

AYANA DE BRITO MARTINS

**ESPECIAÇÃO POR DISTÂNCIA E A EVOLUÇÃO
DE ESPÉCIES EM ANEL**

**SPECIATION BY DISTANCE AND THE EVOLUTION
OF RING SPECIES**

São Paulo
2014

AYANA DE BRITO MARTINS

**ESPECIAÇÃO POR DISTÂNCIA E A EVOLUÇÃO
DE ESPÉCIES EM ANEL**

**SPECIATION BY DISTANCE AND THE EVOLUTION
OF RING SPECIES**

Versão original da tese apresentada ao
Instituto de Biociências da Universidade de
São Paulo para obtenção do título de Doutor
em Ciências, na área de Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Marcus A. M. de Aguiar

São Paulo
2014

Ficha catalográfica

Martins, Ayana de Brito
Especiação por distância e a evolução de espécies em anel
Número de páginas: 80 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Especiação parapátrica 2. Isolamento por distância 3. Filogeografia. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Marcus A. M. de Aguiar
(Orientador)

Agradecimentos

Agradeço a Marcus pela habilidade de me entusiasmar e motivar em todos os nossos encontros, mesmo quando eu entrava aflita e saía confusa, e, principalmente, por ter feito desta orientação um processo extremamente rico, gratificante e descomplicado. Agradeço a Glauco, Miúdo e Paulo Inácio por terem criado um ambiente de pesquisa e aprendizado fenomenal no departamento de Ecologia da USP, e por me darem a oportunidade de fazer parte dele. Para mim, vocês quatro são referências em ensino, orientação e pesquisa científica nas quais espero conseguir me espelhar. Agradeço a Paulo Inácio, em particular, por ter tornado este doutorado possível ao me convidar para fazê-lo pela USP. Agradeço aos integrantes da LAGE pelo convívio e por terem me alimentado com ideias que, se não estiverem nas linhas deste e de futuros trabalhos, certamente estarão na entrelinhas. Agradeço aos colegas da Unicamp pela troca de ideias (acadêmicas ou não) que fizeram as viagens de ida e volta valerem sempre a pena. Agradeço a Roberto e, mais uma vez, a Paulo Inácio pela minha iniciação ao mundo da modelagem e pela oportunidade anual de aprender em uma ou duas semanas o que eu não aprenderia em anos. Agradeço a todas as outras pessoas queridas que me ajudam a seguir em frente, principalmente a Fernando, que expressou o seu apoio incondicional através da revisão do texto desta tese. Agradeço a todos que dividiram comigo rabiscos e contas em lousas e pedacinhos de papel, e que contribuíram para as minhas intermináveis listas de combinações de zeros e 1. Agradeço a FAPESP pelo auxílio financeiro (processo: 2010/10155-3).

Resumo

Espécies em anel se formam quando uma população se expande em volta de uma barreira geográfica, de modo que as duas frentes de expansão que se reencontram no outro lado da barreira estejam isoladas reprodutivamente. Esse complexos são considerados um exemplo emblemático de especiação por distância, processo no qual a aquisição do isolamento reprodutivo depende da atenuação do fluxo gênico pela distância. Barreiras geográficas que limitam a dispersão dos organismos têm tido um papel central no estudo da especiação, já que a sua presença tem o potencial de facilitar este processo. Além disso, a dispersão também é limitada por fatores endógenos, de modo que, frequentemente, a área acessível a cada indivíduo é menor do que a área total da distribuição da espécies. Na especiação por distância, esta limitação é o principal mecanismo promovendo a redução do fluxo gênico.

Usando modelos baseados em agentes, simulamos a expansão e divergência de uma população em volta de uma barreira central com presença contínua de fluxo gênico. Nossos resultados mostram que espécies em anel são instáveis e resultam em especiação completa ou homogeneização da divergência adquirida durante o processo de expansão, porém podem persistir por períodos prolongados de tempo, mesmo na ausência de seleção ambiental. Esta persistência é afetada pela configuração da paisagem, e sugerimos que a forma da área de distribuição de *Phylloscopus trochiloides*, um dos casos mais bem documentados deste fenômeno, pode ser importante para a sua existência. Com este exemplo, mostramos que modelos baseados em agentes podem ajudar a entender padrões de distribuição espacial da variação genética e discriminar o efeito de atributos geográficos em casos particulares.

Dada a demonstração da ocorrência de espécies em anel nas simulações, investigamos em mais detalhe as suas condições de formação. Concluímos que, na ausência de seleção ambiental, estes complexos são raros e se formam apenas em condições muito restritas que dependem conjuntamente de atributos da paisagem, da população e dos organismos. No entanto, a aquisição do isolamento reprodutivo é melhor explicada pela estruturação populacional gerada pela configuração da paisagem, do que pela reprodução local. Discutimos que a especiação por distância pode ser particularmente favorecida no caso de espécies em anel devido à ocorrência de expansão populacional, cenário no qual a deriva genética pode potencializar a fixação diferencial de alelos.

As condições de formação de espécies em anel por especiação por distância são muito restritas e, só por isso, já seria esperado que elas fossem raras. Como as espécies estão sujeitas à variação ambiental, há grandes chances de que surjam lacunas em suas distribuições ao longo do tempo. Espécies em anel podem estar especialmente sujeitas ao surgimento de lacunas, pois a sua formação é favorecida por áreas particularmente estreitas. Além disso, na ausência de seleção ambiental, o fluxo gênico as torna intrinsecamente instáveis, e espera-se que estes complexos se separem ou se misturem completamente com o tempo. Esta transitoriedade é mais um fator a contribuir para a raridade de espécies em anel.

Abstract

Ring species are circular chains of gradually changing taxa which are formed when a population expands around a geographic barrier in such a way that the two expanding fronts, which meet after many generations, are reproductively isolated. These structures are considered a prime example of speciation by distance, a process in which the acquisition of reproductive isolation depends on the attenuation of gene flow with distance. Geographical barriers that limit dispersal have played a central role in the study of speciation, since their presence has the potential of facilitating divergence. In addition, dispersal is also limited by endogenous factors, so that the area accessible to each individual is less than total area of the species distribution. In speciation by distance, this limitation is the main mechanism promoting the reduction of gene flow.

Using agent-based models, we simulated the expansion and divergence of a population around a central barrier with ongoing gene flow. Our results show that ring species are unstable to speciation or mixing, but can persist for extended times, even in the absence of environmental selection. This persistence is affected by landscape configuration and we suggest that the shape of the distribution area of the greenish warbler ring species, one of the best documented examples of this phenomenon, may be important for its existence. These results imply that agent-based models can aid the understanding of patterns of spatial distribution of genetic diversity and the effect of spatial attributes in particular cases.

Given the demonstration of ring species in the simulations, we investigated the conditions for their formation in more detail. We conclude that, in the absence of environmental selection, these complexes are rare and form only under very restricted conditions which depend on landscape, population and individual features. However, population structuring leading to the acquisition of reproductive isolation is better explained by landscape configuration than by local mating. We suggest that speciation by distance can be particularly favored in the case of ring species due to population expansion, since under these circumstances genetic drift can enhance differential allele fixation.

The conditions for ring species formation by speciation by distance are very limited, which by itself could explain their rarity. Since species are subject to environmental variation, gaps in their distributions may appear over time. Ring species may be especially susceptible to the emergence of gaps, since their formation is favored by particularly narrow areas. Furthermore, in the absence of environmental selection, these complexes are intrinsically unstable due to the presence of gene flow, and are expected to completely speciate or mix. This transience in time is another factor contributing to the rarity of ring species.

Sumário

1	O que são espécies em anel?	1
1.1	Definição	1
1.2	Importância de espécies em anel para o estudo da especiação	2
1.2.1	Sistemática e conceito de espécies	3
1.2.2	Especiação geográfica	4
1.2.3	Especiação parapátrica	5
1.3	Padrões e processos envolvidos na formação de espécies em anel	6
1.3.1	Padrões de variação geográfica	6
1.3.2	Processos subjacentes	9
1.4	O papel do espaço na especiação por distância	15
2	Simulando espécies em anel	17
2.1	Modelos baseados em agentes	17
2.2	Modelo de especiação com restrição espacial e genética	18
2.2.1	Sobre a restrição genética	18
2.2.2	Sobre a restrição espacial	19
2.2.3	Modelo neutro de especiação?	21
2.3	Modelo de espécies em anel	23
2.3.1	Expansão e crescimento populacional	23
2.3.2	A evolução da população	23
2.3.3	Detecção de espécies e de espécies em anel	24
3	O papel do espaço na formação de espécies em anel	26
3.1	A espécie em anel do complexo de <i>Phylloscopus trochiloides</i>	27
3.2	Simulação de populações em expansão	27
3.3	Formação de espécies em anel	28
3.3.1	Resultados do processo de expansão populacional e divergência	28
3.3.2	Padrões de variação genética que identificam espécies em anel	30
3.4	Modelagem orientada a padrões	30
3.5	Fatores que podem explicar a persistência de espécies em anel	35
3.5.1	O efeito da configuração geográfica	35
3.5.2	O papel da seleção	38

4	Por que espécies em anel são tão raras?	42
4.1	Especiação por distância e espécies em anel	43
4.2	Propostas de condições de formação	43
4.2.1	Tempo até o contato secundário	44
4.2.2	Tempo até o isolamento reprodutivo	44
4.3	Simulação de espécies em anel	45
4.4	Condições de formação de espécies em anel	49
4.4.1	Efeito dos elementos geográficos sobre a formação de espécies em anel	49
4.4.2	Entendendo a especiação por distância	52
4.4.3	Raridade de espécies em anel	55
5	Considerações finais	59
5.1	Especiação por distância e espécies em anel: teoria vs. realidade	59
5.1.1	O caso do complexo de <i>Larus spp.</i>	60
5.1.2	O que aprender com este exemplo?	63
5.1.3	O isolamento por distância pode contribuir para a especiação?	64
5.2	Modelos baseados em agentes e o estudo da especiação	65
5.3	Darwin, Mayr e o estudo da especiação	67

Definição

Importância de espécies em anel para o estudo da especiação

Sistemática e conceito de espécies

Especiação geográfica

Especiação parapátrica

Padrões e processos envolvidos na formação de espécies em anel

Padrões de variação geográfica

Processos subjacentes

O papel do espaço na especiação por distância

Comparative anatomy + the
instincts. Density. mind heredity.
It work lead to direct or gradual
cause + change in other to know what we
to what we think. -
- acting + what predicts it
direct effects + species structure +

1 — O que são espécies em anel?

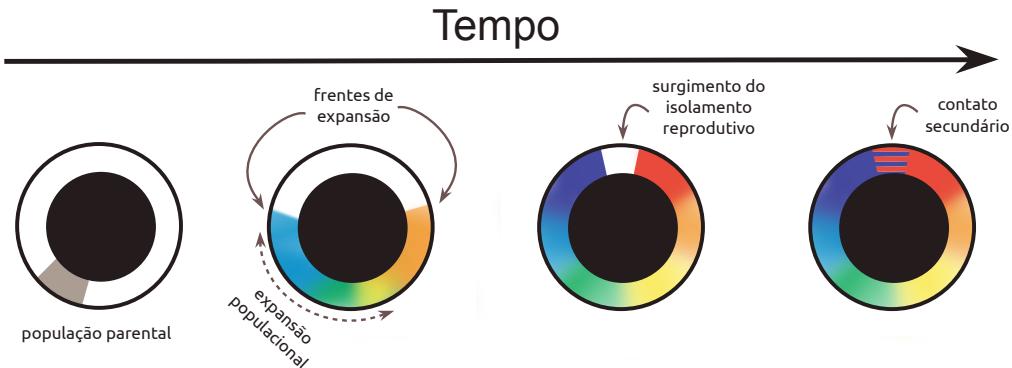
1.1 Definição

Espécies em anel são cadeias circulares de populações adjacentes que apresentam dois grupos isolados reprodutivamente conectados por populações fenotipicamente e/ou geneticamente intermediárias (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Em sua proposta original, a formação de espécies em anel se dá quando uma população ancestral se expande circundando uma área não-habitável e sofre divergência que resulta em isolamento reprodutivo (Quadro 1.1, no qual são definidos termos a serem usados no texto).

A hipótese biogeográfica para explicar a formação de espécies em anel precede em quase meio século o surgimento do termo “ring species” (CAIN 1993)¹. Em 1905, David Jordan incluiu, em seu artigo, uma carta escrita por Joseph Grinell sobre o papel do isolamento geográfico na especiação, seguida das respostas de seus colegas, ornitólogos nos Estados Unidos. Em sua resposta, Stejenger hipotetizou, pela primeira vez, que duas subespécies poderiam se expandir circundando uma barreira geográfica, uma por cada lado, de modo que as duas frentes de expansão correspondessem a espécies diferentes quando entrassem em contato do outro lado da barreira. No ponto de origem da expansão, por outro lado, as duas formas permaneceriam menos diferenciadas (JORDAN 1905). O conceito de espécies em anel foi popularizado por Ernst Mayr, a partir de 1942. Este autor usava o termo “sobreposições circulares” (em inglês, *circular overlaps*) para se referir a esses complexos, que ele considerava serem uma perfeita demonstração da especiação (MAYR 1942). No entanto, a partir da década de 60, o termo espécies em anel passou a predominar na literatura^{2a}.

¹Reedição do livro original de 1954

² Ver página 69

Quadro 1.1 — Espécies em anel: conceitos importantes.

Esquema mostrando a formação de uma espécie em anel como proposta por MAYR (1942): uma única **população ancestral**, também denominada **população parental**, sofre expansão da sua área de distribuição (A e B). Essa expansão ocorre por duas vias, circundando uma área não-habitável. Devido a este processo, os extremos da área de distribuição mudam de posição no espaço ao longo do tempo, e são denominados **frentes de expansão**. Com o passar do tempo, esses dois extremos se encontram do outro lado da área não-habitável, e este evento é denominado **contato secundário**. As cores denotam a características fenotípicas dos indivíduos que variam gradualmente, exceto em uma região (C e D, parte superior do anel). Nesta região, as listras representam a sobreposição geográfica das formas fenotipicamente distintas, indicando uma descontinuidade no padrão de variação fenotípica. Em espécies em anel estas formas estão isoladas reprodutivamente e podem ser denominadas **formas terminais**. Observando apenas a área listrada um pesquisador poderia descrever duas espécies claramente distintas. No entanto, observando toda a área de distribuição, essas “espécies” estariam conectadas por formas intermediárias. Por este motivo, espécies em anel podem ser considerados um estágio intermediário entre uma e duas espécies, ou espécies *in statu nascendi* (DOBZHANSKY e SPASSKY 1959). Sendo assim, estes complexos seriam casos nos quais o processo de especiação está em curso (CACHO e BAUM 2012). Devido às suas características, espécies em anel não são descritas adequadamente por métodos taxonômicos convencionais (MAYR 1942; MAYR 1963), e especialistas podem não chegar a um consenso. Esta situação é muito frequente, e pode não ser claro, por exemplo, se as diferentes formas que compõem uma espécie em anel devem ser chamadas de espécies ou subespécies. Por isso, o termo **táxon**, que se refere a uma unidade taxonômica arbitrária, é comumente adotado. ■

1.2 Importância de espécies em anel para o estudo da especiação

Populações classificadas como espécies em anel tem sido exemplos importantes para o estudo da especiação. No entanto, a sua definição e a motivação para o estudo desses complexos tem variado ao longo do tempo e mesmo entre pesquisadores contemporâneos. Essa variação reflete

diferentes compreensões do conceito de espécies, especiação e dos mecanismos nela envolvidos, como detalhado a seguir:

1.2.1 Sistemática e conceito de espécies

A sistemática é disciplina da biologia dedicada a nomear e classificar grupos de organismos e entender a relação evolutiva entre eles. No século XIX, esta disciplina buscava integrar o máximo de informação possível na atividade de delimitação das espécies, incluindo morfologia, comportamento e distribuição geográfica. Além disso, como popularizado por Charles Darwin, a história evolutiva dos grupos era recontada pela síntese dessas informações através do método de narrativa histórica (MAYR 1985). Ao longo do século XIX e no início do século XX, o aumento expressivo na disponibilidade de dados sobre a variação geográfica dos caracteres das espécies acabou resultando em um desafio para os sistematas: “boas espécies” se mostravam conectadas por formas intermediárias (MAYR 1942). Foi por este motivo que Mayr descreveu espécies em anel como sendo um verdadeiro pesadelo para sistematas, mas um excelente exemplo para os interessados em estudar especiação (MAYR 1942, p. 180).

Na primeira metade século XX, tornaram-se comuns na literatura dois termos que surgiram como propostas para lidar com este desafio: “espécies politípicas” e “superespécies” (MAYR 1963). O conceito de espécies politípicas refere-se a uma espécie que está dividida em raças geográficas ou subespécies³. Já o conceito de superespécies refere-se a um grupo de espécies isoladas geograficamente e aparentadas (MAYR 1942). Ou seja, se algumas das raças geográficas de uma espécie politípica evoluírem se tornando espécies diferentes, o complexo como um todo passará a ser uma superespécie. Ambos os termos foram cunhados originalmente em alemão por Bernhard Rensch como, respectivamente, “Rassenkreis” (do alemão “Rassen”, raças + “Kreis”; círculo) e “Artenkreis” (do alemão “Arten”, espécies + “Kreis”; círculo) (MAYR 1942). Talvez devido a sua tradução literal, em alguns textos, os termos “Rassenkreis” e “espécie em anel” são ditos sinônimos (por exemplo, BORCHERS e MARCUS 2014). No entanto, enquanto espécies em anel são, por definição, “Rassenkreise” (espécies politípicas), nem toda espécie politípica é uma espécie anel, já que o conceito de espécie em anel está associado à presença de isolamento reprodutivo entre as formas terminais.

Em 1942, Mayr no livro “Sistemática e a Origem das Espécies” propõe uma unificação entre a sistemática e o que era considerado biologia evolutiva na época. Desde a redescoberta das leis de Mendel no começo do século XX, os estudos em evolução eram fortemente baseados em contribuições da genética. É neste livro que, sintetizando propostas recentes, em particular de Theodosius DOBZHANSKY (1982)⁴, o autor propôs o conceito biológico de espécies: “espécies são populações naturais efetivamente ou potencialmente intercruzantes, que estão isoladas reprodutivamente de outros grupos”^{5b}. Para Mayr, as mudanças no método de trabalho dos sistematas desde o começo do século XX, incluindo a definição e descrição de muitas espécies politípicas, inclusive espécies em anel, era uma peça fundamental no processo de estabelecimento

³ Tipicamente, os termos “raças geográficas” e “subespécies” são considerados sinônimos

⁴ Reimpressão da edição original de 1937

⁵ Ver página 69

desse novo conceito de espécies e no avanço da compreensão do processo de especiação.

1.2.2 Especiação geográfica

A importância do espaço e do isolamento geográfico tem sido central ao estudo da especiação desde o século XIX (ver, por exemplo, DARWIN 1859 e WAGNER 1873). Enquanto, Wagner defendia que o isolamento geográfico era o aspecto essencial para a formação de novas espécies, Darwin dava ênfase ao processo de seleção natural. Entretanto, este autor atribuiu uma importância crescente ao isolamento geográfico ao longo de sua carreira (ELDREDGE 2005; MALLET 2010).

