

# Especiação

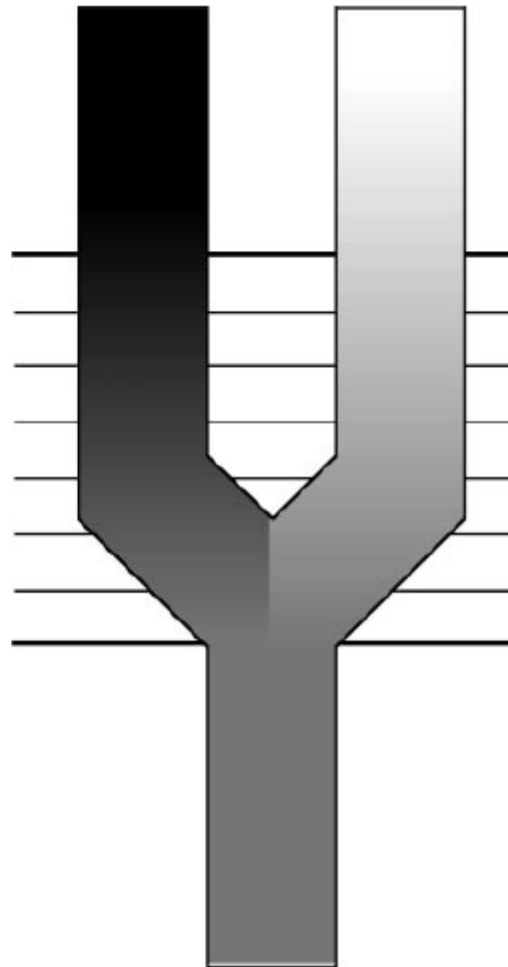
Diogo Meyer

BIO-0208

2014

Ridley, capítulo 14

# Especiação



**Vários critérios** para definir espécie

Um deles: **isolamento reprodutivo**

**Especiação pode ser vista como a evolução dos mecanismos de isolamento reprodutivo (IR)**

# Especiação: dois tipos de pergunta

**Qual a base genética do isolamento reprodutivo?**

Quantos genes?

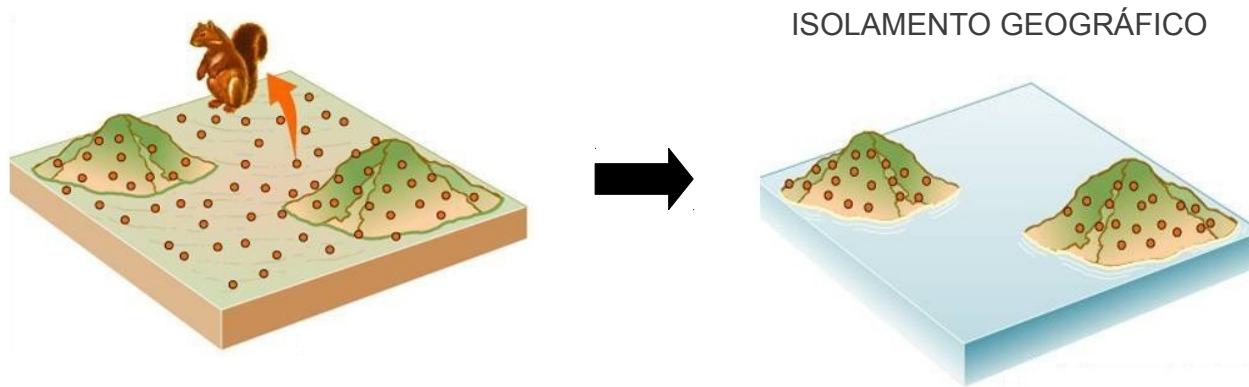
Quais genes?

Como isolam?

Deriva ou seleção?

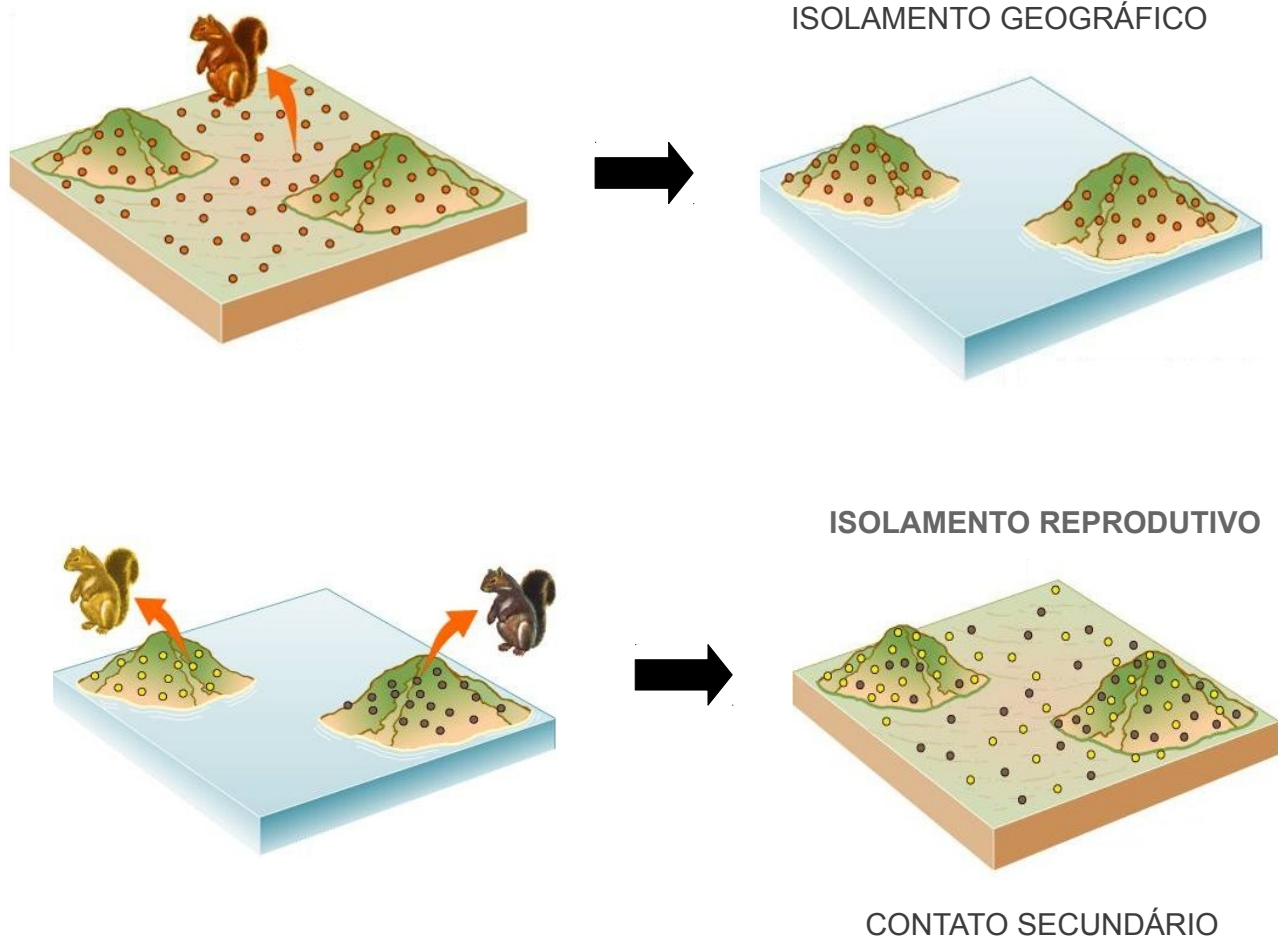
# Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



# Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



# Especiação: um modelo simples

O que é isolamento reprodutivo?

## ISOLAMENTO REPRODUTIVO

ISOLAMENTO SEXUAL

HÍBRIDOS INVIÁVEIS

ISOLAMENTO DE HABITAT

ISOLAMENTO TEMPORAL

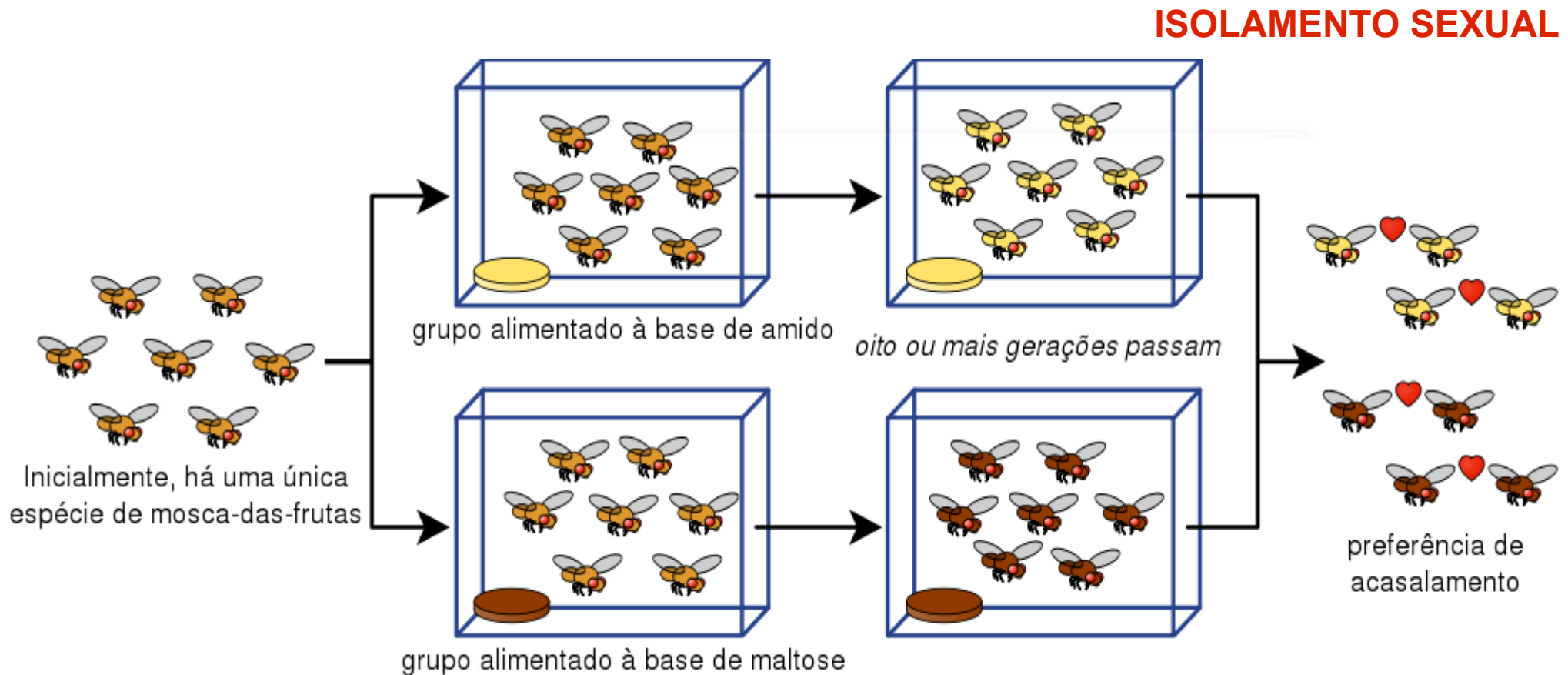
ISOLAMENTO GAMÉTICO



Existem diferentes barreiras reprodutivas e mais de um tipo pode surgir entre um mesmo par de espécies

BARREIRAS AO  
FLUXO GÊNICO

# Especiação no laboratório



# Quantificando isolamento pré-zigótico no laboratório

$$I = \frac{\#homoespecífico - \#heteroespecífico}{\#total}$$

Exemplo da figura 14.2; isolamento entre linhagens criadas em “maltose” vs “amido”

