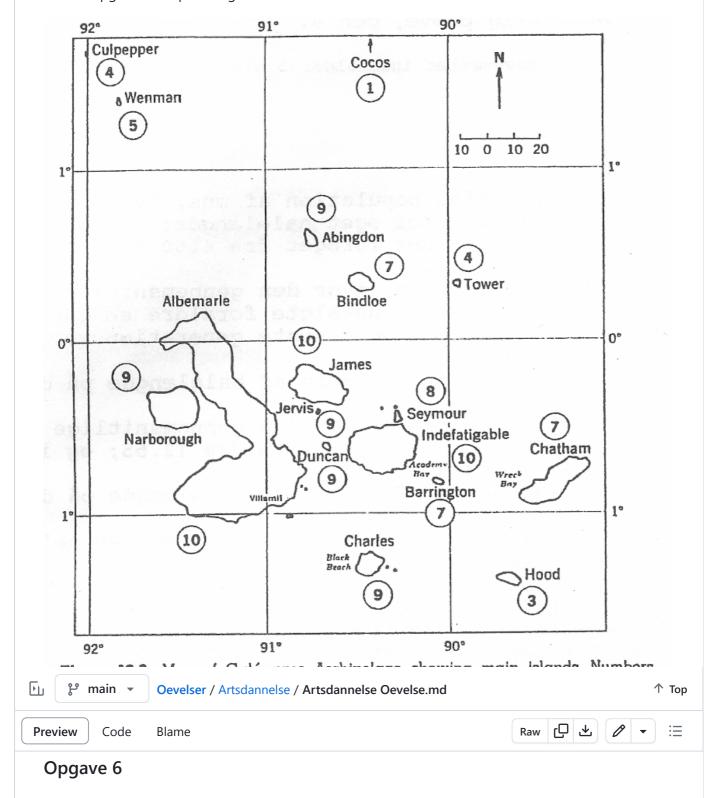
- 1. Gør rede for de processer, der kan have ført til opsplitningen af den oprindelige art.
- ▼ Klik for at se svaret.

Stikord: Én enkel immigration. Derefter migration mellem øer. Genetisk differentiering med medfølgende reproduktiv isolation som biprodukt. Tilbagemigration til øer og her måske selektion for øget præzygosik isolation i tilfælde af hybridisering mellem de nye arter.

2. Fremsæt mulige forklaringer på, at der på Kokosøen (en ret stor, men ensomt beliggende ø ca. 800 km fra Galapagosøerne) kun findes en enkelt art af disse finker.

▼ Klik for at se svaret.

En enkel immigration til Kokosøen. Ingen mulighed for differentiering i adskilte populationer på denne ø pga af stor spredningsevne.



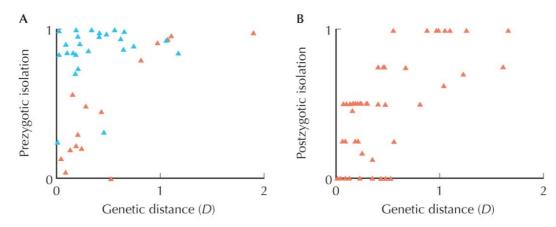


FIGURE 22.11. (*A*) Strength of prezygotic isolation plotted against genetic distance D for pairs of Drosophila species. Prezygotic isolation was measured by laboratory mate choice experiments. Blue triangles, sympatric pairs; red triangles, allopatric pairs. (*B*) Postzygotic isolation against Nei's D. There is no significant difference between sympatric and allopatric pairs, and so these are not distinguished. Crude measures of postzygotic isolation were given by the fraction of the four kinds of F_1 hybrids that survive or are fertile (male or female, from each of the two possible **reciprocal crosses**).

22.11, modified from Coyne J.A. et al., Evolution 51: 295-303, © 1997 Society for the Study of Evolution

Evolution © 2007 Cold Spring Harbor Laboratory Press

Hos arter af *Drosophila* har man observeret, at både den præzygotiske og postzygotiske isolation tiltager jævnt med den genetiske afstand mellem artspar, der forekommer allopatrisk.

- 1. Forklar præzygotisk og postzygotiske isolation og giv to eksempler for hver af dem.
- ▼ Klik for at se svaret.

Se http://en.wikipedia.org/wiki/Reproductive_isolation

- 2. Hvad skyldes sammenhængen mellem genetisk afstand og præzygotisk og postzygotiske isolation?
- ▼ Klik for at se svaret.

Sammenhængen mellem genetisk afstand og præzygotisk og postzygotiske isolation kan opfattes som et biprodukt af den genetiske differentiering, der er opstået pga genetisk drift og naturlig selektion.

Hos sympatriske artspar af *Drosophila* observeres en høj præzygotisk isolation allerede ved relativ små genetiske afstande, medens postzygostisk isolation tiltager jævnt lige som hos allopatriske artspar.

- 3. Hvad skyldes den øgede præzygotiske isolation for sympatriske artspar med små genetiske afstande?
- ▼ Klik for at se svaret.

Hvis hybrider mellem sympatriske arter har nedsat fitness vil der observeres reinforcement (character displacement): nemlig selektion for øget reproduktiv præzygotisk isolation.

- 4. Hvorfor observeres der ikke en tilsvarende øgning for den postzygostiske isolation?
- ▼ Klik for at se svaret.

Det ville jo være at selektere for nedsat fitness hos afkommet. En ting som strider mod almindelig opfattelse af, hvorledes naturlig selektion virker.

Opgave 7

Betragt de følgende arter indenfor korsblomstfamilien (*Brassicaceae*). De tilhører alle slægten *Brassica*. Tre af arterne er diploide (deres kromosomtal er nævnt i parentes efter deres navn)

- Brassica nigra (sort sennep) (2n = 16)
- Brassica oleracea (havekål) (2n = 18)
- Brassica rapa (agerkål) (2n = 20)



Slægten indeholder desuden (ud over en del andre arter) de følgende arter (deres kromosomtal er nævnt i parentes efter deres navn)

- Brassica carinata (2n = 34)
- Brassica juncea (sareptasennep) (2n = 36)
- Brassica napus (raps) (2n = 38)
- 1. Hvilken form for artsdannelse er involveret i dannelsen af de sidstnævnte tre arter?
- ▼ Klik for at se svaret.

Allopolyploid artsdannelse.

- 2. Hvilken form for artsdannelse er der tale om i de sidste tre arter, når man ser på det i et geografisk perspektiv?
- ▼ Klik for at se svaret.

Sympatisk artsdannelse

- 3. Hvad anser man for at være den mest almindelige artsdannelse hos dyr, når man ser på det i et geografisk perspektiv?
- ▼ Klik for at se svaret.

Allopatrisk artsdannelse

- 4. Hvordan er de tre sidstnævnte Brassica arter relateret til de tre førstnævnte i slægten?
- ▼ Klik for at se svaret.

Brassica carinata er opstået som en allopolyploid mellem B. nigra og B. oleracea.

Brassica juncea er opstået som en allopolyploid mellem B. nigra og B. rapa.

Brassica napus er opstået som en allopolyploid mellem B. rapa og B. oleracea.