Na década de 40 do século XX, Mayr introduziu as espécies em anel como exemplos de “especiação pela força da distância”⁶, casos nos quais a distância geográfica entre as frentes de expansão resulta em redução do fluxo gênico, aspecto essencial para a divergência que gera isolamento reprodutivo. Este livro, no qual Mayr cunhou o termo “alopatia” (MALLET 2010), contribuiu, juntamente com o livro de DOBZHANSKY (1982)⁴ para a popularização do modelo verbal de especiação mais conhecido até hoje: uma nova espécie se forma quando uma população, que ficou isolada geograficamente da população parental, adquire, durante este período de isolamento, caracteres que promovam ou garantam o isolamento reprodutivo em relação a população original no momento do contato secundário. Apesar dos exemplos e esquemas de especiação allopátrica de Mayr envolverem a diferenciação entre populações com distribuições disjuntas, a sua definição original de alopatia não incorporava explicitamente esta característica: “Duas formas (ou espécies) são allopátricas, se elas não ocorrem juntas, ou seja, se há exclusão geográfica mútua”^{5c}. MAYR (1942) considerava os termos “especiação geográfica” e “especiação allopátrica” como sinônimos, pois o aspecto mais importante da especiação geográfica é que a distância espacial representa uma redução no fluxo gênico.

Apesar de, segundo Mayr, o cenário mais típico no qual a especiação ocorre envolver populações com distribuições disjuntas, espécies em anel seriam uma demonstração ideal de especiação geográfica (MAYR 1942; MAYR 1963). Com a introdução do conceito biológico de espécies, o surgimento do isolamento reprodutivo passou a ser o aspecto essencial do estudo da especiação. No entanto, se duas populações tem distribuições disjuntas e estão completamente isoladas geograficamente, não é possível averiguar se há barreiras ao isolamento reprodutivo. Essa limitação era de particular importância para Mayr que enfatizava que as barreiras reprodutivas relevantes são aquelas que ocorrem em condições naturais, já que muitos pares de espécies que encontram-se isoladas reprodutivamente em seu ambiente nativo podem hibridizar em cativeiro (MAYR 1942). Em espécies em anel, o isolamento reprodutivo pode ser confirmado em condições naturais, já que a sua própria definição depende da ocorrência de contato secundário entre as formas terminais. Além disso, nestes casos, as formas isoladas reprodutivamente estão conectadas por formas intermediárias espacialmente ordenadas, como uma evidência na dimensão espacial do processo que se supõe ter ocorrido na dimensão temporal. É este aspecto, bastante enfatizado por Mayr (1942, 1963 e 1970), que torna espécies em anel exemplos emblemáticos de evolução, muito presentes em textos didáticos e de divulgação científica.

⁶“speciation by force of distance” (Mayr 1942, p. 180)

O modelo alopátrico de especiação e o conceito biológico de espécies como propostos por Mayr e Dobzhansky, tiveram muito sucesso a partir de meados do século XX, e a alopatria passou a ser considerada o principal contexto geográfico da especiação (COYNE e ORR 2004). No entanto, Mayr tornou o conceito de alopatria mais restrito, passando a incluir apenas populações com distribuições disjuntas. As espécies em anel passaram a ser consideradas um exemplo de caso limítrofe⁷ de especiação geográfica (MAYR 1963, retomando uma proposta de MAYR 1940). Alguns anos mais tarde, Mayr afirmou não haver casos estabelecidos de especiação por distância e que, para os exemplos conhecidos de espécies em anel, havia evidência da existência de períodos nos quais as distribuições das populações teriam estado disjuntas (MAYR 1970). No entanto, mesmo após restringir o conceito, o autor continuou defendendo que a especiação alopátrica seria o modo mais comum de surgimentos de espécies animais, e, possivelmente o único modo de especiação em mamíferos e aves (MAYR 2001).

1.2.3 Especiação parapátrica

A mudança de paradigma causada pelas contribuições de Dobzhansky e, principalmente, Mayr, trouxe uma nova questão para o foco da pesquisa: a especiação seria possível na presença de fluxo gênico? (BARRACLOUGH e VOGLER 2000; COYNE e ORR 2004; GAVRILETS 2004). Neste contexto, surgiu o termo “especiação parapátrica” que, atualmente, refere-se tanto à especiação entre populações disjuntas entre as quais há fluxo gênico limitado, quanto à especiação em uma população com distribuição contínua e com estruturação espacial (COYNE e ORR 2004). No caso das espécies em anel, há atenuação do fluxo gênico com a distância (MAYR 1942; COYNE e ORR 2004), ou seja, há estruturação espacial e, por isso, pode-se considerar que a especiação ocorrendo entre as frentes de expansão é parapátrica (GAVRILETS, LI e VOSE 1998; MARTINS, AGUIAR e BAR-YAM 2013). A barreira geográfica ao redor da qual a população se expande tem o papel de reduzir o fluxo gênico sem interrompê-lo completamente (MARTINS, AGUIAR e BAR-YAM 2013). Uma das principais motivações do estudo de espécies em anel passou a ser então a demonstração de especiação na presença de fluxo gênico (por exemplo, em IRWIN, BENNSCH e PRICE 2001; LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008; ASHLOCK et al. 2010). Além disso, o papel do isolamento por distância na especiação tem sido também investigado (IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). A teoria de isolamento por distância foi desenvolvida, principalmente entre as décadas de 40 e 70 (SLATKIN 1993), após a proposta de Mayr de especiação pela força da distância, e a possibilidade de testar a hipótese de evolução sob isolamento por distância, permitiu que testes mais rigorosos do processo sugerido por Mayr fossem realizados.

Isolamento por distância é o processo pelo qual a atenuação do fluxo gênico, resultante da distância geográfica, gera estruturação genética no espaço (WRIGHT 1938; WRIGHT 1940; WRIGHT 1943). O processo pode ocorrer tanto em populações subdivididas nas quais a taxa de migração dependa da distância, como no modelo de ilhas de WRIGHT (1943), quanto em populações contínuas para as quais haja restrição espacial na dispersão de gametas e/ou indivíduos

⁷em inglês, *borderline cases*

(HARDY e VEKEMANS 1999). O fluxo gênico mantém populações coesas mesmo quando há relativamente pouca troca de migrantes ou gametas entre populações (WRIGHT 1931; HARTL e CLARK 2010; MORJAN e RIESEBERG 2004). O padrão de correlação positiva entre isolamento reprodutivo e distância geográfica é uma evidência para o efeito de oposição entre o fluxo gênico e mecanismos que promovam divergência (COYNE e ORR 2004). A atenuação do fluxo gênico com a distância pode ser relevante para a especiação de pelo menos duas formas: i) permitir que haja deriva genética local; ii) facilitar a atuação da seleção natural. A variação gerada pela deriva genética pode contribuir diretamente para o isolamento reprodutivo, porém as circunstâncias nas quais esse mecanismo é o principal responsável pela especiação parecem ser limitadas (SOBEL et al. 2010). A deriva genética pode ainda gerar variação sobre a qual modos de seleção que promovam divergência poderão atuar (THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK 2012). Além disso, independentemente da ação da deriva, para alguns regimes de seleção o fluxo gênico pode limitar a ação da seleção natural (SLATKIN 1987; GARCÍA-RAMOS e KIRKPATRICK 1997; LENORMAND 2002; NOSIL 2012), de modo que a sua atenuação pode facilitar a divergência.

1.3 Padrões e processos envolvidos na formação de espécies em anel

Qualquer que seja o momento histórico, a definição de espécies em anel sempre envolveu um padrão geográfico de variação fenotípica e/ou genotípica e um ou mais processos subjacentes responsáveis por gerar o padrão.

A classificação de um complexo como uma espécie em anel envolve vários critérios (como os sugeridos por IRWIN, IRWIN e PRICE 2001; COYNE e ORR 2004; ASHLOCK et al. 2010, por exemplo). No entanto, a definição desses critérios não deve ser arbitrária e deve refletir a contribuição do estudo para o avanço no entendimento do processo de especiação. Apesar disso, diferentes autores têm usado diferentes critérios para propor que populações sejam classificadas como espécies em anel, sem, em muitos casos, esclarecer como o conjunto de critérios usados poderia contribuir para uma melhor compreensão do fenômeno. Nesta seção, serão discutidos os padrões e processos comumente associados a espécies em anel, e suas implicações para a caracterização de diferentes complexos que já foram propostos como tal.

1.3.1 Padrões de variação geográfica

- **Formas distintas conectadas por formas fenotipicamente intermediárias:**

O cenário no qual populações naturais, fenotipicamente distintas, aparecem conectadas por populações intermediárias, apresentando variação gradual, tem sido importante para o estudo de diferentes questões evolutivas, inclusive que não envolvam necessariamente especiação. O conceito de clina ou cline refere-se à variação gradual em um caráter fenotípico ao longo do espaço e foi criado no mesmo contexto dos termos “espécie politípica” e “superespécies” (HUXLEY 1938). Posteriormente, este conceito foi estendido para incluir também variação gradual nas frequências alélicas ao longo do espaço (HARTL e CLARK 2010). Tipicamente, clines são padrões lineares, e os indivíduos fenotipicamente mais distintos, são também os que estão mais distantes no espaço. No entanto, espécies

em anel apresentam clines circulares nos quais as formas distintas são espacialmente adjacentes.

Há dois mecanismos principais que podem explicar estes gradientes fenotípicos e/ou genotípicos: i) seleção variando ao longo de um gradiente ambiental; ii) isolamento por distância, resultante do balanço entre fluxo gênico e deriva genética. Clines mantidos por seleção natural podem ser estudados para entender como a seleção pode atuar mantendo polimorfismo (FUTUYMA 2002). Quando a divergência entre as duas formas extremas de um cline resulta em isolamento reprodutivo, este padrão também passa a ser relevante para o estudo de especiação. A especiação clinal ocorre quando a variação na seleção ao longo do espaço resulta em especiação (FISHER 1930). Ainda que a especiação clinal tenha sido definida em termos da seleção que resulta em um cline, o isolamento por distância, característico do cline, também pode contribuir para a especiação, como sugerido por Mayr no caso das espécies em anel.

A presença de um cline circular é, normalmente, o primeiro critério detectado que sugere que um grupo possa ser caracterizado como uma espécie em anel (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Recentemente, dois táxons de borboletas que ocorrem na Argentina, *Junonia genoveva hilaris* e *Junonia evarete flirtea*, foram considerados como parte de uma espécie em anel (BORCHERS e MARCUS 2014). Há evidência de que essas duas formas morfológicamente distintas estejam parcialmente isoladas reprodutivamente. No entanto, aparentemente, elas não fazem parte ou formam um cline circular e, por isso, não fica claro o motivo do uso do termo “*ring species*”. Como mencionado na seção 1.2.1, é possível que, neste caso, os autores estejam descrevendo uma espécie politípica e tenha havido um erro de aplicação do conceito.

- **Coexistência entre as formas distintas:**

A coexistência entre as formas distintas é importante para a caracterização de uma espécie em anel por dois motivos. Em primeiro lugar, o estudo de espécies em anel é motivado pela compreensão do processo de especiação. Neste caso, como mencionado na seção 1.2.2, esta coexistência é importante por permitir averiguar se há isolamento reprodutivo em condições naturais. Outro aspecto estudado em espécies em anel é o papel do isolamento por distância na especiação. Tipicamente, os dois mecanismos que podem explicar existência de clines, seleção espacialmente variável e isolamento por distância, ocorrem simultaneamente, pois, normalmente, há correlação entre variáveis ambientais e distância geográfica. Muitos gradientes ambientais, como temperatura, altitude e salinidade, são lineares. Quando há um cline linear ao longo desses gradientes, as formas mais distintas, além de ocuparem os ambientes mais diferentes, também estão a uma maior distância geográfica. Neste caso, a seleção ambiental e o isolamento por distância gerariam o mesmo padrão espacial de diferenciação. No entanto, em espécies em anel, as formas mais distintas ocorrem em um mesmo ambiente, ou, pelos menos, em ambientes que devem ser mais semelhantes entre si. Dependendo das características ambientais, essa configuração permite que a seleção ambiental e o isolamento por distância atuem em direções diferentes. Por isso, o argumento de que o isolamento por distância contribuiu para a especiação

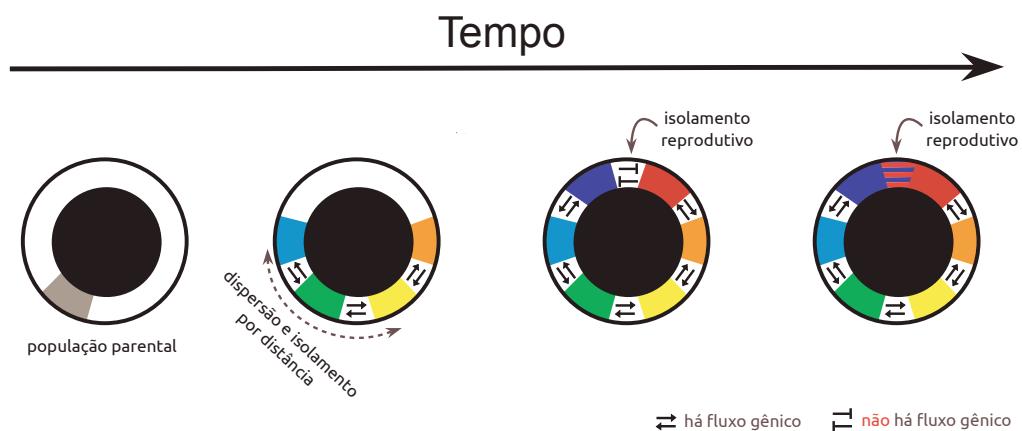


Figura 1.1: Esquema mostrando a formação de uma espécie em anel composta por populações com distribuições disjuntas. Esses complexos podem ser adequados ao estudo de especiação por distância desde que a divergência tenha ocorrido na presença de fluxo gênico. Essa caracterização é compatível tanto com a definição de especiação parapátrica (COYNE e ORR 2004), quanto com os modelos de isolamento por distância (WRIGHT 1943; HARDY e VEKEMANS 1999).

pode ser mais convincente no caso de espécies em anel, do que no caso de clines lineares (COYNE e ORR 2004). Contudo, diferentes regimes seletivos podem atuar na mesma direção do isolamento por distância mesmo em clines circulares, como no caso de haver um gradiente ambiental circular.

- **Distribuição contínua em torno da área não-habitável:**

Alguns autores, (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001; COYNE e ORR 2004; PRICE 2007), enfatizam a continuidade da distribuição em torno da área central não-habitável para a definição de uma espécie em anel. CACHO e BAUM (2012), por outro lado, destacam que o aspecto essencial é presença de fluxo gênico e não continuidade da distribuição, mesmo quando a motivação por trás do estudo de espécies em anel é a demonstração de especiação por distância. A descontinuidade na área de distribuição é compatível com o próprio modelo matemático original de isolamento por distância, que considerava populações disjuntas que trocam migrantes (WRIGHT 1943). As plantas do complexo da espécie *Euphorbia tithymaloides*, conhecida no Brasil como dois-amores, formam uma espécies em anel em volta do mar do Caribe. As populações envolvidas no complexo ocorrem no sul dos Estados Unidos e em diferentes regiões da América Central, incluindo em ilhas caribenhas. Apesar da descontinuidade na área de distribuição há evidências de fluxo gênico entre as populações (CACHO e BAUM 2012) (Fig. 1.1).

Na ausência de métodos que permitam inferir o fluxo gênico a partir de padrões em marcadores genéticos, a presença de lacunas na área de distribuição pode ser usada para sugerir a ausência de fluxo gênico. Borboletas do gênero *Junonia*^{8d}, por exemplo, parecem ter colonizado Cuba a partir de duas rotas independentes: uma vinda da América do Sul e outra da América do Norte, e MAYR 1942 sugeriu que os táxons deste complexo

^{8d}Ver página 69

fossem uma espécie em anel. No entanto, eventos de dispersão entre o continente e a ilha devem ser extremamente raros, de modo que é improvável que haja fluxo gênico entre essa populações (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Além disso, dados de história natural e estimativas de taxa de dispersão, obtidas, por exemplo, por métodos de marcação-recaptura ou monitoramento direto dos indivíduos, também podem contribuir para a inferência de fluxo gênico contemporâneo (JAQUIÉRY et al. 2011).

1.3.2 Processos subjacentes

Parte dos esforços da biologia evolutiva envolve entender como diferentes processos influenciaram um evento evolutivo em particular. Este tipo de questão científica traz um desafio próprio: detectar, em um único cenário, mecanismos que atuaram no passado. A classificação de um complexo como uma espécie em anel passa por este desafio. Os mecanismos responsáveis pelo padrão de variação geográfica e pelo surgimento do isolamento reprodutivo atuaram no passado e, por isso, não é possível detectá-los diretamente por métodos experimentais. Em vez disso, esses mecanismos devem ser inferidos através de padrões adicionais.

No século XIX e no começo do século XX, o principal método para recontar a história de evolutiva de um grupo era a narrativa histórica^{9e}. Neste método heurístico é feita uma conjectura, com base em padrões observados, acerca da história de um determinado evento evolutivo. Essa conjectura deve ter sua validade testada por observações subsequentes. (MAYR 1985; MAYR 2005). Ao longo do século XX e XXI, com o desenvolvimento de métodos em genética e biologia molecular e da teoria em genética de populações, muitos outros métodos tem sido usados com o mesmo objetivo. Dentre os métodos mais conhecidos, desenvolvidos com este objetivo, estão os de construção de filogenias. MANEL et al. (2003) trazem alguns exemplos mais aplicáveis ao estudo de espécies em anel. Esses métodos, baseados em estatística, são considerados mais objetivos que o método da narrativa histórica, no entanto, não conseguem escapar das limitações inerentes ao desafio mencionado anteriormente: em muitos casos não é possível distinguir entre diferentes mecanismos e histórias evolutivas, já que diferentes processos podem gerar os mesmo padrões.

Enquanto padrões de variação geográfica fenotípica ajudam na detecção de potenciais espécies em anel, é a atribuição desses padrões a processos subjacentes que permite responder diferentes questões sobre especiação. No entanto, muitos dos processos potencialmente envolvidos na formação desses complexos são intrinsecamente difíceis de serem detectados. A demonstração de especiação com fluxo gênico é dificultada pelo fato de que pouca diferenciação genética pode ser explicada por um pequeno tempo de divergência e polimorfismo ancestral, ou pela presença do fluxo gênico, ou uma combinação de ambos (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; NOSIL 2008; NOSIL 2012). Além disso, processos históricos e contemporâneos podem atuar sobre os mesmos padrões e a área de distribuições dos táxons pode variar ao longo do tempo.

- Isolamento reprodutivo entre as formas distintas:

⁹Ver página 69

Seja na proposta original de Stejenger (em JORDAN 1905) ou na de MAYR (1942), o estudo de espécies em anel envolve questões sobre especiação, como discutido na seção 1.2, e, por isso, um dos critério da sua definição é que as formas terminais estejam isoladas reprodutivamente.