$$I = \frac{42 - 17}{59} = 0,42$$

Exemplo da figura 14.2; isolamento entre linhagens criados num mesmo meio

$$I = \frac{33 - 27}{60} = 0,10$$



# O que esses experimentos permitem responder

*Evolution*, 47(6), 1993, pp. 1637–1653

## LABORATORY EXPERIMENTS ON SPECIATION: WHAT HAVE WE LEARNED IN 40 YEARS?

WILLIAM R. RICE AND ELLEN E. HOSTERT

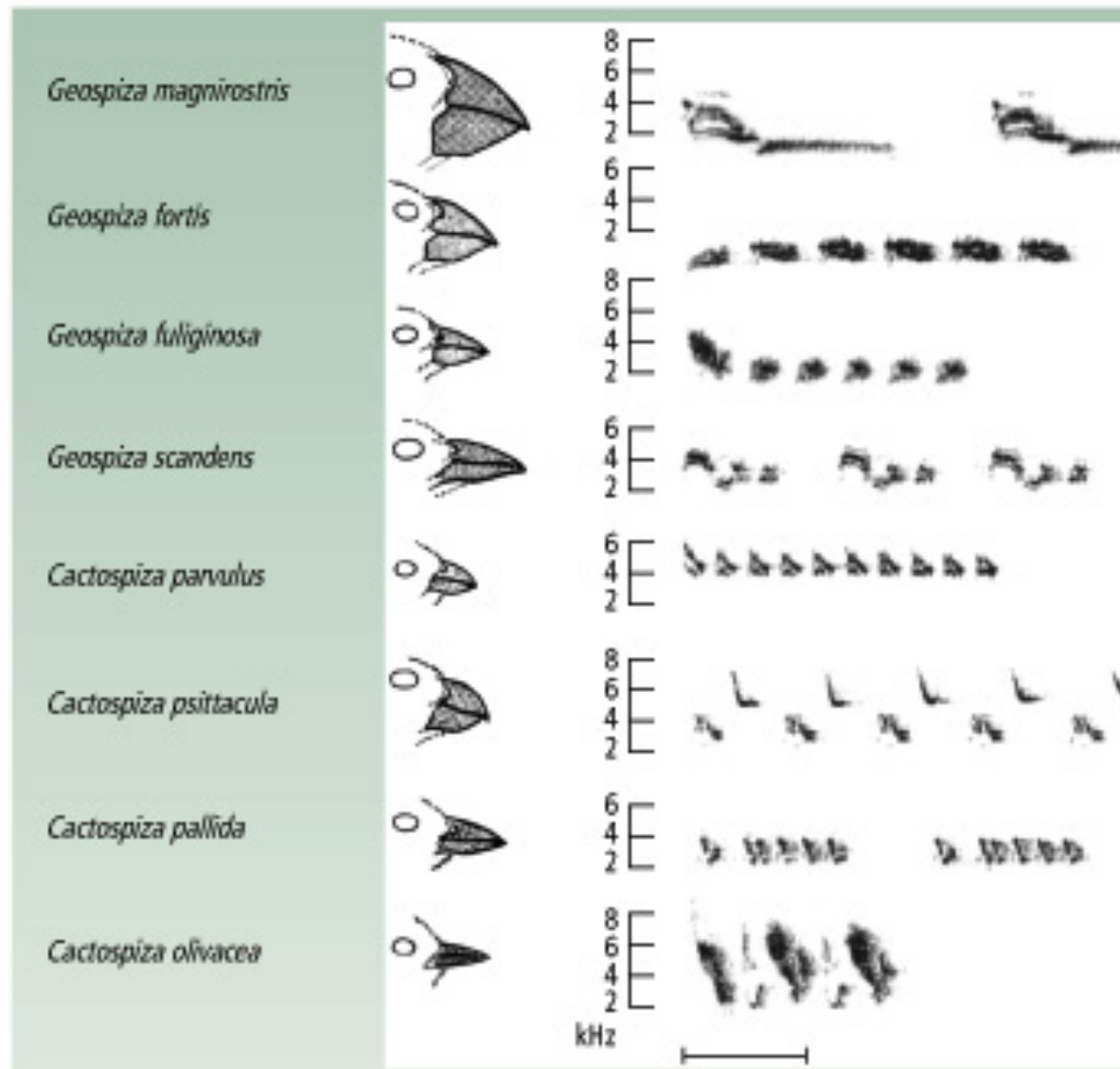
*Biology Board of Studies, University of California, Santa Cruz, California 95064*

- Seleção divergente e alopatria: 11/14 estudos
- Só alopatria:(sem seleção): nunca gerou isolamento!

# Qual é a base genética do isolamento?

- Nos experimentos, não houve seleção para o isolamento
- O isolamento reprodutivo é um subproduto da seleção divergente
- Seleção divergente facilita o surgimento de isolamento, porém atuando indiretamente

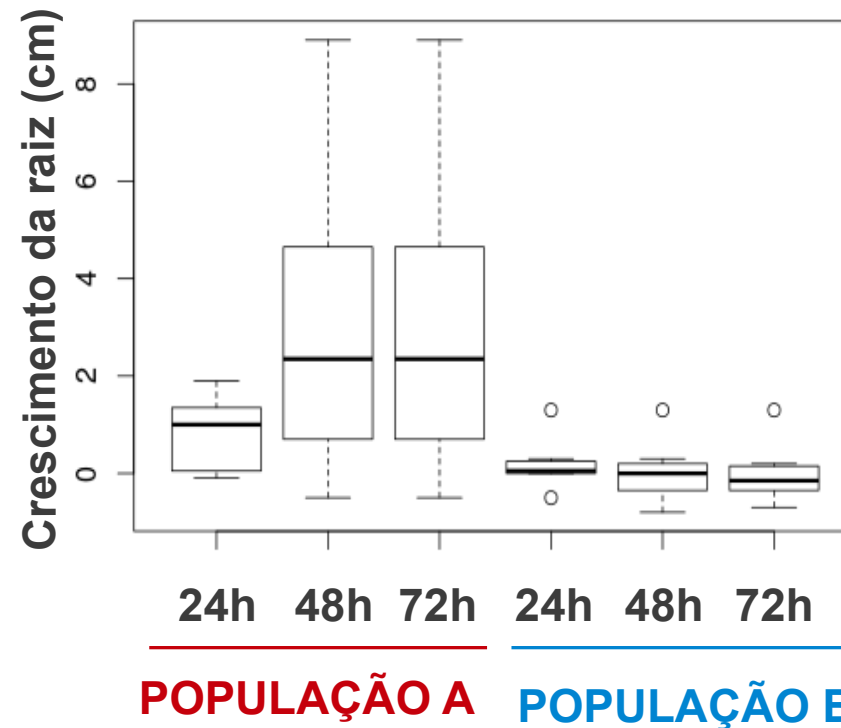
# Isolamento via seleção e pleiotropia



# Isolamento via seleção e carona

Como surge o isolamento reprodutivo?

## SELEÇÃO DIVERGENTE



Allen e Sheppard, 1971; Nosil, 2012

# Como surge o isolamento reprodutivo (IR) pós-zigótico?

Incompatibilidades genéticas intrínsecas no híbrido

Espécie 1	AA	aptidão alta
-----------	----	--------------

Espécie 2	aa	aptidão alta
-----------	----	--------------

<u>Híbrido</u>	<u>Aa</u>	<u>aptidão reduzida (IR)</u>
----------------	-----------	------------------------------

# Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

Incompatibilidades genéticas intrínsecas no híbrido

- O problema:

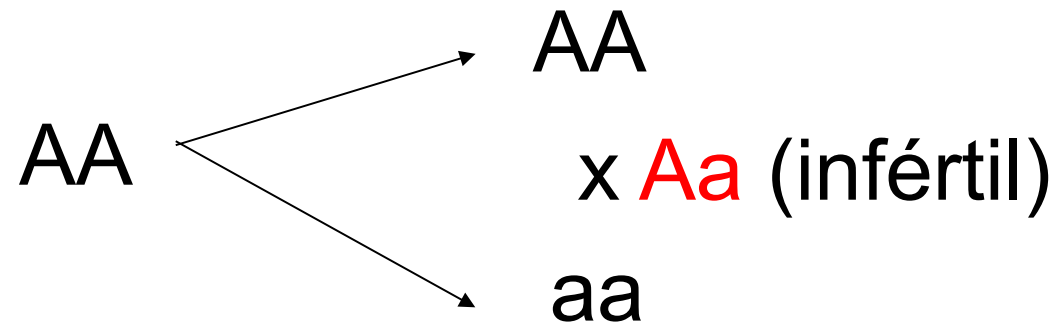
AA

x **Aa** (infértil)

aa

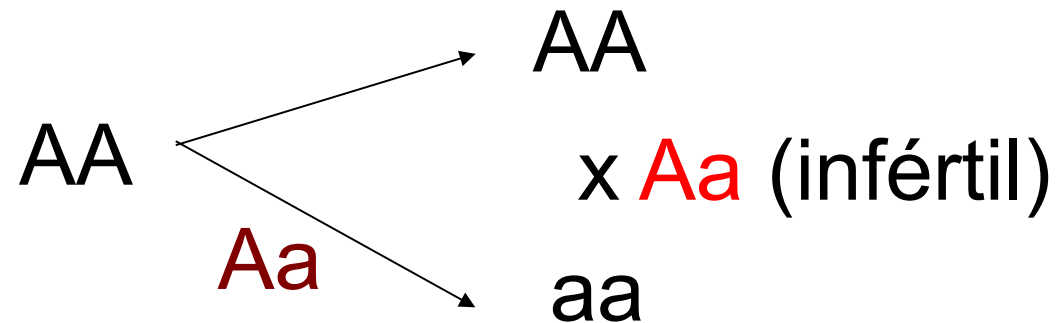
# Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



# Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:





# O desafio genético

A seleção natural, atuando numa espécie, não deve favorecer alelos que **pioram** a aptidão dos seus portadores.

T. Dobzhansky (1936)

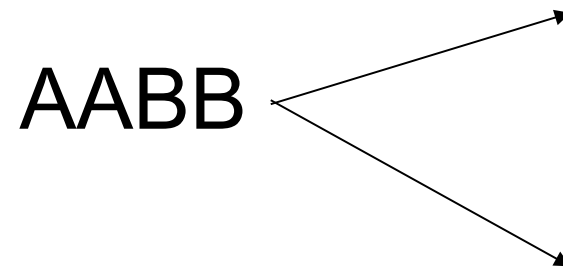


H. Muller (1940)



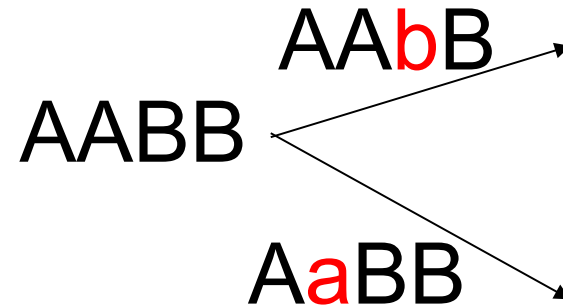
# A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



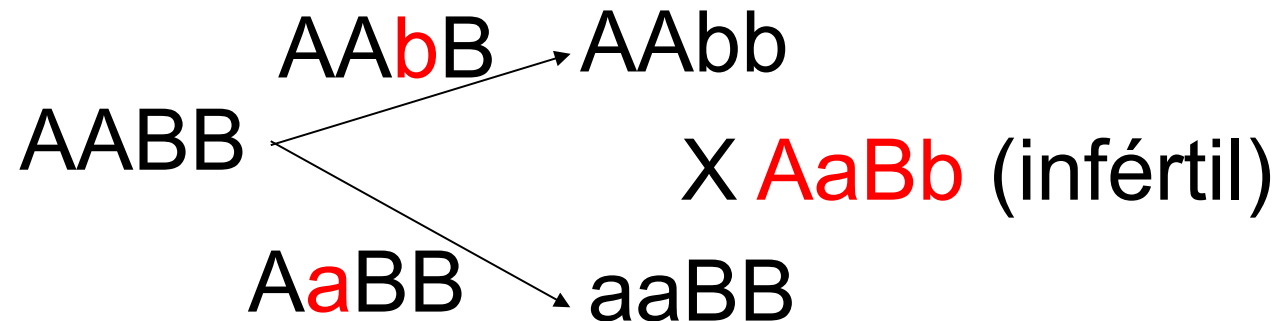
# A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



# A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



- Interações epistáticas entre  $a$  e  $b$  geram *isolamento reprodutivo*

# Idéia central do modelo D-M

- Alelos que funcionam bem no seu contexto intra-específico habitual, deixam de funcionar bem num híbrido.
- Isso decorre de *interação epistáticas* entre genes
- Lembrete. Epistasia: “efeito da interação entre dois ou mais genes sobre o fenótipo de modo tal que seu efeito conjunto difere da soma dos dois genes separados”

# Apoio para o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

Coyne e Orr (1998) resumem décadas de estudos:

2/26 estudos: loco único explica viabilidade reduzida

24/26 estudos: problemas no híbrido devido a mais de um marcador

- Resultados apóiam o modelo D-M

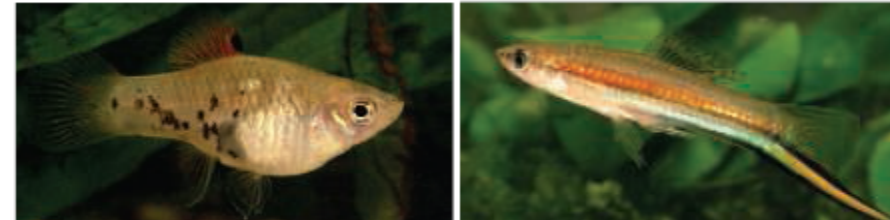
# Bases genéticas para mecanismos de isolamento

- Até agora vimos os mecanismos de isolamento de modo “genérico”, quase abstrato.
- É possível estudar os genes específicos que explicam o isolamento.

# *Xmrk-2* em *Xiphophorus*

- Plati: *tem Xmrk2* (gene novo), e há também o repressor.
- Espada: não possui nenhum dos dois
- Em retrocruzamentos, alguns indivíduos recebem o *Xmrk2* mas não o repressor.