De uma perspectiva contemporânea, a ideia de que o isolamento reprodutivo é a etapa essencial no processo de especiação é frequentemente atribuída a Mayr e Dobzhansky (MALLET 2010). No entanto, esse aspecto já é bem aceito como parte importante da definição de espécies mesmo antes da aceitação da teoria evolutiva. Por exemplo, Buffon, naturalista francês do século XVIII, enfatizava a fertilidade mútua e a capacidade de reprodução em seu conceito essencialista de espécies^{10f} (MAYR 1985). A importância da capacidade de intercruzamento para a definição de espécies era também reconhecida por Darwin e seus contemporâneos, apesar de Mayr ter afirmado o contrário (MALLET 2010). Atualmente, o isolamento reprodutivo continua tendo um papel fundamental na definição de espécies. Assim como no conceito biológico de espécies, ainda muito presente na literatura, nos principais conceitos de espécies propostos posteriormente, espécies são consideradas linhagens que podem evoluir de maneira relativamente ou completamente independente (QUEIROZ 2007), e o isolamento reprodutivo é um dos principais mecanismos que possibilita que linhagens sexuadas evoluam independentemente (COYNE e ORR 2004).

Em pelo menos dois casos, pesquisadores sugeriram que complexos fossem classificados como espécies em anel mesmo não havendo isolamento reprodutivo em nenhum ponto da distribuição. Acáias dos complexo da espécie *Acacia karroo* apresentam uma distribuição circular na África do Sul (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Ainda que formas morfológicamente distintas coexistam (WARD 2011), há variação genética gradual em torno de todo o anel (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). O outro exemplo são alguns táxons de peixe-trombeta (gênero *Aulostomus*) que apresentam distribuição circum-tropical. As populações parecem ter sofrido divergência quando completamente isoladas geograficamente, e, após o contato secundário, todas as formas voltaram a hibridizar, sem evidência de isolamento reprodutivo mesmo que parcial (BOWEN et al. 2001). Um dos aspectos mais interessantes deste exemplo é que ele mostra que populações que estiveram isoladas geograficamente por milhões de anos podem não se tornar isoladas reprodutivamente, mesmo que haja divergência genética e morfológica. Enquanto Mayr reuniu exemplos de espécies em anel como evidências do papel do isolamento geográfico para a especiação, o caso das espécies de *Aulostomus* com distribuição circumtropical mostra que, por outro lado, o isolamento geográfico prolongado não resulta necessariamente em especiação.

Quando tomados de uma forma estrita, o papel do isolamento reprodutivo na especiação e o conceito biológico de espécies como propostos por Mayr (1942, 1963), sugerem que o isolamento reprodutivo completo seria necessário para a formação de novas espécies. No entanto, a aquisição do isolamento reprodutivo é, na maior parte dos casos, um processo

¹⁰Ver página 69

gradual que, mesmo antes de estar completo, pode garantir a integridade das espécies (COYNE e ORR 2004). Com isso, de modo semelhante ao que ocorre na delimitação de espécies, uma espécie em anel pode ser caracterizada mesmo que as suas formas terminais estejam apenas parcialmente isoladas reprodutivamente (CACHO e BAUM 2012). Este é o caso do complexo de salamandras que inclui *Ensatina eschscholtzii* (PEREIRA e WAKE 2009), e de três complexos de aves: o da espécie *Larus argentatus* (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004); o da espécie *Parus major* (PÄCKERT et al. 2005) e o da espécie *Platycercus elegans* (JOSEPH et al. 2008).

- **Fluxo gênico em torno da área não-habitável:**

Tipicamente, a variação gradual fenotípica entre formas distintas é o primeiro critério a ser identificado em uma espécie em anel em potencial. Nestes casos, muitas vezes supõe-se que a variação gradual fenotípica está associada a uma variação gradual genotípica, que seria indicativa da presença de fluxo gênico. De modo geral, pode-se dizer que há uma correlação positiva entre distância fenotípica e distância genotípica. No entanto, esse padrão não é absoluto, e ele não se mantém necessariamente em casos particulares. Grupos muito próximos geneticamente frequentemente são similares fenotípicamente (BURSTIN e CHARCOSSET 1997), mas pequenas mudanças genéticas podem também resultar em grandes mudanças fenotípicas (revisão em ORR 2005). Por outro lado, grupos muito diferentes fenotípicamente podem ser muito semelhantes ou muito distintos geneticamente (BURSTIN e CHARCOSSET 1997). É possível, por exemplo, que uma das formas intermediárias de um gradiente fenotípico seja, na verdade, a mais distinta geneticamente das demais. Neste caso, haveria descontinuidades genéticas em pelo menos dois pontos do gradiente, o que pode ser uma evidência de que o complexo sendo estudado se originou a partir de mais de uma população completamente isolada geograficamente.

Considerado por Mayr o mais claro exemplo de espécie em anel (MAYR 1942; MAYR 1963), o complexo do chapim-real, *Parus major*, apresenta uma distribuição circular ocupando toda a Europa e grande parte da Ásia, porém sem habitar a região do Platô Tibetano e as regiões desérticas da Ásia Central. As formas terminais coexistem na Sibéria Oriental, e, até recentemente, este complexo não era mais considerado uma espécie em anel devido a evidências que sugeriam que estas populações não estariam isoladas reprodutivamente. No entanto, um estudo envolvendo dados de canto, morfologia e marcadores moleculares mitocondriais, revelou que, embora haja hibridização, ela é rara o suficiente para que as formas terminais sejam consideradas parcialmente isoladas reprodutivamente (PÄCKERT et al. 2005). Por outro lado, o mesmo estudo revelou que o cenário mais provável para explicar o padrão geográfico de diversidade genética deste complexo não é o de divergência com isolamento por distância, já que há três clados igualmente distintos geneticamente. Atualmente, o cenário evolutivo considerado mais provável para este grupo é o de especiação de três táxons geographicamente isolados, seguida por expansão populacional após o último período glacial, contato secundário e hibridização (KVIST et al. 2003; PÄCKERT et al. 2005). Devido à existência de um período no passado com interrupção do fluxo gênico, os autores argumentam que este complexo

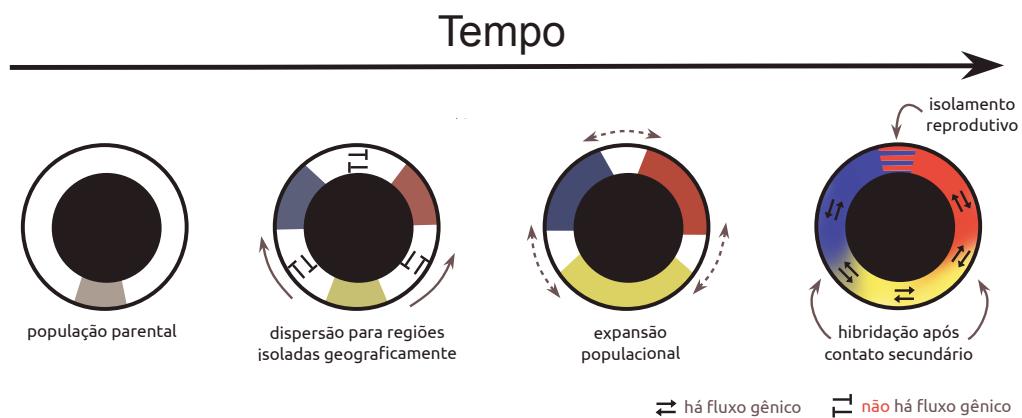


Figura 1.2: Esquema mostrando cenário evolutivo sugerido por PÄCKERT et al. (2005) para formação do complexo que inclui a espécie *Parus major*. Este cenário pode parecer similar ao da Figura 1.1, no entanto, neste caso, não há isolamento por distância entre as populações ancestrais com distribuição descontínua. Desse modo, a divergência que resultou em isolamento reprodutivo ocorreu na ausência de fluxo gênico. No entanto, há fluxo gênico contemporâneo pois, no momento do contato secundário, que neste esquema ocorre em três regiões, só havia isolamento reprodutivo entre dois táxons (mostrados em vermelho e azul). Sendo assim, uma mutação que seja vantajosa em toda a distribuição pode passar do táxon vermelho para o táxon azul, ou vice-versa, devido ao fluxo gênico entre ambos e o táxon amarelo.

não deve ser considerado uma espécie em anel. Neste caso, a variação gradual fenotípica é mantida por fluxo gênico contemporâneo, mas o processo de divergência teria ocorrido em sua ausência (Fig. 1.2).

O papel do fluxo gênico é o aspecto mais controverso da caracterização de espécies em anel. O próprio Mayr, que enfatizava a sua importância durante o processo de divergência em 1942, abandonou completamente este critério em 1970, sem deixar de considerar os mesmos complexos como espécies em anel (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Atualmente, há dois cenários comumente considerados na caracterização destes complexos: i) presença de fluxo gênico histórico durante o processo de divergência (IRWIN, BENSCH e PRICE 2001; LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008); ii) presença de fluxo gênico contemporâneo, mesmo que tenha havido períodos de isolamento geográfico estrito no passado (PEREIRA e WAKE 2009; ALCAIDE et al. 2014). A distinção entre esse dois cenários é dificultada pelo fato de que ambos geram um padrão de variação gradual genotípica no espaço (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001).

No caso de espécies em anel, a presença de fluxo gênico durante o processo de divergência caracteriza a especiação por distância, como proposta por MAYR (1942). Nos últimos 15 anos, a maioria das publicações sobre espécies em anel considera que a caracterização desses complexos depende da presença ininterrupta de fluxo gênico ao longo do processo de divergência (IRWIN, BENSCH e PRICE 2001; LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). Devido a evidências que sugerem períodos históricos de ausência de fluxo gênico em pelo menos um ponto intermediário do anel, alguns complexos deixaram de ser considerados

espécies em anel: o de gaivotas do gênero *Larus* (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004); o de chapins do gênero *Parus* (MARTENS e PÄCKERT 2007); e o de roselas do gênero *Platycercus* (JOSEPH et al. 2008).

A espécie em anel das salamandras do complexo de *Ensatina eschscholtzii* foi o exemplo mais bem estudado deste fenômeno no século XX. Em contraste com o que tem ocorrido com a maior parte dos casos investigados recentemente, os pesquisadores envolvidos no estudo deste táxon não consideraram a presença de fluxo gênico histórico um critério necessário para a caracterização de uma espécie em anel (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). A área de distribuição ancestral destas salamandras teria se expandido em direção ao sul por duas cadeias montanhosas separadas pelo Vale Central da Califórnia. Devido às altas temperaturas e clima seco, este vale, atualmente, é um ambiente inóspito para salamandras terrestres (KUCHTA et al. 2009). A coloração dos indivíduos varia dramaticamente ao longo do anel, incluindo formas manchadas e não-manchadas de diferentes cores, sendo algumas delas formas miméticas de tritões que ocorrem na costa da Califórnia. Ao sul do Vale Central, dois táxons reprodutivamente isolados ocorrem na mesma região: *klauberi*, cujos indivíduos são manchados, e *eschscholtzii*, cujos indivíduos não são (revisão em WAKE 2009). A hipótese de expansão e diversificação na presença de fluxo gênico foi descartada com base em padrões de variação genética. A divergência, que resultou em isolamento reprodutivo das formas terminais, teria ocorrido entre populações isoladas geograficamente no passado (PEREIRA e WAKE 2009). Este processo teria sido seguido de hibridização após o contato secundário, em um cenário similar ao descrito para *Parus major* (Fig. 1.2), no entanto, neste caso, os autores seguiram argumentando que o grupo devia ser considerado uma espécie em anel.

Esta visão é semelhante a de Mayr a partir da década de 70, que passou a enfatizar espécies em anel como exemplos de especiação nos quais há um padrão espacial que evidencia o processo histórico de divergência, qualquer que seja o papel histórico do fluxo gênico (ver MAYR 1970, por exemplo). Além disso, basta que haja fluxo gênico contemporâneo, e não histórico, para que espécies em anel possam ser consideradas uma etapa intermediária entre duas espécies e uma espécie, ou casos nos quais o processo de especiação está em curso (CACHO e BAUM 2012). Neste caso, o critério necessário à caracterização de uma espécie em anel passaria a ser apenas a presença de formas isoladas reprodutivamente conectadas entre si indiretamente por fluxo gênico com as formas intermediárias, e todos os complexos mencionados no parágrafo anterior continuariam sendo considerados espécies em anel. Complexos que se formaram com a presença de fluxo gênico ao longo de processo de divergência também atendem a estes critérios, e poderiam continuar sendo considerados espécies em anel. Apenas nestes casos que este fenômeno seria um exemplo estrito de especiação por distância. No entanto, mesmo na ausência de fluxo gênico histórico, espécies em anel são exemplos interessantes para estudar diferentes questões em especiação, como tem sido feito com o complexo de *Ensatina eschscholtzii*. Esses táxons podem ser, por exemplo, casos excelentes para estudar o papel do isolamento geográfico e da adaptação local na manutenção da variação ao longo do anel (PEREIRA e

WAKE 2009) e a relação entre divergência ecológica, divergência genética e o isolamento reprodutivo (PEREIRA, MONAHAN e WAKE 2011).

Até recentemente, o complexo de *Phylloscopus trochiloides* era considerada a última espécie em anel que parecia demonstrar estritamente a especiação por distância, com fluxo gênico ao longo de todo o processo de divergência (ALCAIDE et al. 2014). As felosas¹¹ deste complexo são aves insetívoras que formam uma espécie em anel em torno do platô Tibetano. Acredita-se que o grupo tenha se originado a partir de uma população ancestral ao sul do platô que se expandiu em direção à Sibéria após o fim do último período glacial. As formas siberianas, *viridanus* e *plumbeitarsus*, apresentam sobreposição em sua área de distribuição e estão isoladas reprodutivamente. *Viridanus* e *plumbeitarsus* apresentam diferenças na coloração das asas, no canto e nas rotas de migração. No entanto, há variação gradual nestes caracteres ao longo do anel, e essas duas formas estão conectadas por formas intermediárias que ocorrem no Himalaia (IRWIN, BENNSCH e PRICE 2001; IRWIN et al. 2005).

Um aspecto particularmente interessante desta espécie em anel é que *viridanus* e *plumbeitarsus*, apesar de mais distintas e isoladas reprodutivamente, aparecem ser mais similares ecologicamente. Dada a extensão da área de distribuição do complexo, há um gradiente latitudinal de condições ambientais entre as populações siberianas e as himalaias. Além disso, o canto das formas siberianas é mais longo e complexo do que o das formas himalaias. Durante a expansão em direção ao norte, as populações siberianas podem ter sofrido pressão seletiva paralela pelo aumento da complexidade e do comprimento do canto. A seleção sexual gerada pela escolha de parceiros pode ter maior influência sobre o canto nas populações do norte devido às características do ambiente. A maior densidade florestal, menor densidade populacional e menor duração da estação reprodutiva podem resultar em uma maior importância relativa do canto na atração de parceiros, dada uma maior dificuldade de identificação visual. É possível, ainda, que o canto tenha um menor custo relativo no norte, dada a maior disponibilidade de alimento (IRWIN 2000). A diferença entre as rotas de migração das formas terminais também pode ser explicada por pressões seletivas paralelas. Mesmo os indivíduos de *viridanus* e *plumbeitarsus* que coexistem na mesma região na Sibéria adotam rotas de migração diferentes, seguindo a oeste ou a leste do platô Tibetano, respectivamente (IRWIN e IRWIN 2005).

IRWIN, BENNSCH e PRICE (2001) estudaram pela primeira vez a espécie em anel das felosas com o objetivo de demonstrar especiação por distância. A atenuação do fluxo gênico durante o processo de divergência deve ser particularmente importante em casos que a seleção poderia ter atuado favorecendo os mesmos alelos para ambas as formas terminais (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). Como, neste caso, *viridanus* e *plumbeitarsus* são ecologicamente mais similares, este é um exemplo ideal para o estudo do papel do isolamento por distância na especiação. É possível que trabalhos subsequentes tenham sido influenciados por esta abordagem (por exemplo, LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008), já que eles não citam a discussão

¹¹ nome comum usado em Portugal para a palavra “warblers”

semelhante que ocorreu no complexo de *Ensatina* nas últimas décadas do século XX (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). No entanto, resultados posteriores sugerem que pode ter havido um período histórico de interrupção ao fluxo gênico na espécie em anel de *Phylloscopus trochiloides* (ALCAIDE et al. 2014). Apesar da ênfase anterior na divergência na presença ininterrupta de fluxo gênico (IRWIN, BENSCH e PRICE 2001; IRWIN et al. 2005), no trabalho mais recente os autores usam o termo “espécies em anel por isolamento por distância”¹² para se referir a estes casos, e mantêm a classificação deste grupo como uma espécie em anel, apesar da interrupção histórica do fluxo gênico.

Para algumas das espécies em anel propostas com base no padrão geográfico de variação fenotípica, os estudos necessários para distinguir entre esses e outros cenários evolutivos ainda não foram realizados. IRWIN, IRWIN e PRICE (2001) revisam inúmeros exemplos de casos propostos como espécies em anel, e após esta publicação, o complexo de pardais que inclui a espécie *Melospiza melodia* também foi sugerido como um exemplo deste fenômeno, com base em variação morfológica e isolamento reprodutivo entre duas das formas terminais (PATTEN e PRUETT 2009).

1.4 O papel do espaço na especiação por distância

Barreiras ao fluxo gênico tem tido um papel central no estudo da especiação, já que a sua presença tem o potencial de facilitar este processo (COYNE e ORR 2004). Elementos geográficos, como cadeias montanhosas, corpos de água e regiões desérticas, podem atuar como barreiras ao fluxo gênico quando dificultam a dispersão de indivíduos e/ou gametas. Além disso, a dispersão dos organismos também é limitada por fatores endógenos influenciados por atributos específicos de história de vida. Mesmo diante de um espaço plenamente habitável, não é esperado que indivíduos se dispersem de forma ilimitada, devido a restrições fisiológicas ou comportamentais (BOLLIGER, LANDER e BALKENHOL 2014). Essas restrições são os mecanismos que explicam a atenuação do fluxo gênico pela distância em uma área de distribuição contínua, mesmo na ausência de adaptação local (HARDY e VEKEMANS 1999). Na especiação por distância, essa atenuação é o principal mecanismo promovendo a redução do fluxo gênico ao longo do processo de especiação.

Tipicamente, o estudo de fatores limitantes ao fluxo gênico envolve a detecção de dois padrões de variação espacial de marcadores genéticos: i) a correlação entre descontinuidades genéticas e elementos geográficos, que sugere a presença de barreiras geográficas à dispersão; ii) a correlação entre distância genética e distância geográfica, que pode sugerir isolamento por distância (MANEL et al. 2003). Neste último caso, o papel do espaço contínuo na estruturação genética da população é resumido pela distância linear entre pares de indivíduos. Mais recentemente, a dispersão diferencial em um ambiente heterogêneo, composto por áreas de florestas e campos, por exemplo, tem sido incorporada explicitamente como um fator que pode afetar a padrão de estruturação genética das populações (JAQUIÉRY et al. 2011).