Willis, 2009. Science



**Bad match.** Sister species, the platyfish (*top left*) and the swordtail (*top right*) can interbreed, but hybrids (*bottom*) often develop deadly melanoma tumors.



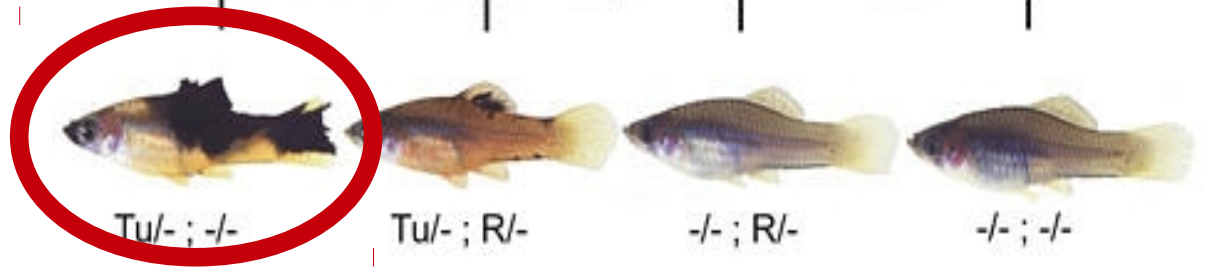
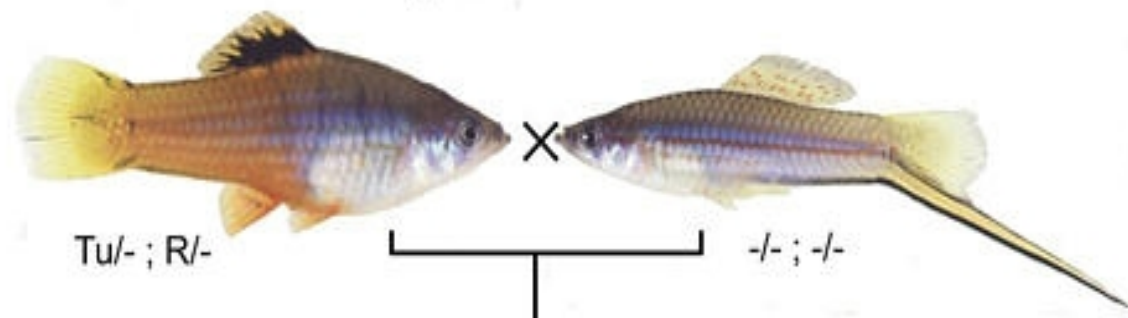
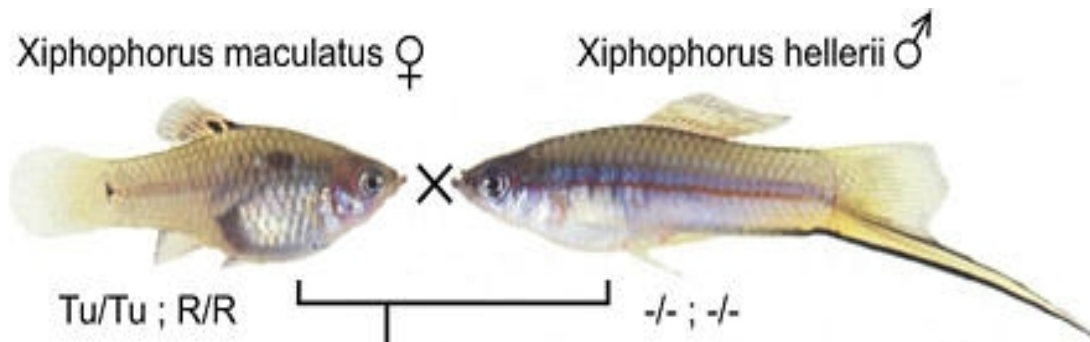
# *Xmrk-2* em *Xiphophorus*

- Plati: *tem Xmrk2* (gene novo), e há também o repressor.
- Espada: não possui nenhum dos dois
- Em retrocruzamentos, alguns indivíduos recebem o *Xmrk2* mas não o repressor.

Willis, 2009. Science



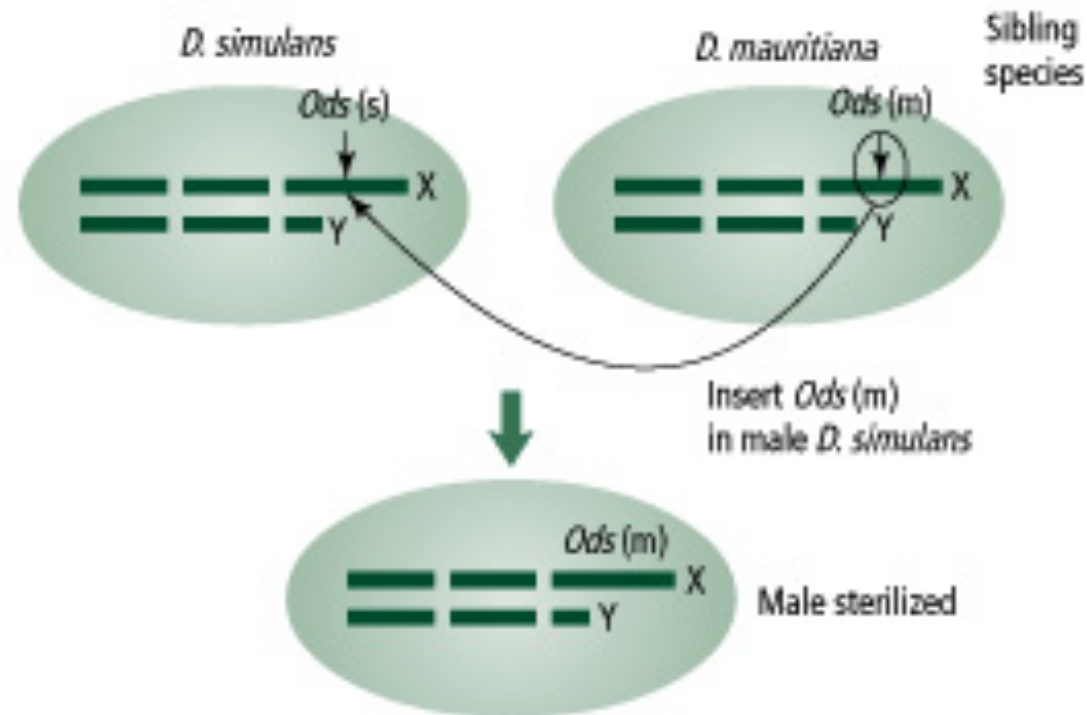
**Bad match.** Sister species, the platyfish (*top left*) and the swordtail (*top right*) can interbreed, but hybrids (*bottom*) often develop deadly melanoma tumors.



# O gene *OdsH* em *Drosophila*

- Isola *D. mauritiana* e *D. simulans*
- Está no cromossomo X, é gene homeobox
- Interage com o Y
- Taxa de dN muito alta

**Mecanismo chave:**  
**seleção positiva**



# Conclusões sobre genes que contribuem para isolamento reprodutivo via D-M

- Podem realizar diversas funções (fatores de transcrição, oncogene)
- Isolamento surge como “subproduto” de sua função habitual
- Diferentes tipos de seleção contribuem: seleção sexual, seleção natural. Isolamento é subproduto da seleção.

# Resumo até aqui

- É comum isolamento reprodutivo ser subproduto de seleção divergente (sem seleção **para** isolamento)
- O alelo sob seleção pode estar correlacionado geneticamente ao isolamento reprodutivo (pleiotropia ou carona)
- Incompatibilidade genética no híbrido é comum. Muitos genes de funções distintas podem participar desse isolamento, que requer epistasia

# Seleção natural e especiação

No modelo D-M:

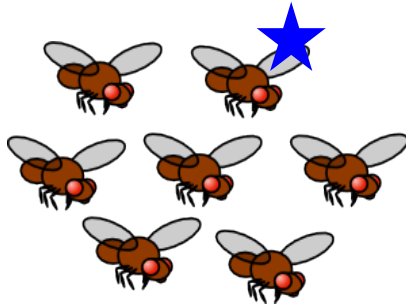
Não há seleção “para” isolamento. Ele aparece como subproduto

**Em que situação a seleção favoreceria o isolamento?**

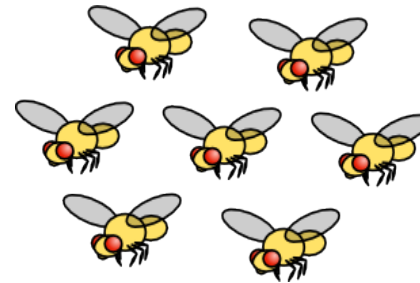
# Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer **diretamente** o isolamento reprodutivo?

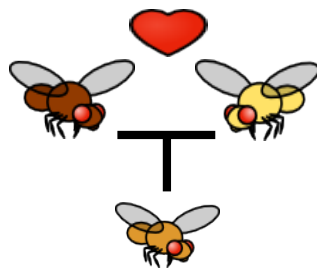
ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

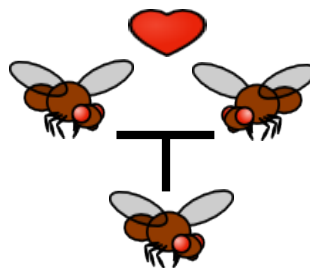


POPULAÇÃO B

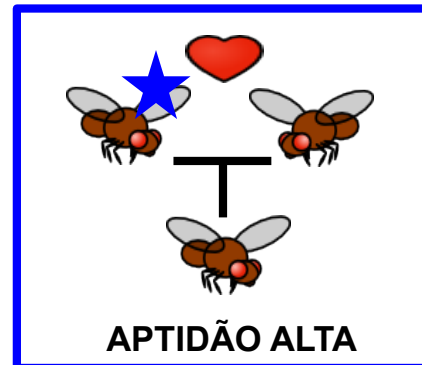


APTIDÃO REDUZIDA

OU



APTIDÃO ALTA

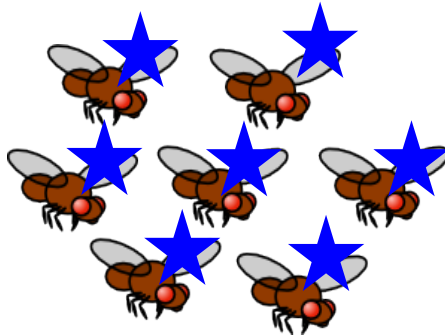


APTIDÃO ALTA

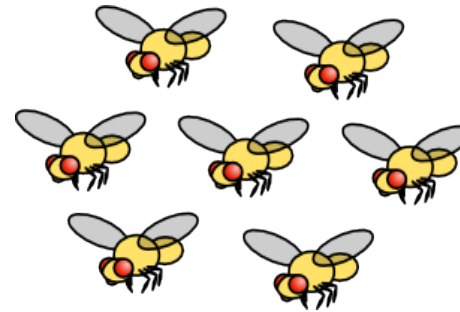
# Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A



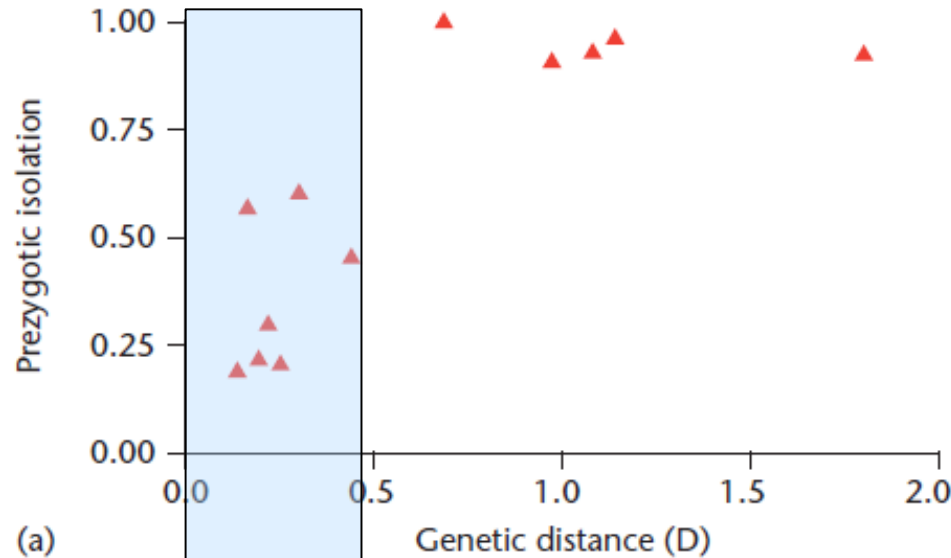
POPULAÇÃO B

**REFORÇO DO ISOLAMENTO REPRODUTIVO:** seleção a favor do isolamento reprodutivo pre-zigótico resultante da aptidão reduzida do híbrido