O objetivo geral desta tese é investigar o papel de elementos geográficos sobre a especiação

¹²em inglês *isolation-by-distance ring species*

por distância, usando modelos computacionais, e explorando o caso particular de espécies em anel. Quando estes complexos são formados pela expansão de uma população contínua em torno de uma área não-habitável, o surgimento do isolamento reprodutivo se dá com a presença de fluxo gênico, ao longo de todo o processo de divergência. Porém, há estruturação espacial, o que caracteriza a especiação por distância. Este cenário é particularmente adequado ao estudo dos efeitos de elementos geográficos, pois o processo de expansão define uma história de ocupação do espaço. Nestes casos, o efeito de um elemento geográfico sobre a estruturação genética da população pode ser investigado pelo seu posicionamento em diferentes pontos ao longo do anel. As simulações das espécies em anel foram baseadas no modelo proposto por AGUIAR et al. (2009), no qual a reprodução é restrita por um critério espacial e um critério genético. O capítulo 2 descreve o modelo baseado em indivíduos, desenvolvido para simular espécies em anel, e explica porque este modelo é particularmente adequado ao estudo de especiação por distância. Além disso, seus pressupostos são discutidos à luz da teoria em especiação. O capítulo 3 investiga os possíveis destinos de uma população que sofre expansão polacional de acordo com o modelo proposto. Em seguida, estudamos se a forma da área de distribuição da espécie em anel do complexo de *Phylloscopus trochiloides* pode ter afetado a formação e a persistência deste complexo ao longo do tempo. O capítulo 4 trata das condições de formação de espécies em anel e testa modelos que podem explicar como este processo depende da interação entre parâmetros da paisagem e atributos espécie-específicos. O capítulo 5 traz as considerações finais, que discutem as implicações dos resultados para o estudo da especiação e para a aplicação de modelos baseados em indivíduos na pesquisa neste tema.

Modelos baseados em agentes
Modelo de especiação com restrição espacial e genética
Sobre a restrição genética
Sobre a restrição espacial
Modelo neutro de especiação?
Modelo de espécies em anel
Expansão e crescimento populacional
A evolução da população
Detecção de espécies e de espécies em anel

2 — Simulando espécies em anel

2.1 Modelos baseados em agentes

Modelos baseados em agentes (em inglês *agent-based models*) são uma classe particular de algoritmos computacionais que pretendem descrever um sistema de entidades autônomas. Tipicamente, os agentes apresentam características variáveis (UCHMANSKI e GRIMM 1996) e a inhomogeneidade gerada por esta variação pode afetar a dinâmica dos sistemas (DURRETT e LEVIN 1994). Em ecologia, modelos computacionais frequentemente simulam populações compostas por agentes discretos representando indivíduos que interagem entre si e/ou com outras variáveis do sistema. Por esse motivo, o termo modelo baseado em indivíduos (em inglês *individual-based model*) é também usado com frequência nesta área (GRIMM e RAILSBACK 2005).

Modelos matemáticos tiveram papel central no desenvolvimento da biologia evolutiva nas primeiras décadas do século XX. No entanto, o estudo da especiação só passou a receber tratamento matemático após 1960 (GAVRIELTS 2003). WRIGHT (1940) analisou através de modelos matemáticos o possível papel de diferentes processos, como acasalamento não-aleatório, deriva e seleção, na especiação. Porém, neste caso, apesar da análise matemática dos mecanismos, a relação com o surgimento de novas espécies foi feita através de argumentos verbais. O primeiro modelo matemático explícito de especiação foi o proposto por MAYNARD SMITH (1962), e menos de uma década depois a especiação foi estudada por um modelo baseado em agentes pela primeira vez (CROSBY 1970). Desde então, e em especial nas últimas duas décadas, modelos baseados em indivíduos têm tido um papel importante no desenvolvimento da teoria de especiação. A importância da variação interindividual espacial e genética no processo de divergência faz com que modelos baseados em indivíduos sejam uma ferramenta particularmente adequada ao estudo deste tema (DEANGELIS e MOOIJ 2005).

2.2 Modelo de especiação com restrição espacial e genética

Os modelos baseados em agentes desenvolvidos para este trabalho são uma extensão do modelo proposto por AGUIAR et al. 2009. No entanto, são também similares em sua estrutura a outros modelos presentes na literatura (notadamente HIGGS e DERRIDA 1992; GAVRILETS, LI e VOSE 1998; HOELZER et al. 2008). No modelo original, uma população inicialmente composta por indivíduos geneticamente idênticos e distribuídos de forma homogênea no espaço contínuo evolui formando unidades isoladas reprodutivamente na ausência de seleção ambiental. A especiação, neste caso, depende de dois limiares independentes: uma distância genética crítica e uma distância espacial crítica acima das quais dois indivíduos não podem se reproduzir.

2.2.1 Os genótipos e a restrição genética à reprodução

O isolamento reprodutivo se dá a partir do acúmulo de diferenças genéticas. Cada indivíduo será representado por um genótipo haploide composto por genes bialélicos (representados por zeros ou uns). Os loci incluídos no modelo podem ser considerados como os que estão potencialmente envolvidos no isolamento reprodutivo. O genótipo do indivíduo i será representado por:

$$g^i = (\sigma_1^i, \sigma_2^i, \sigma_3^i \dots \sigma_B^i) \quad (2.1)$$

sendo B , o número de loci no genótipo e $\sigma_k^i = 0$ ou 1 .

A distância genética entre dois indivíduos i e j será definida pela distância de Hamming entre seus genomas, que é número de alelos diferentes entre ambos:

$$d_{ij} = \sum_{k=1}^B |\sigma_k^i - \sigma_k^j| \quad (2.2)$$

Indivíduos cuja distância genética d_{ij} for maior que um valor crítico G não poderão se reproduzir, havendo entre eles um mecanismo de isolamento intrínseco.

Este modelo é caracterizado por uma fase haploide, que neste caso é atribuída ao indivíduo, e uma fase diploide, atribuída ao par de indivíduos que irá se reproduzir. No entanto, o mesmo critério de distância genética pode representar incompatibilidades genética intrínsecas que reduzem o valor adaptativo dos seus portadores. Neste caso, a fase diploide é atribuída aos indivíduos, e alguns genótipos são inviáveis, e a fase haploide é atribuída aos gametas.

Interpretações da restrição genética à reprodução

- **Acasalamento assortativo:**

Tradicionalmente, o termo acasalamento assortativo ou acasalamento preferencial se refere a escolha de parceiros reprodutivos por similaridade fenotípica (por exemplo em WRIGHT 1921)^{1g}. Mais recentemente na literatura, o termo acasalamento assortativo tem sido usado para descrever um padrão de correlação positiva entre caracteres fenotípicos de pares reprodutivos. Esta correlação pode resultar da escolha de parceiros reprodutivos por similaridade fenotípica e também de outros processos, inclusive simplesmente auto-

¹Ver página 69

correlação temporal ou espacial (JIANG, BOLNICK e KIRKPATRICK 2013). A escolha de parceiros reprodutivos, a princípio, poderia envolver dois tipos de genes: o que determina o caráter sendo escolhido (por exemplo, cor ou tamanho), e o que determina o próprio comportamento de escolha (por exemplo, preferência por uma certa cor) (LANDE 1981). Em nossos modelos, no entanto, o mesmo conjunto de loci determina o fenótipo sendo escolhido e a preferência por ele. Apesar deste pressuposto ter sido considerado pouco realista (COYNE e ORR 2004), diferentes mecanismos que permitem esta associação tem sido esclarecidos, e é possível que ela seja comum (SERVEDIO et al. 2011). Nos últimos anos, inúmeros exemplos tem sido reportados (MARCILLAC, GROSJEAN e FERVEUR 2005; KRONFORST et al. 2006; HORTH 2007; FUKAMACHI et al. 2009; SHAW e LESNICK 2009; ETGES et al. 2010; GOULD et al. 2010; RICK, MEHLIS e BAKKER 2011; WILEY, ELLISON e SHAW 2012; CONTE e SCHLUTER 2013).

- **Incompatibilidades Bateson-Dobzhansky-Muller:**

Atualmente, há um forte consenso de que o surgimento de interações epistáticas entre dois ou mais loci é uma das principais causas do surgimento do isolamento reprodutivo intrínseco (híbridos interespecíficos estéreis ou inviáveis) (revisão em ORR 1997; COYNE e ORR 2004). Este fenômeno foi explicado independentemente por Dobzhansky em 1936 e por Muller em 1942, através um modelo verbal (ORR 1997; PALMER e FELDMAN 2009). Esse modelo parte da ideia de que, em duas populações alopátricas, diferentes alelos se acumulam ao longo do tempo. Já que esses alelos podem ser deletérios em combinação, as populações, caso voltem a se encontrar, podem estar isoladas reprodutivamente devido à inviabilidade ou esterilidade dos híbridos. Bateson, em 1909, foi, na verdade, o primeiro a propor essa solução para o surgimento do isolamento intrínseco entre diferentes populações. Entretanto, seu trabalho só foi reconhecido posteriormente (ORR 1997; PALMER e FELDMAN 2009). Este conjunto de alelos incompatíveis pode ser denominado de incompatibilidades Bateson-Dobzhansky-Muller (*e.g.* PALMER e FELDMAN 2009), ou, mais comumente, apenas incompatibilidades Dobzhansky-Muller (*e.g.* ORR 1995; TURELLI, BARTON e COYNE 2001; BRIDEAU et al. 2006). O modelo aqui proposto pode ser considerado uma generalização multilocus do modelo de incompatibilidades Bateson-Dobzhansky-Muller (GAVRILETS 2004).

2.2.2 Contexto geográfico da especiação e o isolamento por distância

O contexto geográfico refere-se conjuntamente à posição espacial relativa das áreas de distribuição e ao fluxo gênico entre as populações sofrendo divergência e, como discutido no capítulo 1, é um dos aspectos mais centrais no estudo da especiação. No entanto, as discussões em torno deste aspecto da especiação tem sido dificultadas pelo fato de que as definições de conceitos centrais têm mudado repetidas vezes ao longo das últimas décadas. Alopatria, parapatria e simpatria são três dos termos mais comuns que se referem a contextos geográficos normalmente abordados em pesquisas e textos sobre especiação, e uma das questões principais de interesse tem sido a frequência relativa desses três modos de especiação (COYNE e ORR 2004; NOSIL 2012; THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK 2012).

Tradicionalmente, esses termos referem-se à posição relativa das áreas de distribuição sendo que populações alopátricas seriam aquelas que apresentam distribuição disjunta; parapátricas, as que apresentam distribuições adjacentes e sobreposição parcial; e simpátricas, as que apresentam sobreposição completa em suas áreas de distribuição, ou uma única população ancestral. Essa classificação aparece frequentemente em livros-texto (por exemplo, em RIDLEY 2003). Por outro lado, há uma classificação mais mecanística que se baseia na presença ou ausência de fluxo gênico. Apesar de MAYR (1942) não ter sido explícito sobre o fluxo gênico na sua definição de alopatria, posteriormente ele passou a enfatizar este aspecto na definição de especiação alopátrica (MAYR 1947; MAYR 1963). No entanto, em muitos casos, a definição baseada na posição relativa das áreas de distribuição e a baseada em fluxo gênico classificam de formas diferentes um mesmo sistema. Dois exemplos simples seriam duas populações com distribuição disjuntas que trocam migrantes, ou duas populações com áreas de distribuição completamente sobrepostas que se reproduzem em habitats ou épocas do ano diferentes de modo que o fluxo gênico entre elas seja baixo. Estes exemplos evidenciam que o aspecto importante a ser considerado no contexto geográfico da especiação são os mecanismos biológicos que possam afetar o fluxo gênico, como a capacidade de dispersão dos organismos e de seus gametas (FITZPATRICK, FORDYCE e GAVRILETS 2009; MALLET et al. 2009; THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK 2012).

Modelos de isolamento por distância no espaço contínuo são mais um exemplo no qual o contexto geográfico da especiação não é bem descrito pelo grau de sobreposição entre as áreas de distribuição das populações ancestrais. No modelo de AGUIAR et al. (2009), o espaço é representado por um reticulado bidimensional. Dado que o espaço é contínuo e a população inicial geneticamente homogênea, não é possível distinguir previamente mais de uma população ancestral, o que, em termos espaciais, aproxima o modelo a um cenário de simpatria. Cada indivíduo apresenta um raio de acasalamento (S), e o seu parceiro reprodutivo será escolhido dentro de uma vizinhança de acasalamento definida por este raio. Sendo assim, cada indivíduo pode se acasalar com uma subpopulação que é diferente da dos demais, o que resulta em atenuação do fluxo gênico com a distância. Além disso, os indivíduos podem ser dispersar para um dos 20 sítios adjacentes com uma probabilidade D . Sendo assim, neste modelo o isolamento por distância emerge de um mecanismo explícito: fatores endógenos que limitam a dispersão e área de reprodução dos indivíduos, e a divergência se dá por especiação por distância. Neste caso, pelo critério de fluxo gênico, este modo de especiação seria considerado parapátrico.

Um dos desafios da classificação dos contextos geográficos da especiação baseados em fluxo gênico é que a variação neste processo pode ser descrita em uma escala contínua (BUTLIN, GALINDO e GRAHAME 2008). Partindo de um modelo de populações subdivididas que trocam migrantes e que são internamente panmíticas (modelo démico), GAVRILETS (2003) propôs que a alopatria fosse definida como o caso em que a taxa de migração é igual zero e simpatria, como o caso no qual esta taxa é máxima. Neste sistema, qualquer caso intermediário seria denominado parapátrico. Esta definição matemática tem uma definição verbal correspondente, que pode ser estendida a populações contínuas. Neste caso, populações alopátricas são aquelas entre as quais não há fluxo gênico, simpátricas, as que são globalmente panmíticas e as parapátricas são populações não-panmíticas entre as quais há fluxo gênico (MALLET et al. 2009). Apesar de

ter o mérito de definir claramente esses três conceitos, esta definição transforma a alopatria e a simpatria em casos limites da parapatria, e, se tomada estritamente, quase qualquer população real deveria ser considerada parapátrica. Mesmo assim, ela tem sido bem aceita e aparecido em diferentes publicações (por exemplo, em DIECKMANN 2012; LOSOS et al. 2013).

Dado o interesse em determinar a ocorrência relativa de diferentes contextos geográficos da especiação, seria importante estabelecer uma classificação consistente dos mesmos. Com este objetivo, MALLET et al. (2009) sugerem uma nova definição espacial dos termos alopatria, parapatria e simpatria que incorpora explicitamente a capacidade de dispersão dos organismos. Esta definição flexibiliza as definições de alopatria e simpatria da proposta de GAVRILETS (2003) descrevendo cenários biologicamente mais realistas para ambos, porém os critérios para delimitar as categorias seguem sendo arbitrários. Outros autores têm sugerido uma menor ênfase na divisão do contexto geográfico em categorias e um destaque aos processos biológicos que resultam em divergência. (FITZPATRICK, FORDYCE e GAVRILETS 2009; PINHO e HEY 2010; THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK 2012) Um caminho alternativo seria procurar definir diferentes contextos geográficos com base em transições nítidas na dinâmica de diversificação, o que poderia sugerir a existência de categorias discretas naturais (ROSSINE e AGUIAR 2014). Nestes casos a classificação deve depender não só da configuração espacial e da dispersão dos organismos, mas também outros fatores como o tamanho da população, regime de seleção natural e taxa de mutação. No entanto, ainda não é certo o quanto gerais são os modos de especiação que podem estar associados a transições deste tipo.

2.2.3 Modelo neutro de especiação?

Parte da ênfase no estudo da especiação por distância como descrita neste capítulo tem sido demonstrar que um mecanismo neutro de especiação pode gerar padrões de biodiversidade consistentes com os observados na natureza (AGUIAR et al. 2009; BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b; BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013a; MARTINS, AGUIAR e BAR-YAM 2013; ROSSINE e AGUIAR 2014). No entanto, o termo neutralidade é usado em diferentes contextos em biologia evolutiva, e por isso é importante entender em que sentido este conjunto de modelos pode ser considerado neutro.

De modo geral, a neutralidade em teoria evolutiva é associada à evolução por deriva genética na ausência de seleção (KIMURA 1984). Os modelos aqui discutidos não incorporam seleção ambiental ou interações entre indivíduos além da reprodução e este é, pelo menos em parte, um dos componentes de neutralidade aos quais os autores se referem (ver, por exemplo, AGUIAR et al. 2009). Um outro aspecto importante é que a restrição à reprodução pode ser considerada um tipo de acasalamento assortativo, uma forma de acasalamento não-aleatório que não resulta em seleção em seu contexto teórico mais conhecido (HAMILTON 2009). No entanto, o efeito da assortatividade é dependente de características do sistema de acasalamento, o que pode ser capturado por diferentes implementações em modelos matemáticos e computacionais. De modo geral, os modos de acasalamento não-aleatórios podem ser divididos em seletivos e não-seletivos, e o tipo seleção que emerge destes cenários é sexual (GAVRILETS 2004). Quando o sucesso reprodutivo depende da taxa de encontros entre os indivíduos, o acasalamento assortativo

gera seleção sexual positivamente depende de frequência (*i.e* formas raras são desfavorecidas) (KIRKPATRICK e NUISMER 2004; OTTO, SERVEDIO e NUISMER 2008; AGUIAR et al. 2014). Neste caso, assume-se que os organismos não podem triar a população para escolher o seu parceiro reprodutivo, o que é uma forma simples de impor um custo à seletividade, já que o indivíduo pode ser pareado com outro que seja incompatível. Na ausência de qualquer custo à seletividade, o acasalamento assortativo não gera seleção (GAVRILETS 2004).

A forma de implementar o acasalamento assortativo adotada nos modelos de especiação por distância que serão explorados nesta tese é similar à proposta por HIGGS e DERRIDA (1992). Como detalhado anteriormente (seção 2.2.1), há um limiar de distância genética acima do qual dois indivíduos não podem se reproduzir, e esta distância é medida como o número de diferenças locus-a-locus entre um par de indivíduos haploides. HIGGS e DERRIDA (1992) demonstraram que o seu modelo é neutro desde que cada indivíduo possa selecionar parceiros em potencial ao acaso até encontrar um para o qual a sua distância genética seja menor que o valor crítico. Neste modelo a população é panmítica, o que permite que toda a população seja triada para escolha do parceiro reprodutivo, ou seja o custo à seletividade é praticamente nulo. Nesta proposta, neutralidade se refere à equivalência demográfica entre os indivíduos de qualquer espécie, de modo semelhante ao adotado por HUBBELL (2001).

Esta mesma implementação do acasalamento assortativo foi adotada por GAVRILETS, LI e VOSE (1998) e GAVRILETS, LI e VOSE (2000) estudando populações subdivididas que trocam migrantes. Neste cenário, a distância genética média entre as populações fica abaixo da expectativa neutra devido a seleção contra alelos raros (GAVRILETS, LI e VOSE 1998). A restrição espacial imposta pela subdivisão de populações equivale a impor um custo à seletividade, pois neste cenário há uma limitação no processo de triagem de parceiros em potencial. No modelo de especiação por distância de AGUIAR et al. (2009), a restrição espacial à reprodução é imposta pela existência do raio de acasalamento. Sendo assim, apesar do mecanismo genético de restrição à reprodução, por si só, ser neutro, esses modelos não devem ser considerados estritamente neutros no sentido de ausência de seleção. No entanto, o custo à seletividade é dependente da presença de fluxo gênico, pois é a possibilidade de encontro entre indivíduos incompatíveis que gera variação no sucesso reprodutivo relativo de cada genótipo (ou fenótipo) (GAVRILETS 2004).

Um aspecto importante deste modo de implementar o acasalamento assortativo (ou as incompatibilidades genéticas intrínsecas) é que a especiação é possível mesmo na ausência de restrições espaciais que geram seleção, desde que o número de loci envolvidos na escolha do parceiro seja infinito (HIGGS e DERRIDA 1992). Sendo assim, o limiar para o qual a especiação ocorre é determinado pela relação entre o número de loci envolvidos no processo e o grau de restrição espacial (BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b). Com o aumento do número de loci a dinâmica que gera a especiação pode se aproximar da neutralidade (GAVRILETS, LI e VOSE 2000). Mutações que não geram incompatibilidade localmente podem evoluir puramente por deriva, e quanto maior o número de loci maior o número de genótipos compatíveis. Sendo assim, a especiação com restrição genética e espacial depende da interação entre seleção e deriva, e a importância relativa da seleção depende do número de loci envolvidos no processo e do fluxo gênico.

2.3 Modelo de espécies em anel

O modelo verbal proposto por (MAYR 1942) para formação de espécies em anel (Quadro 1.1 na capítulo 1) contempla pelo menos três aspectos essenciais: i) a expansão de uma população em torno de uma barreira geográfica; ii) a atenuação do fluxo gênico pela distância; e iii) a aquisição de isolamento por pelas formas terminais. Há pelo menos três modelos na literatura cujos resultados podem ser aplicados a espécies em anel. GAVRILETS, LI e VOSE (1998) estudaram o efeito do isolamento por distância em populações lineares, enquanto CHURCH e TAYLOR (2002) e ASHLOCK et al. (2010) implementaram explicitamente a disposição circular característica de espécies em anel. Nos modelos de GAVRILETS, LI e VOSE (1998) e ASHLOCK et al. (2010), a aquisição de isolamento reprodutivo foi estudada explicitamente. Em nenhum dos casos a expansão da população foi incorporada ou o espaço bidimensional foi representado explicitamente. De modo geral, se demonstrou que a formação de espécie em anel é teoricamente possível (em todos os casos) e que esses complexos são instáveis no tempo (apenas em GAVRILETS, LI e VOSE 1998; ASHLOCK et al. 2010).

Nesta seção iremos descrever brevemente o modelo que incorpora expansão populacional no arcabouço desenvolvido por AGUIAR et al. (2009). Esta implementação irá permitir o estudo dos efeitos de atributos geográficos na formação de espécies em anel por especiação por distância.

2.3.1 Expansão e crescimento populacional

Inicialmente, é definida a área total do cenário dada pelo número de sítios presentes do reticulado quadrado de comprimento L e os sítios que integram as barreiras geográficas e não podem ser ocupados por indivíduos. Em seguida, a área total habitável (H) é calculada pela diferença entre sítios totais e sítios inabitáveis. A população inicial é composta por n indivíduos posicionados aleatoriamente na área inicial (H_{ini}), sendo $n = \rho H_{ini}$ e ρ , a capacidade de suporte expressa pela densidade de indivíduos. Esta área inicial será definida nos capítulos seguintes. A reprodução dos indivíduos é afetada pela densidade de indivíduos na sua vizinhança de acasalamento (ρ). A população evolui em gerações discretas. Cada indivíduo se reproduz uma vez e é substituído pelo descendente que resulta desse cruzamento. No entanto, há uma probabilidade Q de que o indivíduo não se reproduza. Nesse caso, um outro indivíduo dentro da vizinhança espacial é selecionado ao acaso para se reproduzir no seu lugar. A cada evento reprodutivo, um indivíduo é escolhido ao acaso da lista de potenciais parceiros reprodutivos (que atendem tanto ao critério da distância espacial, quanto ao da distância genética). O processo de reprodução será detalhado na seção 2.3.2.

2.3.2 A evolução da população

A população evolui de acordo com as seguintes etapas:

1. Um indivíduo i é selecionado e são listados todos os indivíduos dentro de sua vizinhança de acasalamento definida pelo raio S .
2. Dentre esses, são listados aqueles cujas distâncias genéticas em relação ao indivíduo i (Eq. 2.2) sejam menores ou iguais a distância genética crítica G .

3. Desta lista é escolhido um indivíduo j aleatoriamente para a reprodução e geração do descendente i' .
4. Dados os genomas parentais g^i e g^j , o genoma $g^{i'}$ do descendente será gerado por recombinação. Um ponto de permutação k é escolhido aleatoriamente em uma das B possíveis posições de g^i . Os genomas parentais são então combinados gerando dois genomas recombinantes:

$$g^a = (\sigma_1^i, \dots, \sigma_k^i, \sigma_{k+1}^j \dots \sigma_B^j) \quad (2.3)$$

$$g^b = (\sigma_1^j, \dots, \sigma_k^j, \sigma_{k+1}^i \dots \sigma_B^i) \quad (2.4)$$

5. Um dos genomas recombinantes, g^a ou g^b , é escolhido aleatoriamente como genoma $g^{i'}$ do descendente.
6. Uma vez determinado o genoma do descendente, há uma chance de mutação direta ou reversa em qualquer loci (μ).
7. Dada a densidade na vizinhança de acasalamento do indivíduo i definida pelo raio $S(\rho^i)$, se $\rho^i < 0.60\rho$ (ver nota de rodapé), o indivíduo i tem um descendente extra x' , que é gerado da mesma forma que o indivíduo i' (itens 4, 5 e 6).
8. Os descendentes i' e x' gerados substituirão o indivíduo parental i na geração seguinte e podem se dispersar para os 20 sítios mais próximos com uma certa probabilidade D (taxa de dispersão).
9. O mesmo processo é repetido para cada indivíduo da população.
10. Inicia-se uma nova geração.

2.3.3 Detecção de espécies e de espécies em anel

Espécies são definidas como um grupo de organismos conectados por fluxo gênico e separados de outros grupos por isolamento reprodutivo determinado pela restrição genética à reprodução dada pela distância genética crítica G . Esta definição não requer que todos os membros de uma mesma espécie sejam reprodutivamente compatíveis uns com os outros. Dois indivíduos A e B podem ser considerados de uma mesma espécie mesmo que a distância genética entre eles $d(A, B)$ seja maior do que G desde que haja pelo menos um outro indivíduo C para o qual $d(A, C) < G$ e $d(B, C) < G$. Neste caso, os descendentes de A e B poderão trocar alelos indiretamente através dos descendentes de C ou de outros membros da espécie. Sendo assim, a detecção de espécies é feita por agrupamento recursivo de indivíduos com base na distância genética.

Espécies em anel foram definidas no capítulo 1 pela presença de duas formas reprodutivamente isoladas conectadas por fluxo gênico. Dado o método usado para delimitar espécies descrito no parágrafo anterior, dois grupos só são considerados duas espécies quando há isolamento reprodutivo completo entre eles. Neste caso, um espécie em anel é classificada como uma única espécie por este método. Definimos espécies em anel como os casos nos quais apenas

Apesar do texto estar em português, o ponto foi usado como separador decimal e a vírgula como separador de milhar

uma espécies é detectada quando todos os indivíduos são levados em consideração, no entanto, duas espécies são detectadas quando apenas os indivíduos na área de contato secundário são considerados. A área que foi considerada de contato secundário será definida nos capítulos seguintes e a sua variação não afetou qualitativamente a detecção de espécies em anel.

A espécie em anel do complexo de *Phylloscopus trochiloides*

Simulação de populações em expansão

Formação de espécies em anel

Resultados do processo de expansão populacional e divergência

Padrões de variação genética que identificam espécies em anel

Modelagem orientada a padrões

Fatores que podem explicar a persistência de espécies em anel

O efeito da configuração geográfica

O papel da seleção



3 — Espaço e espécies em anel

O papel do espaço na formação de espécies em anel

O conteúdo deste capítulo foi publicado no artigo: Ayana B. Martins, Marcus A. M. de Aguiar, e Yaneer Bar-Yam. 2013. “Evolution and Stability of Ring Species.” Proceedings of the National Academy of Sciences 110 (13): 5080–84. doi:10.1073/pnas.1217034110.

Resumo

Neste capítulo, investigamos o efeito da configuração espacial de barreiras geográficas na aquisição do isolamento reprodutivo. Simulamos, usando um modelo baseado em agentes, a expansão de uma população em volta de uma barreira central de modo que as duas formas terminais, que se encontram do outro lado da barreira, estivessem isoladas reprodutivamente, apesar da existência de fluxo gênico histórico e contemporâneo em torno da mesma. Comparamos padrões de variação genética e espacial dos complexos simulados com os padrões encontrados na espécie em anel de *Phylloscopus trochiloides*, um dos mais bem documentados exemplos deste fenômeno. Nossos resultados mostram que espécies em anel são instáveis e resultam em especiação completa ou homogeneização da divergência adquirida durante o processo de expansão, porém podem persistir por períodos prolongados de tempo, mesmo na ausência de seleção ambiental. Esta persistência é afetada pela configuração espacial e sugerimos que a forma da área de distribuição de *Phylloscopus trochiloides* pode ser importante para a sua existência. Para este complexo, nossa análise sugere que este complexo poderá se separar em múltiplas espécies em 10 mil a 50 mil anos. Este trabalho é um exemplo de como modelos baseados em agentes podem ajudar a entender padrões de distribuição espacial da variação genética e discriminá-lo de atributos geográficos em casos particulares.

3.1 A espécie em anel do complexo de *Phylloscopus trochiloides*

Atualmente, um dos exemplos mais bem documentados de espécies em anel é o complexo de *Phylloscopus trochiloides* que ocorre em volta do Platô Tibetano (IRWIN et al. 2005). A região ao norte deste platô é habitada por dois táxons siberianos que estão isolados reprodutivamente, cujas áreas de distribuição se sobrepõem, e que se originaram a partir da expansão em direção ao norte de populações ancestrais himalaias após o último período glacial. (revisão em IRWIN, IRWIN e PRICE 2001). No entanto, há fluxo gênico contemporâneo entre estes táxons devido a existência de uma cadeia de formas intermediárias em volta da barreira. Uma característica notável das formas siberianas, que ocorrem na área de contato secundário, é que suas áreas de distribuição são muito maiores do que as dos demais táxons. A correlação positiva entre latitude e tamanho da área de distribuição é um padrão marcante encontrado em muitas espécies terrestres do Velho Mundo, especialmente aves e mamíferos (PRICE, HELBIG e RICHMAN 1997), e é denominado regra de Rapoport (STEVENS 1989).

Neste capítulo, estudaremos as consequências de expansões populacionais acompanhadas de isolamento por distância e de mecanismos que permitam a aquisição de isolamento reprodutivo. Nosso modelo permite avaliar o papel de barreiras geográficas e de diferentes atributos dos organismos e da população na formação de espécies em anel. Dada uma população que se expande em volta de uma barreira, podemos supor que, se a diferenciação for rápida o suficiente, pode haver especiação por distância, como mostrado por AGUIAR et al. (2009). Por outro lado, se a diferenciação for lenta em relação ao processo de divergência, as frentes de expansão não estarão suficientemente diferenciadas no momento do contato secundário, resultando em uma única espécie com distribuição circular. Este parece ser o caso, por exemplo, de alguns táxons de peixe-trombeta (gênero *Aulostomus*) que apresentam distribuição circumtropical (BOWEN et al. 2001). A partir dos resultados das simulações, pretendemos demonstrar se um caso intermediário, uma espécie em anel, pode ser formar de modo robusto o suficiente para permitir sua observação em táxons reais. Em seguida, iremos investigar se a configuração espacial característica do complexo de *Phylloscopus trochiloides* pode contribuir para a formação e persistência de espécies em anel. A necessidade de estudar como o arranjo espacial de elementos da paisagem pode resultar em estruturação genética tem sido reconhecida recentemente (BOLLIGER, LANDER e BALKENHOL 2014). Neste contexto, a configuração da área de distribuição deste complexo, caracterizada por uma maior extensão ao norte, é particularmente interessante pois o elemento a ser estudado não são as barreiras à dispersão, mas sim a forma da área de distribuição, que, a princípio, não é plenamente capturada por medidas de distância entre indivíduos. Como isso, pretendemos investigar se elementos da paisagem que tipicamente não são considerados em estudos de populações naturais podem contribuir para a estruturação das populações.

3.2 Simulação de populações em expansão

A expansão de uma população em torno de uma barreira geográfica foi simulada usando o modelo baseado em indivíduos descrito no capítulo 2, seção 2.3. O espaço geográfico foi representado por sítios habitáveis dispostos em um reticulado de 128×142 sítios com duas

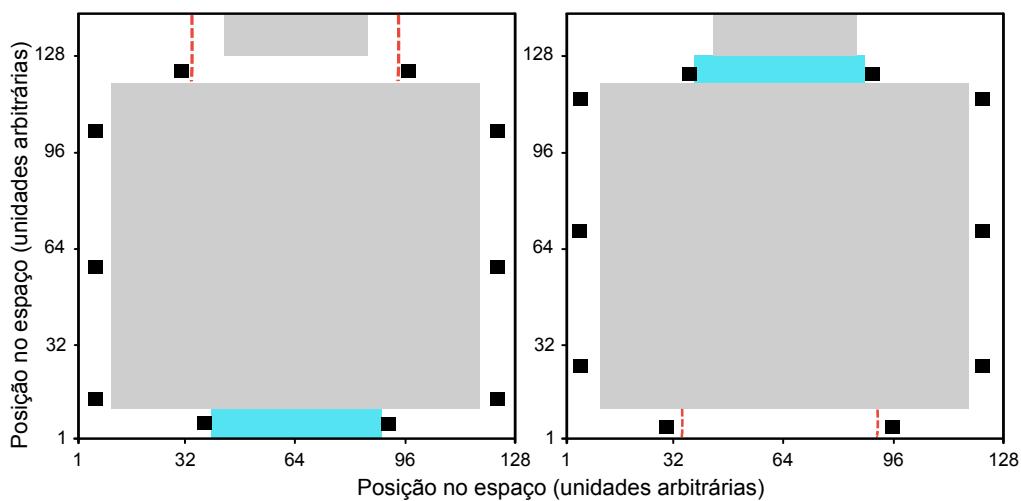


Figura 3.1: Configurações geográficas usadas nas simulações. As regiões mostradas em cinza não podem ser ocupadas por indivíduos. Os indivíduos da população inicial foram distribuídos aleatoriamente na área mostrada em azul, acima ou abaixo da maior barreira dependendo do caso. A área delimitada pela linha tracejada vermelha corresponde a área de contato secundário, usada para definir a formação de espécies em anel. Nos casos em que a população foi amostrada, os indivíduo foram tomados de 10 áreas de amostragem fora da área de contato secundário e distribuídas uniformemente em volta do anel (quadrados pretos).

barreiras geográficas representadas por sítios que não podem ser ocupados pelos indivíduos (Fig. 3.1, onde também estão mostradas a área ocupada pela população inicial e a área de contato secundário usada na detecção de espécies em anel). As barreiras geográficas ocuparam 11796 dos 18176 sítios simulados, deixando 6380 sítios habitáveis. Neste capítulo, incorporamos nas simulações um parâmetro correspondente ao número mínimo de parceiros potenciais (P). Quando há menos do que P parceiros potenciais para um indivíduo, o seu raio de acasalamento (S) aumenta em uma unidade. Se, após esse aumento, o número de parceiros ainda for menor do que P , o processo é repetido. O raio de acasalamento pode ser aumentado em até 10 unidades. Se neste caso, o número de possíveis parceiros ainda for menor do que P , o indivíduo não deixará descendentes. Este parâmetro aumenta a seleção contra indivíduos localizados em uma área ocupada por muitos indivíduos geneticamente distintos.

3.3 Formação de espécies em anel

3.3.1 Resultados do processo de expansão populacional e divergência

As simulações realizadas resultaram em variação genética gradual em torno da barreira geográfica central. Para algumas combinações de parâmetros, as formas terminais presentes na região de contato secundário estavam isoladas reprodutivamente, porém conectadas por fluxo gênico através de indivíduos geneticamente intermediários localizados ao longo da área habitável (Fig. 3.2). Essa configuração caracteriza uma espécie em anel, como definido na seção 2.3.3 do capítulo 2, e demonstra que esses complexos podem ser formados por especiação por distância,

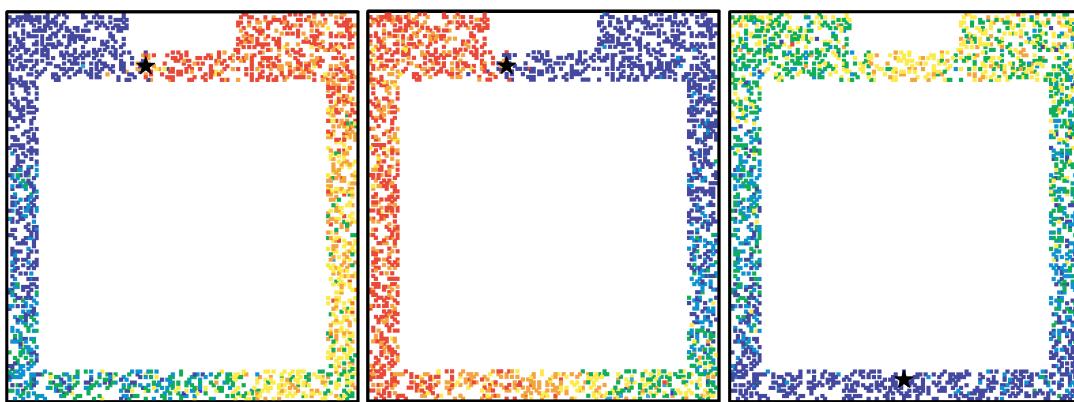


Figura 3.2: Capturas instantâneas de um mesmo momento mostrando distância genética em relação a diferentes indivíduos de referência (estrelas). A simulação aqui mostrada é a mesma da figura 3.6. Os indivíduos mostrados na cor azul escura correspondem a parceiros reprodutivos em potencial para o indivíduo de referência, enquanto os indivíduos mais distantes geneticamente estão mostrados em vermelho. As formas terminais apresentam-se geneticamente distintas e isoladas reprodutivamente (primeiro e segundo quadros). No entanto, ambas estão igualmente diferenciadas em relação aos indivíduos localizados na região de origem da população (último quadro). As demais cores representam distâncias genéticas de acordo com os seguintes intervalos: azul claro [G , $1.15 G$]; verde [$1.15 G$, $1.15^2 G$]; amarelo [$1.15^2 G$, $1.15^3 G$]; laranja [$1.15^3 G$, $1.15^4 G$] e vermelho, maior ou igual a $1.15^4 G$. Esta escala de cores é a que será usada em todas as demais figuras que mostram a distância genética entre indivíduos.

como sugerido por MAYR (1942). A formação de espécies em anel foi sensível à variação no raio de acasalamento (S), distância genética crítica que restringe a reprodução (G), taxa de mutação (μ), densidade populacional (ρ) e taxa de dispersão (D). A dependência entre a sua formação e a variação nestes e em outros parâmetros será explorada em detalhe no capítulo 4. Os efeitos da variação da densidade populacional (ρ) e do taxa de dispersão (D) serão explorados brevemente neste capítulo, enquanto os demais parâmetros serão mantidos constantes ($B = 125$, $S = 9$, $G = 20$, $\mu = 0.0003$ (ver nota de rodapé) e $P = 20$).