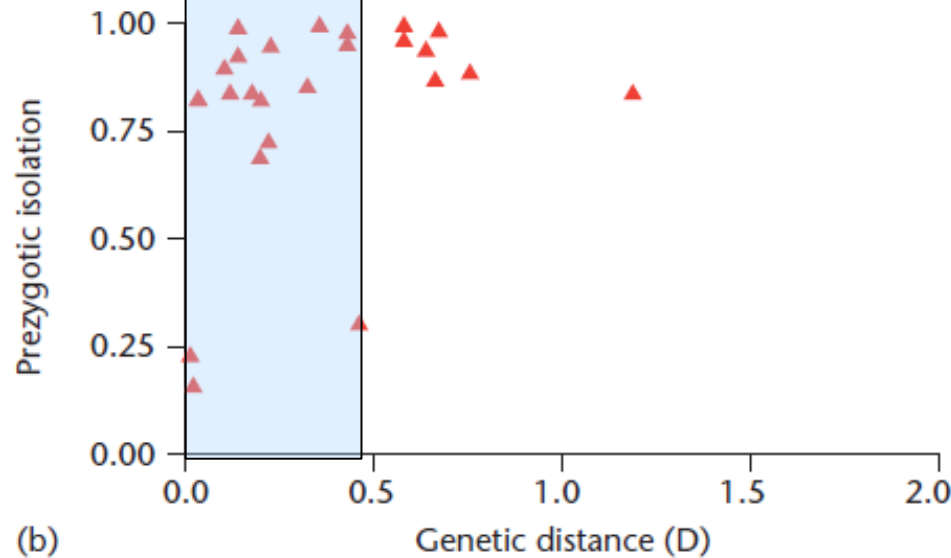
# Reforço na natureza: isolamento entre espécies de *Drosophila*

Alopatria



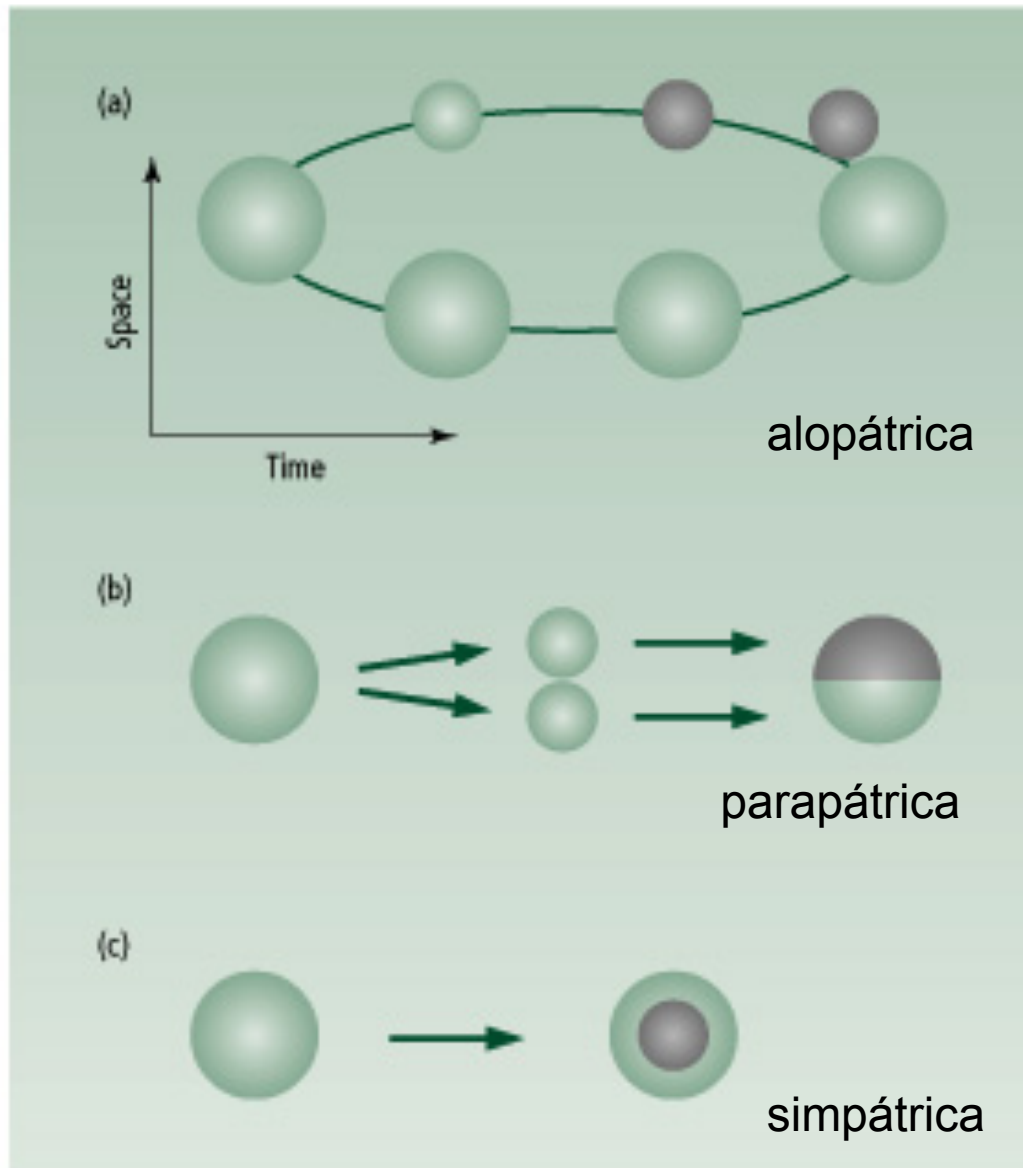
(a)

Simpatria



(b)