Quando uma população se expande em volta de uma barreira, a relação entre velocidade de expansão e divergência determina o destino das populações terminais após o contato secundário. Uma maior densidade populacional dificulta a divergência (AGUIAR e BAR-YAM 2011) e aumenta a velocidade de expansão. Outras propriedades que afetam essa relação incluem propriedades da população e dos organismos (e.g. taxa de crescimento intrínseco, tamanho da vizinhança de acasalamento e taxa de dispersão) e propriedades geográficas (e.g. largura do corredor formado pela barreira e tamanho da barreira), como veremos no capítulo 4. Como esperado, espécies em anel se formam para condições intermediárias entre as que resultam em especiação por distância e as que resultam em uma única espécie (Fig. 3.3). Além disso, estes três possíveis resultados do processo de expansão e divergência com isolamento por distância (mais de uma espécie, espécie em anel ou uma única espécie), podem ser associados a padrões

Apesar do texto estar em português, o ponto foi usado como separador decimal e a vírgula como separado de milhar

específicos de variação genética e de sua distribuição espacial.

3.3.2 Padrões de variação genética que identificam espécies em anel

A redução da dimensionalidade dos dados genéticos por um método de ordenação (análise de componentes principais, nesse caso) permite a identificação de espécies únicas, espécies em anel e múltiplas espécies por inspeção visual do gráfico dos dois primeiros componentes principais (Fig. 3.4 A, B e C, respectivamente). A identificação por inspeção visual corroborou a feita pelo algoritmo descrito na seção 2.3.3 (capítulo 2) em todas as simulações testadas. No entanto, efeitos de amostragem podem confundir os padrões associados a cada caso (Fig. 3.4 D, E e F), o que limita a aplicação desse tipo de identificação em casos reais. A decomposição da variância do componente principal também apresenta um padrão característico para cada caso (ver legenda da Fig. 3.4). O padrão em forma de U na figura 3.4B é característico de espécies em anel. Quando há homogeneização das frentes de expansão após o contato secundário, este padrão em U se curva, assumindo uma forma circular semelhante a um O (processo em andamento na Fig. 3.4A). Em espécies em anel, a distância genética entre indivíduos aumenta linearmente com a distância geográfica medida em volta da barreira, e este padrão de isolamento por distância parece ser mais robusto à amostragem (Fig. 3.5).

3.4 Modelagem orientada a padrões

Contrastamos diferentes padrões observados no complexo de *Phylloscopus trochiloides* com padrões obtidos nas simulações com o objetivo de selecionar o conjunto de parâmetros usado para avaliar o efeito da configuração espacial sobre a formação de espécies em anel. Pretendemos, com isso, não apenas estabelecer se a configuração da paisagem pode contribuir para a especiação, mesmo sem afetar a distância média entre os indivíduos, mas também avaliar se a configuração espacial da área de distribuição de *Phylloscopus trochiloides* pode estar contribuindo para a manutenção desta espécie em anel. Esta abordagem orientada a múltiplos padrões pode orientar decisões a respeito de aspectos estruturais de modelos baseados em indivíduos e reduzir a incerteza nos valores dos parâmetros (GRIMM et al. 2005). No presente trabalho, esta estratégia foi essencial na etapa de parametrização devido a falta das informações necessárias para estimar os valores dos parâmetros do modelo, incluindo o desconhecimento dos mecanismos genéticos envolvidos na aquisição do isolamento reprodutivo neste sistema. Diferentes combinações de parâmetros foram testadas e foi feita uma comparação qualitativa entre padrões (abordagem que tem sido comum neste tipo de comparação (PIOU, BERGER e GRIMM 2009)).

Na espécie em anel mostrada na figura 3.3 e no complexo da espécie *Phylloscopus trochiloides* há variação genética gradual ao longo do espaço geográfico (Fig. 3.6, C e D). Transformando os dados genéticos usando métodos de ordenação, ambos os casos apresentam decomposição similar da variância dos componentes principais (15.9 versus 19.4% para o primeiro componente e 10.8 versus 5.6% para o segundo componente). A distância genética entre indivíduos aumenta linearmente com a distância geográfica em volta do anel (Fig. 3.6, E e F). Para a amostra da figura 3.6, a distância genética média dentro da área amostrada é aproximadamente 3 e a

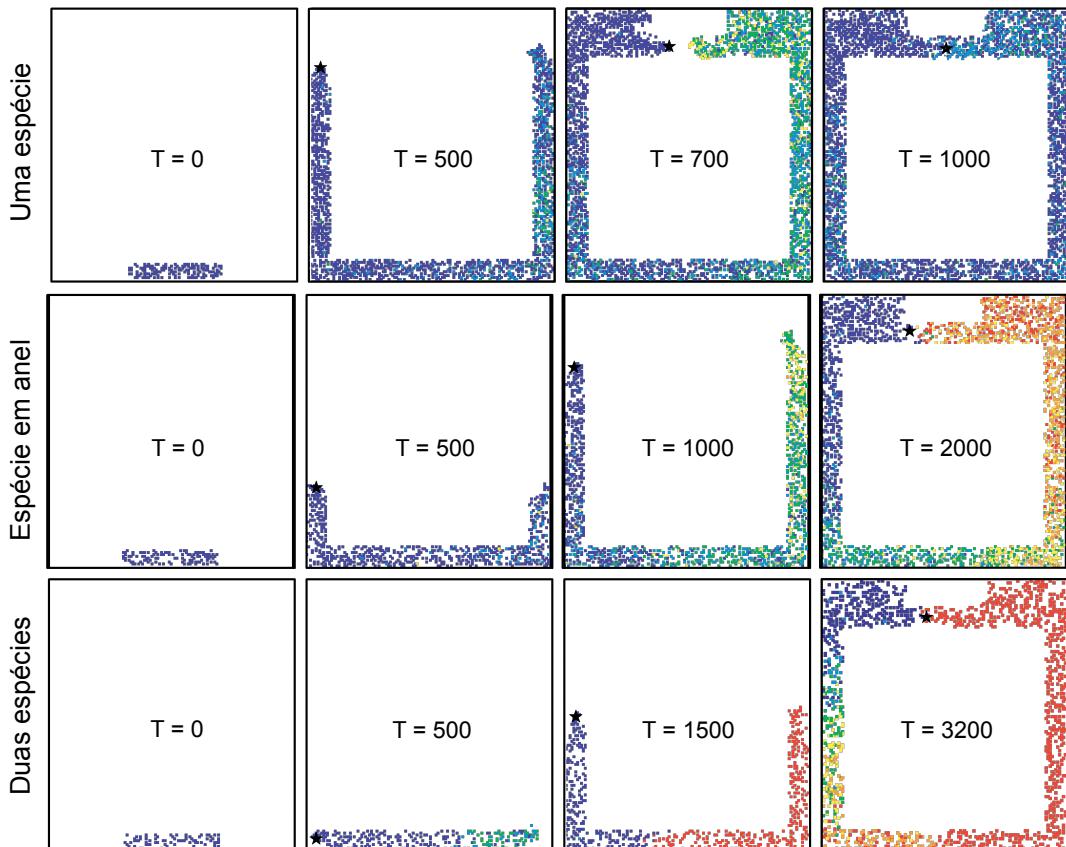


Figura 3.3: Três simulações de expansão populacional em torno da barreira geográfica resultando em uma única espécie, espécie em anel ou duas espécies para diferentes valores de densidade populacional (ρ) e taxa de dispersão (D). T corresponde ao número de gerações. O último quadro mostra cada população algumas centenas de gerações após o contato secundário. As cores representam a distância genética em relação a um indivíduo de referência marcado com uma estrela. Uma única espécie (primeira linha): $\rho = 0.55$ e $D = 0.3$. Espécie em anel (segunda linha): a mesma simulação mostrada na Fig. 3.6, $\rho = 0.35$ e $D = 0.15$. Mais de uma espécie (terceira linha): $\rho = 0.2$ e $D = 0.1$. Neste caso, dois grupos completamente isolados reprodutivamente estão presentes após 1500 gerações.

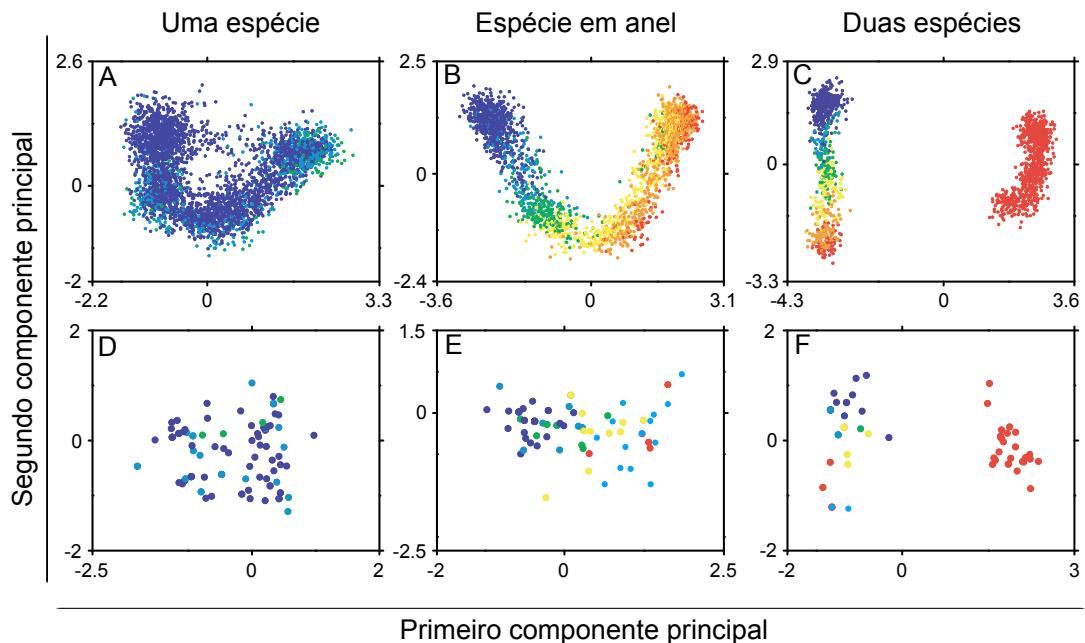


Figura 3.4: Dados genéticos transformados por análise de componentes principais para as três simulações mostradas na Fig. 3.3. As cores representam a distância genética em relação a um indivíduo de referência marcado com uma estrela nessa figura. A segunda linha (D, E e F) mostra os resultados do mesmo método aplicado a uma amostra de 25 loci de indivíduos localizados nas 10 áreas de amostragem mostradas na Fig. 3.1. (A) uma única espécie após 1000 gerações (contato secundário ocorreu após 700 gerações). O PC1 (primeiro componente principal) explica 6.4% da variância e PC2 (segundo componente principal), 3.2%; (B) espécie em anel após 2000 gerações (contato secundário ocorreu após 1400 gerações). O PC1 explica 13.3% da variância e PC2, 5.6%; (C) duas espécies após 3200 gerações (contato secundário ocorreu após 2700 gerações). O PC1 explica 28.2% da variância e PC2, 6.9%. Com amostragem: (D) uma única espécie, PC1 explica 12.2% da variância e PC2, 9.8%; (E) espécie em anel, PC1 explica 17.4% da variância e PC2, 8.7%; (F) duas espécies, PC1 explica 46.1% da variância e PC2, 10.4%.

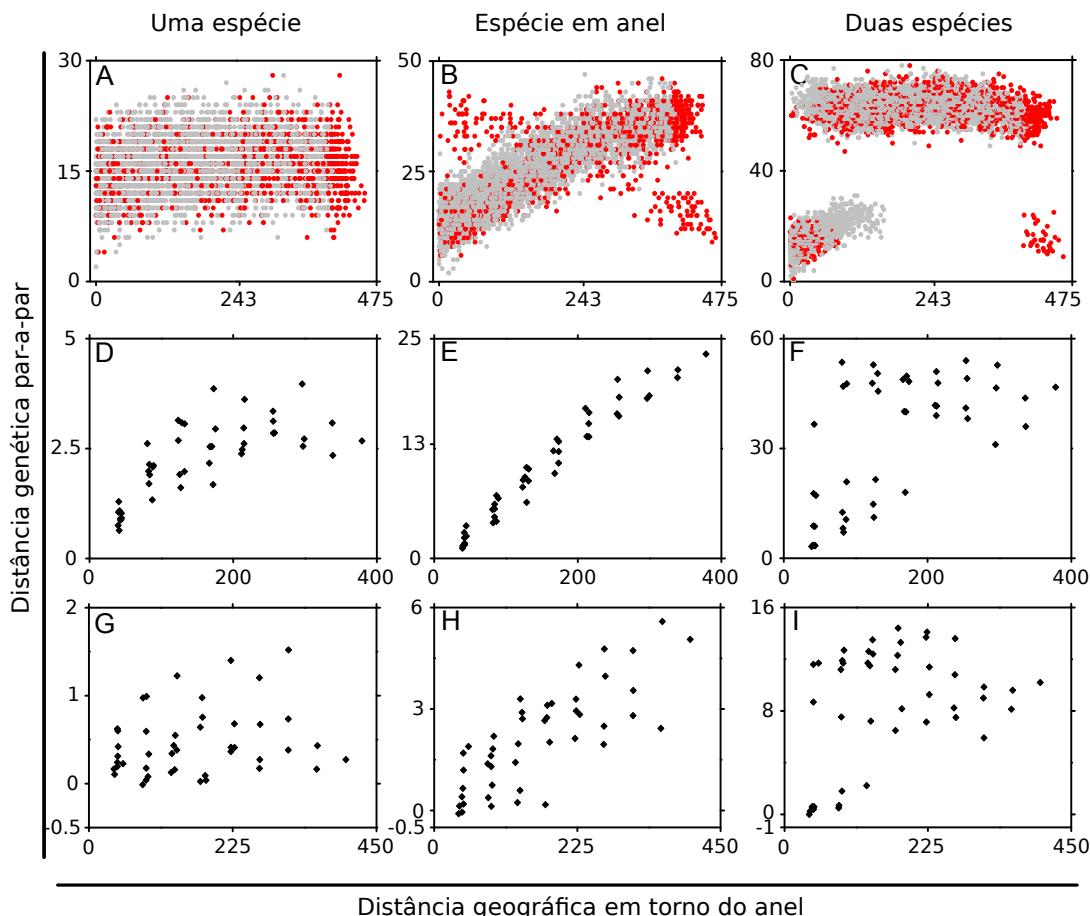


Figura 3.5: Distância genética em função da distância geográfica em volta do anel para as três simulações mostradas na Fig. 3.3 após 10 mil gerações. A distância genética par-a-par entre indivíduos e a distância geográfica em volta da barreira são mostradas em A, B e C para 5000 pares escolhidos ao acaso. Após o contato secundário, as populações terminais se sobrepõem no espaço. Pares para os quais pelo menos um dos indivíduos está localizado na região de contato secundário são mostrados em vermelho (ver Fig. 3.1). Em B e C, os pontos que aparecem no quadrante superior esquerdo e no quadrante inferior direito representam pares para os quais pelo menos um dos indivíduos cruzou a linha central da área de contato secundário, o que resulta na inversão da correlação esperada. A distância genética par-a-par corrigida é calculada pelo número médio de diferenças par-a-par entre duas áreas geográficas diferentes menos o número médio de diferenças entre indivíduos dentro de uma mesma área geográfica (D, E e F). As áreas geográficas foram definidas dividindo o espaço total em dez áreas de mesmo tamanho uniformemente distribuídas em volta do barreira e excluindo a área de contato secundário. O mesmo método foi repetido para uma amostra de 25 loci de indivíduos localizados nos dez sítios de amostragem mostrados na Fig. 3.1 (G, H e I). O gráfico mostrado na Fig. 3.6 é o gráfico H com os eixos reescalados.

Tabela 3.1: Distância genética par-a-par entre sítios de amostragem. Resultados do complexo de *Phylloscopus trochiloides* (adaptados de IRWIN et al. 2005) usando 62 marcadores AFLP e 105 indivíduos em 10 sítios de amostragem são mostrados em azul. Resultados das simulações usando uma amostra de 62 loci e 100 indivíduos dos 10 sítios de amostragem mostrados na figura 3.1 em preto. Na diagonal estão mostrados as distâncias genéticas média dentro de cada sítio. Acima e abaixo da diagonal estão as distâncias genéticas médias par-a-par entre sítios de amostragem das espécies em anel real e da simulada respectivamente. Os sítios de amostragem de *Phylloscopus trochiloides* são os identificados na figura 1A de IRWIN, IRWIN e PRICE 2001 e estão representados na tabela da seguinte forma: A=YK, B=TL, C=AA, D=PK, E=KL, F=MN, G=LN, H=XN, I=ST e J=UY.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A	7.73/ 5.76	7.04	7.60	10.33	11.05	14.50	13.17	17.00	17.36	15.78
B	6.68/ 6.58	6.60	7.20	10.16	11.41	14.94	13.58	17.43	18.16	16.04
C	8.86	8.92	7.16/ 6.40	10.03	10.46	13.80	12.70	15.64	16.99	14.57
D	9.52	9.44	6.94	10.43/ 6.07	10.93	14.81	13.00	14.80	16.00	15.04
E	10.16	10.52	8.50	7.18	10.76/ 6.02	14.57	12.10	14.34	16.95	14.93
F	12.56	13.44	11.42	9.78	7.90	13.33/ 5.80	12.42	14.10	17.00	15.08
G	13.34	14.62	12.24	10.88	8.98	5.14	12.27/ 3.93	13.00	16.44	14.67
H	16.74	17.54	14.64	13.50	10.86	7.60	6.64	10.60/ 5.67	14.21	13.17
I	16.74	17.30	14.98	13.82	10.98	8.10	7.18	5.98	13.64/ 5.31	14.52
J	17.36	8.20	16.54	16.38	14.10	10.46	8.86	8.18	7.46	13.40/ 6.47

distância genética entre áreas amostradas na região de contato secundário é perto de 7. Esse resultado está de acordo com os dados de AFLP de *Phylloscopus trochiloides*, para os quais a distância genética média entre populações na área de contato secundário é cerca de duas vezes a distância média dentro das populações (Tabela 3.1). Isso sugere que populações separadas por metade da distância total em volta do anel já devem estar isoladas reprodutivamente. As populações terminais entraram em contato após cerca de 2000 gerações (Fig. 3.3, linha do meio). Esse número de gerações é consistente com o tempo de expansão de *Phylloscopus trochiloides* associado a expansão do seu habitat. A distribuição do habitat florestal começou a se expandir há aproximadamente 10 mil anos, chegando a área atual cerca de 2000 anos depois (IRWIN e IRWIN 2005). Dado que a espécie tem um ciclo de vida anual e é dependente de áreas florestais (PRICE, HELBIG e RICHMAN 1997), a taxa de expansão populacional nas nossas simulações é consistente com os dados empíricos (IRWIN e IRWIN 2005).

Nossas simulações de espécies em anel pressupõem que a população não apresentava variação genética antes do início da expansão. No entanto, a filogenia mitocondrial do complexo de *Phylloscopus trochiloides* sugere que o tempo do início da divergência é de mais de 1 milhão de anos, tempo anterior ao início do processo de expansão, estimado em 10 mil anos (IRWIN et al. 2005). Apesar disso, nossos marcadores simulados apresentam padrões de variação no espaço semelhantes aos do complexo real. Com o objetivo de investigar essa aparente incongruência, incorporamos em nossas simulações um genoma adicional que não está envolvido no isolamento reprodutivo. A replicação desse conjunto de loci é uniparental e assexuada, de modo equivalente ao que ocorre com o genoma mitocondrial. Mostramos que este genoma assexuado atua como um relógio molecular do tempo total de divergência, enquanto o genoma sexuado, devido a recombinação, guarda a história de divergência recente, neste caso associada a expansão populacional (Fig. 3.7). Este genoma assexuado apresenta um padrão de descontinuidades genéticas marcantes, semelhante ao observado para alguns táxons que sofreram expansão recente e apresentam fluxo gênico contemporâneo (IRWIN et al. 2005; JOSEPH et al. 2008). Caso a divergência anterior à expansão esteja espacialmente estruturada, as frentes de expansão podem corresponder a diferentes ramos dessas diferenciação ancestral (RAUCH e BAR-YAM 2004; RAUCH e BAR-YAM 2005), o poderia resultar em quebras filogeográficas marcantes mesmo na presença de fluxo gênico ao longo de processo de divergência (IRWIN 2002; KUO e AVISE 2005).

3.5 Fatores que podem explicar a persistência de espécies em anel

3.5.1 O efeito da configuração geográfica

Testamos a robustez da formação de espécies em anel à variação na configuração geográfica da área de distribuição comparando os dois cenário mostrados na figura 3.1. Propomos que a maior extensão da área habitável próxima a região de contato secundário poderia aumentar a probabilidade de formação de espécies em anel. Uma maior abundância relativa das formas divergentes pode inibir flutuações genéticas que poderiam resultar em oportunidade reprodutivas capazes de reverter a aquisição do isolamento reprodutivo (NOSIL, HARMON e SEEHAUSEN

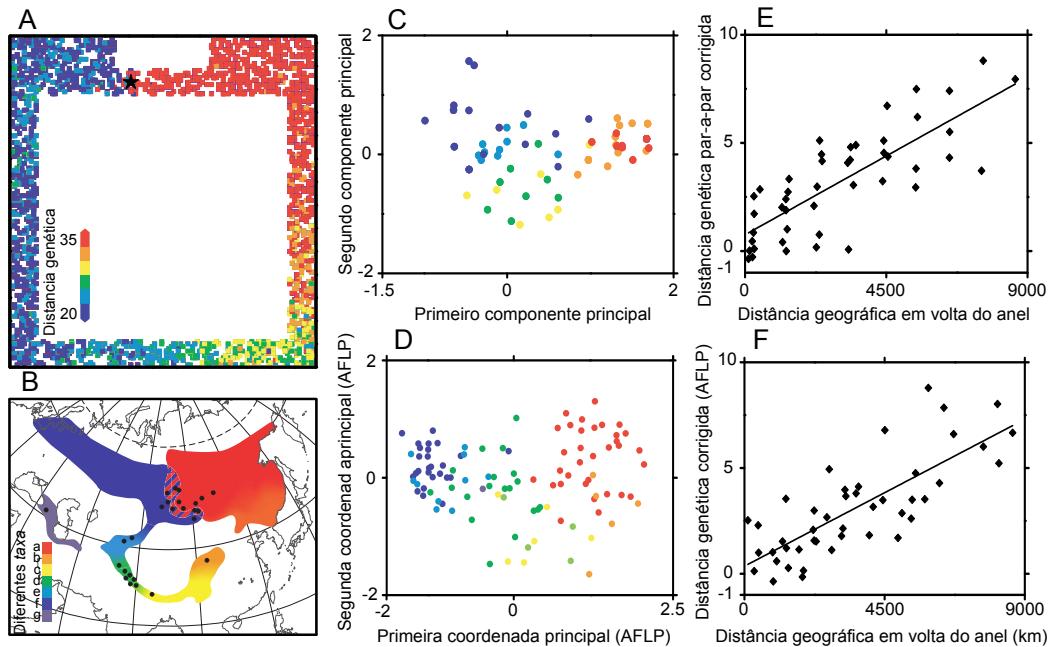


Figura 3.6: Resultados de uma simulação (A, C e E) comparados a dados de uma espécie em anel real (*Phylloscopus trochiloides*) [B, D e F, adaptado de IRWIN et al. 2005]. As cores dos indivíduos representam a distância genética em relação ao indivíduo marcado com uma estrela. O mapa da Ásia (B) mostra a distribuição da espécie em anel na estação reprodutiva com os sítios de amostragem indicados por pontos pretos. As cores representam diferentes táxons: (a), *plumbeitarsus*; (b), *obscuratus*; (c), *trochiloides*; (d), *ludlowi*; (e); (f), *viridanus* e (g), *nitidus*. A área hachurada na Sibéria central indica a região na qual há sobreposição na distribuição de dois táxons. C e D mostram dados genéticos transformados por análise de componentes principais e análise de coordenadas principais, respectivamente. Na população simulada, foram amostrados 25 loci de 85 indivíduos. Para *Phylloscopus trochiloides*, os dados genéticos correspondem a 62 marcadores AFLP (mais detalhes na figura 3.4). As distâncias genéticas corrigidas entre sítios de amostragem foram calculadas como sendo o número médio de diferenças par-a-par entre duas áreas de amostragem menos o número médio de diferenças entre indivíduos dentro da área de amostragem (mais detalhes na figura 3.5). As linhas são ajuste lineares a todos os pontos. As distâncias geográficas e genéticas da simulação foram reescaladas para serem comparáveis ao caso real.

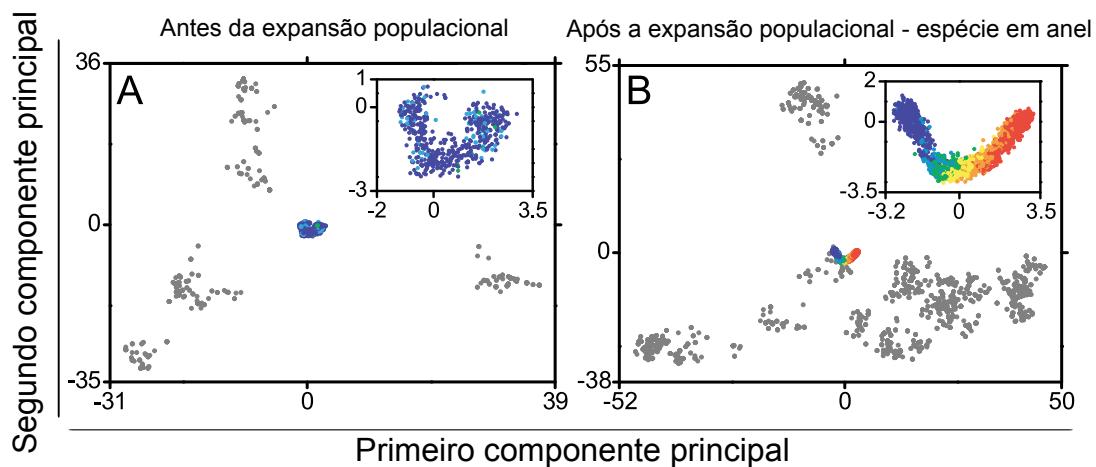


Figura 3.7: Análise de componentes principais dos dados genéticos do genoma que resulta em isolamento reprodutivo (pontos coloridos) e de um genoma assexuado de 1000 loci (pontos em cinza). Todo os loci do genoma assexuado são neutros, não sofrem recombinação e não estão envolvidos no isolamento reprodutivo. A análise de componentes principais foi realizada para cada região separadamente (sexuada e assexuada) e as distâncias resultantes foram normalizadas pela maior distância genética entre dois indivíduos da população para cada região. As cores representam a distância genética em relação a um indivíduo de referência localizado na área de contanto secundário. Azul escuro corresponde aos parceiros potenciais do indivíduo de referência (aqueles para os quais a distância genética é menor do que o valor crítico, G). (A) População que evoluiu por 1 milhão de gerações antes da expansão populacional. (B) Dez mil anos após a expansão populacional (espécie em anel). Os subgráficos mostram os dados do genoma sexuado aumentados.

2009). As simulações confirmaram que a presença de uma área mais extensa de mesmo tamanho, próxima ao ponto de contato secundário, favorece a formação de espécies em anel, mesmo quando o tempo de expansão não é afetado (Fig. 3.8). A maior extensão na área de contato secundário aumenta a extensão das formas isoladas reprodutivamente, e a seleção local contra formas raras limita a sobreposição entre elas, reduzindo as chances de hibridização. A figura 3.9 mostra como a variação na densidade populacional e taxa de dispersão, parâmetros relacionados à velocidade de expansão, afetam a formação de espécies em anel. Os resultados dos dois cenários destacam a importância da configuração espacial na estruturação da variabilidade genética no espaço, e, portanto, no processo de especiação, e que este feito pode ser independente da distância média entre os indivíduos. Comparações entre táxons aparentados que compartilham uma história de expansão em torno das mesmas barreiras geográficas poderiam fornecer evidências empíricas sobre a relação entre atributos geográficos e espécie-específicos na formação de espécies em anel. O gênero *Phylloscopus* é composto por aves dependentes de florestas e acredita-se que as suas áreas de distribuição se expandiram em associação com a expansão de florestas após as glaciações do Pleistoceno (PRICE, HELBIG e RICHMAN 1997). No entanto, *P. trochiloides* é o único caso neste grupo no qual uma espécie em anel parece ter se formado. As espécies no complexo de *P. inornatus*, por exemplo, são consideradas espécies distintas devido a divergência genética e no canto (IRWIN et al. 2001). Outro caso interessante seria o complexo de salamandras que inclui *Ensatina eschscholtzii* que também ocorrem em simpatria com táxons aparentados (WAKE 2009).

Dada a demonstração de que a formação de espécies em anel por especiação por distância é possível, uma questão importante é se as espécies em anel são estáveis à aquisição de isolamento reprodutivo completo ou à homogeneização, e a avaliação da sua persistência no tempo é importante para determinar a sua prevalência na natureza. Sendo assim, estendemos as simulações que resultaram em espécies anel após 10 mil gerações. No cenário no qual mais espécies em anel se formam, elas também persistem por mais tempo, embora eventualmente a maioria se subdivida em mais de uma espécie ou se misture em uma única espécie. O tempo após o qual 90% das espécies em anel simulados já estavam desfeitas foi 130 mil gerações no cenário no qual a sua chance de formação é maior (maior extensão da área próximo à região de contato secundário). Para o outro cenário este tempo foi de 50 mil gerações (Figs. 3.10 e 3.11). Para a simulação mostrada na Fig. 3.6, espera-se que a espécie em anel se divida em pelo menos duas espécies em 10 mil a 50 mil anos. Embora espécies em anel não sejam estáveis, elas podem persistir por tempos bastante longos o que deve ser importante para sua observação na natureza. Estes resultados são um contraponto à ideia de instabilidade e transitoriedade de espécies em anel, sugerida por modelos anteriores (NOEST 1997; GAVRILETS, LI e VOSE 1998; ASHLOCK et al. 2010).

3.5.2 O papel da seleção

Em nosso modelo, a fronteira entre as formas isoladas reprodutivamente na área de contato secundário é mantida pela dificuldade de indivíduos circundados por vizinhos geneticamente diferentes em encontrar parceiros compatíveis. As restrições espaciais e genéticas impostas à

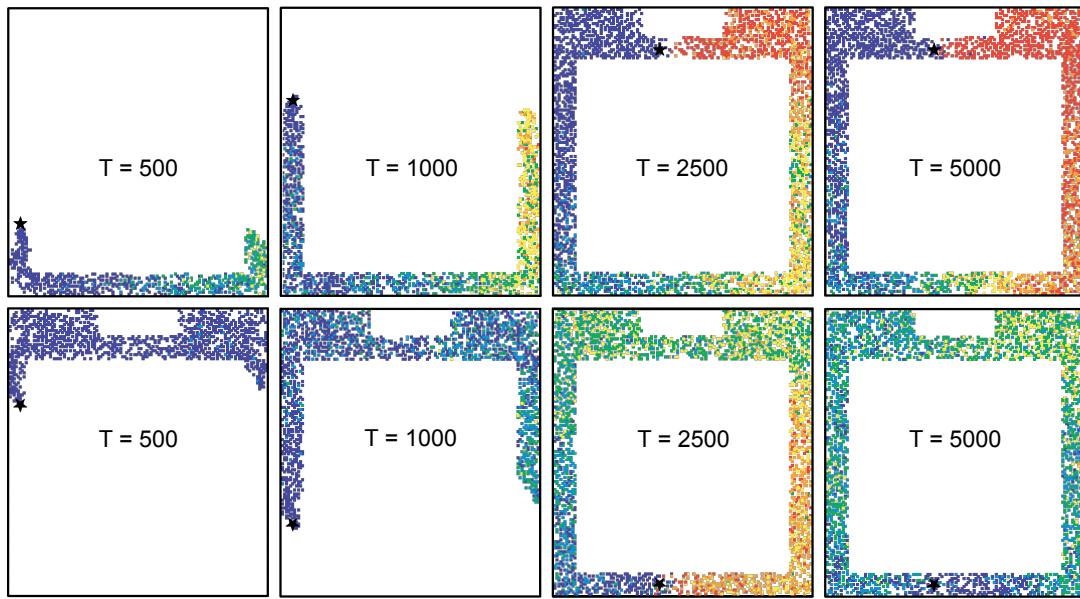


Figura 3.8: Duas simulações de expansão populacional que diferem apenas quanto ao ponto de origem da população em relação a barreira central, ao sul (primeira linha) e ao norte (segunda linha). Como há mais área disponível ao norte, na simulação da primeira linha essa área está próxima a região de contato secundário, enquanto na segunda linha, está mais próxima da região de origem. Em ambos os casos, $\rho = 0.50$ (densidade populacional) e $D = 0.1$ (taxa de dispersão). As cores representam a distância genética em relação a um indivíduo de referência marcado com uma estrela.

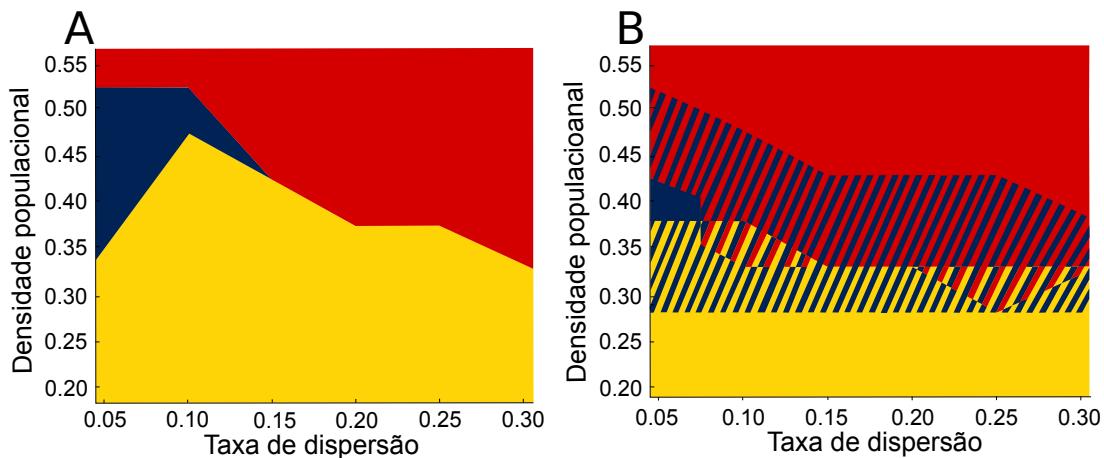


Figura 3.9: Diagrama de fases mostrando a formação de espécies em anel para diferentes valores de taxa de dispersão e densidade populacional após 10 mil gerações simuladas. A área azul representa espécies em anel; a vermelha, uma única espécie; e amarela, múltiplas espécies. Essas áreas foram extrapoladas de 48 combinações de parâmetros com cinco réplicas para cada. A densidade populacional e a taxa de dispersão variou entre 0.05 e 0.03. Nas áreas listradas, onde há sobreposição de cores, réplicas diferentes do mesmo conjunto de parâmetros apresentaram resultados diferentes. A e B diferem apenas na configuração das barreiras geográficas: maior área de distribuição próximo a região de contato secundário (mesmo que a linha superior da Fig. 3.8) ou próximo a região de origem da população (mesmo que a linha inferior da Fig. 3.8), respectivamente.

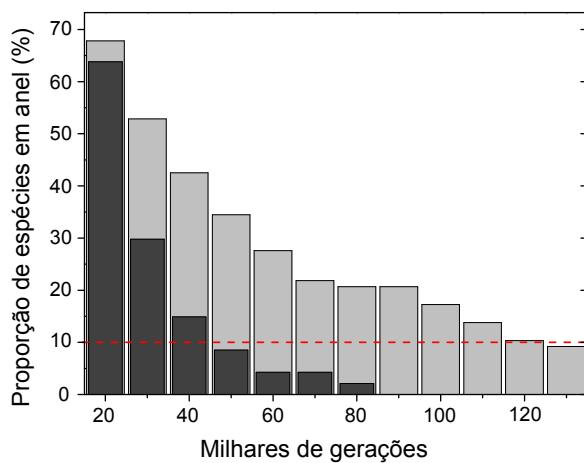


Figura 3.10: Espécies em anel detectadas após 10 mil gerações foram simuladas por gerações adicionais. O histograma mostra a proporção desses anéis que permaneceram após um certo número de gerações adicionais. O cinza claro e escuro representam uma maior área disponível próxima a área de contato secundário ou origem do anel, respectivamente (como mostrado na Fig. 3.1). A linha vermelha tracejada indica 10%.