# Especiação pode ocorrer sem alopatria?



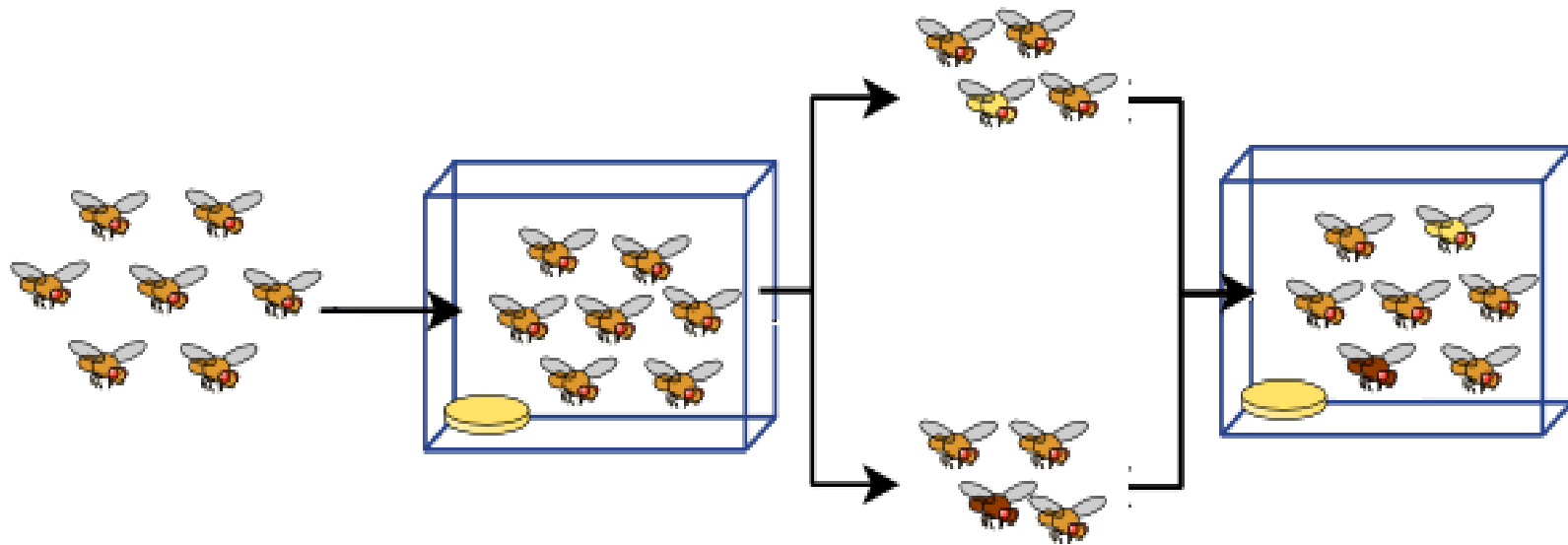
1. **D-M** gera isolamento pós-zigótico
2. **Pleiotropia/carona** gera isolamento pré-zigótico
3. **Reforço** “completa” o isolamento

- Requer condições semelhantes ao do reforço

- Especiação é possível mesmo sem isolamento? Com fluxo gênico?

# Especiação simpátrica no laboratório

**SELEÇÃO DISRUPTIVA**



*Musca domestica*

Hurd e Eisenberg, 1975

# Especiação simpátrica no laboratório

**Resultados de experimentos com *Drosophila*:**

- Seleção divergente e simpatria: **5/5**

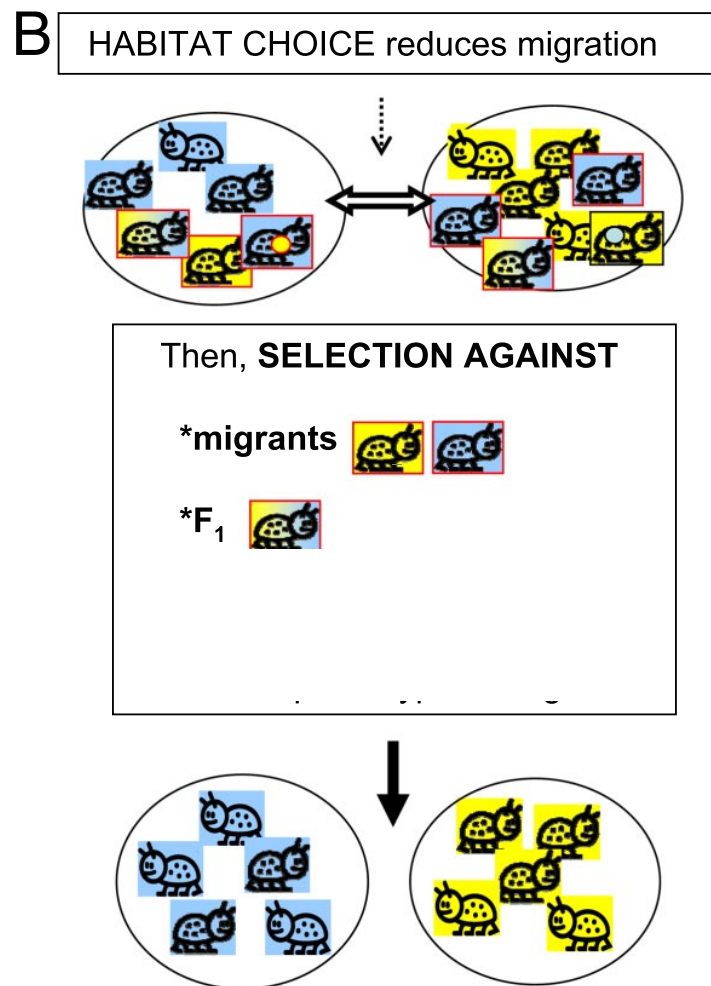
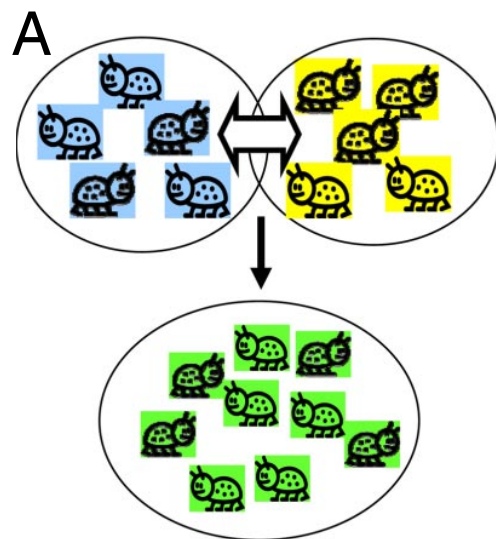
# Teste genético para especiação em simpatria: “pea aphids”



- Dois ambientes: “trevo” e “alfafa”
- Ambientes: afetam “performance” e influenciam “preferência reprodutiva”

Hawthorne e Via, 2001

# Espeiação com fluxo gênico



# Resumo

1. Frequentemente o isolamento reprodutivo é um subproduto da seleção divergente
2. Seleção pode promover isolamento reprodutivo indiretamente (via pleiotropia ou carona)
3. Muitos genes diferentes podem contribuir para isolamento.
4. Migração homogeniza populações. Com migração, só haverá isolamento reprodutivo com seleção forte.
5. Isolamento reprodutivo pode surgir em muitos contextos geográficos (alopatria, simpatria) e ter como base muitos genes diferentes.