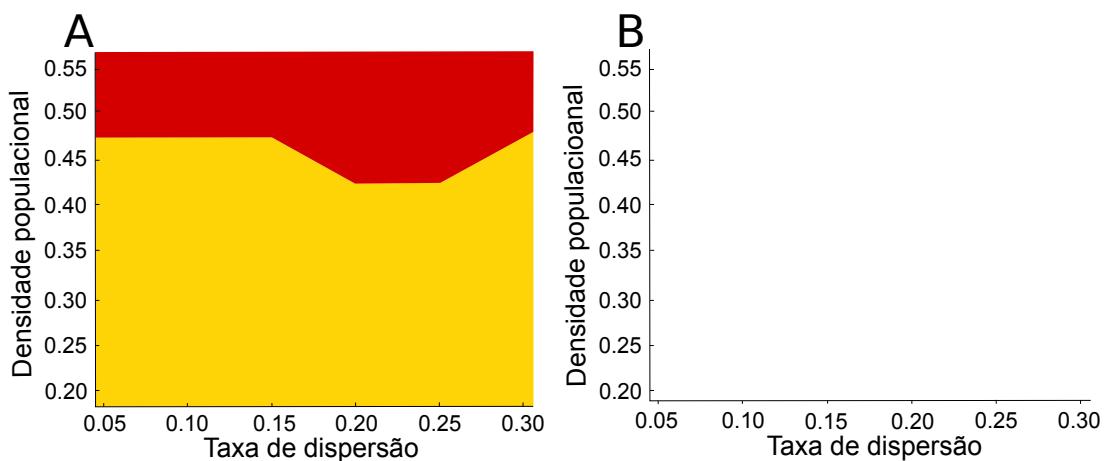


Figura 3.11: Diagrama de fases mostrando a formação de espécies em anel para diferentes valores de taxa de dispersão e densidade populacional após 50 mil (A) e 100 mil (B) gerações simuladas. A configuração geográfica é a que apresenta uma maior área de distribuição próximo a região de contato secundário (Fig. 3.1, lado esquerdo). Esta é a configuração para a qual espécies em anel tiveram maior probabilidade de se formar e persistiram por mais tempo. A área azul representa espécies em anel; a vermelha, uma única espécie; e amarela, múltiplas espécies. Essas áreas foram extrapoladas de 48 combinações de parâmetros com cinco réplicas para cada. A densidade populacional e a taxa de dispersão variou entre 0.05 e 0.03. Nas áreas listradas, onde há sobreposição de cores, réplicas diferentes do mesmo conjunto de parâmetros apresentaram resultados diferentes. A e B diferem apenas na configuração das barreiras geográficas: maior área de distribuição próximo a região de contato secundário (mesmo que a linha superior da Fig. 3.8) ou próximo a região de origem da população (mesmo que a linha inferior da Fig. 3.8), respectivamente.

reprodução resultam em seleção contra formas raras nas áreas adjacentes à região de contato secundário. Este tipo de seleção, além de ser plausível em populações naturais, tem efeito análogo a outros tipo de seleção documentadas na interface entre populações isoladas reprodutivamente (NOSIL 2012), inclusive em espécies em anel (ALEXANDRINO et al. 2005). No entanto, diferente do suposto inicialmente, este processo parece não ser afetado pelo número mínimo de parceiros potenciais (P) imposto na simulação. A formação de espécies em anel foi robusta à variação neste parâmetro individualmente, e em a combinação com densidade populacional e a taxa de dispersão (variados da mesma maneira que na Fig. 3.9). P foi variado de 0 a 20 com um incremento de 2, no entanto, dada a maneira como o modelo foi implementado, mesmo quando $P = 0$ o indivíduo que não tem nenhum parceiro em potencial não pode se reproduzir, ou seja ($P = 0$ é equivalente a $P = 1$).

Embora a seleção ambiental pareça ser importante para alguns caracteres do complexo de *Phylloscopus trochiloides* (IRWIN 2000; IRWIN et al. 2005; IRWIN e IRWIN 2005) e em outras espécies em anel em potencial (por exemplo, em BENSCH et al. 2009; CACHO e BAUM 2012), faltam evidências que possam sugerir uma forte relação entre divergência ecológica e aquisição do isolamento reprodutivo nestes complexos (PRICE 2010). Por exemplo, para a espécie em anel que inclui a salamandra *Ensatina escholtzii*, a divergência em marcadores neutros é um melhor preditor do grau de isolamento reprodutivo do que a divergência ecológica. Como mencionado no capítulo 1, para que seleção ambiental possa explicar diretamente a aquisição do isolamento reprodutivo em espécies em anel, o gradiente de variação ambiental deve ser tal que as condições ambientais sejam mais diferentes entre as formas terminais que são adjacentes. Ainda que seja possível a existência de um gradiente ambiental circular, mais frequentemente as condições ambientais apresentam variação espacialmente linear. Por outro lado, outros mecanismos seletivos podem resultar em uma maior divergência entre as formas de terminais de espécies em anel. Para os táxons do complexo de *Phylloscopus trochiloides*, a escolha do parceiro reprodutivo é feita com base no canto, e as duas formas siberianas apresentam cantos mais longos e complexos do que as formas himalaias. Acredita-se que as duas frentes de expansão tenham sofrido pressões evolutivas paralelas sobre o canto, e que esta seleção tenha sido mediada pelo gradiente latitudinal de variação ambiental. Deste modo, este seria um exemplo da interação entre seleção sexual e ambiental para a aquisição do isolamento reprodutivo (IRWIN 2000). Em nossas simulações, a seleção sexual dependente de frequência gerada pelo acasalamento assortativo que (AGUIAR et al. 2014), juntamente com a restrição espacial à reprodução (AGUIAR et al. 2009) resulta em especiação. É possível que regimes seletivos com dependência de frequência sejam particularmente favoráveis à formação de espécies em anel pois, quando acompanhados de isolamento geográfico ou por distância, podem resultar em divergência entre populações submetidas às mesmas pressões seletivas.

Especiação por distância e espécies em anel

Propostas de condições de formação

- Tempo até o contato secundário
- Tempo até o isolamento reprodutivo

Simulação de espécies em anel

Condições de formação de espécies em anel

- Efeito dos elementos geográficos sobre a formação de espécies em anel
- Entendendo a especiação por distância

Raridade de espécies em anel

4 — Espécies em anel são raras?

Por que espécies em anel são tão raras?

O conteúdo deste capítulo integra o artigo: *Ayana B. Martins e Marcus A. M. de Aguiar.*

“Why are speciation-by-distance ring species so rare?” que está em preparação.

Resumo

Espécies em anel se formam quando uma população se expande em volta de uma barreira geográfica e se diferencia, de modo que as duas frentes de expansão que se reencontram no outro lado da barreira estejam isoladas reprodutivamente. Dada a sua definição, as condições geográficas mínimas que permitem a formação de uma espécie em anel são uma área inhabitável (barreira central) cercada por área habitável. Partindo do contexto geográfico mínimo para a formação de espécies em anel, simulamos a evolução desses complexos por especiação por distância, usando um modelo que inclui reprodução local, acasalamento assortativo, mutação e dispersão. Mostramos que, na ausência de seleção ambiental, espécies em anel são raras e se formam apenas em condições muito restritas. A formação desses complexos por especiação por distância ocorre quando o tempo para o contato secundário e o tempo para o isolamento reprodutivo são da mesma ordem. Mostramos que, nas simulações, ambos os tempos dependem conjuntamente de atributos da paisagem, da população e dos organismos, porém o tempo para o isolamento reprodutivo é melhor explicado pela estruturação populacional gerada pela configuração da paisagem, do que pela reprodução local. Apesar de sua raridade, discutimos que a especiação por distância pode ser particularmente favorecida no caso de espécies em anel devido à ocorrência de expansão populacional. Neste cenário, a estruturação populacional gerada pelo isolamento por distância pode ser acentuada devido a uma maior chance de fixação local e espalhamento de mutações em frentes de expansão.

4.1 Especiação por distância e espécies em anel

No capítulo 1, vimos que, quando uma população se expande em volta de uma área inabitável e há atenuação do fluxo gênico com a distância, uma espécie em anel pode se formar por especiação por distância. Devido ao requisito de presença de fluxo gênico ao longo de todo o processo de divergência para a caracterização deste modo de especiação, é esperado que esse tipo de espécie em anel (em inglês *isolation-by-distance ring species*) seja raro (CACHO e BAUM 2012; ALCAIDE et al. 2014). Dentre todos os potenciais exemplos estudados em maior detalhe (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008; PEREIRA e WAKE 2009), apenas o complexo que inclui *Phylloscopus trochiloides* havia sido considerado uma demonstração de especiação por distância (IRWIN et al. 2005). De fato, como será visto no capítulo 3, esta espécie em anel apresenta padrões espaciais de variação genética que são consistentes com o cenário de expansão de uma única população na presença de fluxo gênico. No entanto, recentemente foram reportadas evidências de que, mesmo neste caso, pode ter havido períodos de isolamento geográfico estrito (ALCAIDE et al. 2014).

Mesmo quando uma população se expande sem interrupção do fluxo gênico entre as frentes de expansão, a formação de espécies em anel depende da interação entre o tamanho da área inabitável e a velocidade de expansão (ASHLOCK et al. 2010). Se a expansão for muito rápida, ou a barreira muito pequena, as duas formas terminais poderão não estar isoladas reprodutivamente no momento do contato secundário, pois não haveria tempo suficiente para a divergência. Por outro lado, se a expansão for lenta demais, o processo de especiação pode se completar antes do contato secundário. Neste caso, duas espécies distintas se formariam e não uma espécie em anel.

Neste capítulo, estudamos a formação de espécies em anel incluindo atributos geográficos explicitamente e simulando um pequena população inicial que aumenta de tamanho, e se expande em torno de uma área central inabitável. Devido à restrição espacial imposta na escolha do parceiro reprodutivo e a continuidade da área de distribuição modelada, as populações evoluíram na presença de isolamento por distância. Propomos expressões para as condições de formação de espécies em anel por especiação por distância (seção 4.2) e, em seguida, contrastamos as expressões propostas aos resultados das simulações. Com esta abordagem, pretendemos avaliar a importância relativa de diferentes mecanismos envolvidos na formação desses complexos e extraír uma expectativa teórica para a ocorrência de espécies em anel formadas por especiação por distância.

4.2 Propondo condições de formação de espécies em anel

Espécies em anel irão se formar por especiação por distância quando o tempo para a aquisição do isolamento reprodutivo entre as frentes de expansão, T_i , e o tempo até o contato secundário, T_e , forem da mesma ordem (MARTINS, AGUIAR e BAR-YAM 2013). Nesta seção, propomos diferentes modelos de como T_i e T_e se relacionam com variáveis demográficas, genéticas e geográficas. Dado que o objetivo é avaliar o efeito do isolamento por distância na especiação, optamos por não incluir seleção ambiental.

4.2.1 Tempo até o contato secundário

Tomaremos como pressuposto que o tempo até o contato secundário é a razão entre o comprimento do anel R e a velocidade das frentes de expansão v_e ($T_e = R/v_e$). Na frente de expansão cada indivíduo pode deixar até dois descendentes, que serão posicionados na vizinhança do indivíduo parental com probabilidade D . Dessa forma, supomos que $v_e = \rho D v_0$, onde ρ é a densidade demográfica, D , a taxa de dispersão e v_0 é uma constante. Assim, temos:

$$T_e = \frac{R}{\rho D v_0} \quad (4.1)$$

4.2.2 Tempo até o isolamento reprodutivo

Consideramos também que há acasalamento assortativo entre os indivíduos. Se a distância genética locus-a-locus entre dois indivíduos for maior do que um valor crítico, G , a reprodução não será possível entre eles. Dois grupos de indivíduos estarão isolados reprodutivamente, quando não houver nenhum par de indivíduos entre eles entre os quais a distância genética seja menor ou igual a G . Em uma população panmítica, o tempo para que G mutações se acumulem por deriva em um genótipo de B loci é $T_G = G/B\mu$, onde μ é a taxa de mutação. Simulações anteriores mostraram que a distância genética média entre dois grupos isolados reprodutivamente é maior do que G (BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b), sendo assim o tempo para o isolamento reprodutivo, T_i , é igual a βT_G , sendo $\beta > 1$. Além disso, consideramos que a reprodução é restrita por uma área de acasalamento, definida por uma distância espacial, S . A reprodução local aumenta a chance de fixação de uma mutação localmente, e, na ausência de barreiras geográficas, o seu efeito pode ser estimado por uma taxa de mutação efetiva que é maior do que μ : $\mu_{ef} = \mu H/S^2$, onde H é a área total ocupada pela população (AGUIAR e BAR-YAM 2011). No caso de espécies em anel, espera-se que esta área aumente a medida que a população cresce. Logo,

$$T_i = \frac{\beta GS^2}{\mu BH_m}, \quad (4.2)$$

onde βG é a distância genética média entre dois grupos a partir da qual há isolamento reprodutivo entre eles e H_m é uma medida da área efetiva ocupada durante o processo de expansão.

A variação na área ao longo do tempo é dada por $H(t) = H_{ini} + Cv_{et}$, onde H_{ini} é a área inicial e Cv_{et} é o quanto a área aumentou devido à expansão no tempo t , sendo C a largura do corredor e v_e , o tempo de expansão descrito na equação 4.1. Para que a expressão 4.2 seja auto-consistente, supomos que o tempo para o isolamento reprodutivo, T_i , é igual ao valor médio do lado direito da equação 4.2 tomado durante a expansão:

$$T_i = \frac{1}{T_i} \int_0^{T_i} \frac{\beta GS^2}{\mu BH(t)} dt \quad (4.3)$$

Resolvendo a integral obtemos:

$$T_i = \frac{1}{Cv_e T_i} \frac{\beta GS^2}{\mu B} \log\left(\frac{H_{fin}}{H_{ini}}\right), \quad (4.4)$$

onde H_{fin} corresponde à área final e $Cv_e T_i$, ao quanto a área aumentou no tempo T_i . Isolando T_i , temos:

$$T_i = \sqrt{\frac{1}{Cv_e} \frac{\beta GS^2}{\mu B} \log\left(\frac{H_{fin}}{H_{ini}}\right)} \quad (4.5)$$

Em uma espécie em anel típica, a largura do corredor é muitas vezes menor do que o comprimento do anel. É possível que esta configuração tenha um papel na estruturação da população. Sendo assim, propomos duas expressões adicionais para o tempo até o isolamento reprodutivo:

$$T_i = \sqrt{\frac{1}{Cv_e} \frac{\beta GC^2}{\mu B} \log\left(\frac{H_{fin}}{H_{ini}}\right)} \quad (4.6)$$

onde C é largura do corredor e assumimos que a restrição espacial à reprodução depende primariamente desta variável. E:

$$T_i = \sqrt{\frac{1}{Cv_e} \frac{\beta GSC^2}{\mu B} \log\left(\frac{H_{fin}}{H_{ini}}\right)} \quad (4.7)$$

onde assumimos que a reprodução local é determinada pela largura do corredor, C , e pelo raio de acasalamento, S .

Uma abordagem de seleção de modelos (BURNHAM e ANDERSON 2013) foi usada para escolher as expressões para o tempo até o contato secundário e o tempo para o isolamento reprodutivo que melhor descrevem os resultados dos modelos baseado em indivíduos. Já que ambas variáveis são tempos e podem assumir apenas valores positivos, consideramos que a dispersão em torno da média segue uma distribuição log-normal. Além das expressões mostradas nas Equações de 4.1 a 4.7, foram testados modelos nos quais foi incluído um termo adicional quadrático, como uma forma de testar o pressuposto de linearidade presente nas equações propostas. Por exemplo, o modelo quadrático da equação 4.1 foi $T_e^{quad} = T_e + T_e^2$.

4.3 Simulação de espécies em anel

Espécies em anel foram simuladas usando o modelo baseado em indivíduos descrito no capítulo 2, seção 2.3. O espaço geográfico foi representado por sítios habitáveis dispostos em um reticulado quadrado com uma barreira central, composta por sítios que não podem ser ocupados por indivíduos. Dessa forma, os cenários simulados podem ser definidos por dois parâmetros independentes: o comprimento do quadrado externo habitável, L , e o comprimento da barreira central inhabitável, L_b . A partir desses dois parâmetros, três pseudo-parâmetros biologicamente relevantes foram calculados: i) a largura do corredor ($C = L - L_b/2$), ii) o comprimento do anel (em inglês *ring*) ($R = L + L_b$), e iii) a área total habitável ($H = L^2 - L_b^2$), logo $H = 2CR$ (Fig.

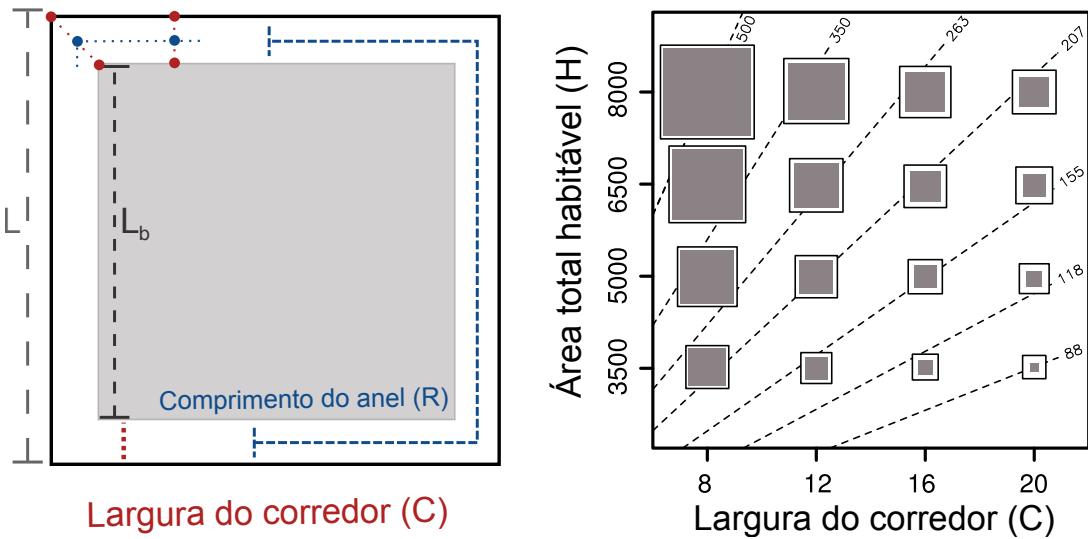


Figura 4.1: O esquema à esquerda representa o tipo de configuração geográfica usada nas simulações. O quadrado cinza representa os sítios que não podem ser ocupados por indivíduos (barreira geográfica). No mesmo esquema, estão mostrados os dois parâmetros geográficos independentes (comprimento do quadrado externo, L , e comprimento da barreira, L_b) e dois dos pseudo-parâmetros (comprimento do anel, R , e a largura do corredor, C). Os dois trios de pontos azuis e vermelhos no canto superior esquerdo demonstram a posição das marcações feitas nos mapas de distribuição de três espécies em anel reais para estimar o comprimento de anel e a largura do corredor nestes casos. O gráfico à direita mostra as diferentes barreiras simuladas para cada valor de largura do corredor (C) e área total habitável (H). As linhas tracejadas são as isolinhas de comprimento de anel, de acordo com a relação $R = H/2C$.

4.1, lado esquerdo). O comprimento do anel corresponde à distância em volta da barreira entre o ponto de origem da população e o ponto de contato secundário. A área ocupada pela população inicial (H_{ini}) foi centralizada no corredor inferior à barreira central e igual a $50 \times C$.

Em muitos trabalhos usando modelos baseados em indivíduos, a exploração do espaço de parâmetros é feita apenas variando um parâmetro por vez. Nestes casos, é escolhido um intervalo para representar os valores que o parâmetro pode assumir, ele é discretizado, e inúmeros valores deste intervalo são testados. No entanto, esta abordagem não permite avaliar o efeito da interação entre diferentes parâmetros. Por outro lado, com o aumento no número de parâmetros rapidamente torna-se inviável explorar todas as combinações possíveis. Uma estratégia alternativa seria amostrar aleatoriamente um número definido dentre essas combinações possíveis. Porém, como o número total de combinações a serem testadas é limitada por razões práticas, muitas regiões do espaço de parâmetros podem não ser contempladas em uma amostra aleatória. A amostragem por hipercubo latino é um método para gerar uma amostra contendo um número definido de combinações de parâmetros que garante uma melhor representação de diferentes regiões do espaço de parâmetros em comparação a uma amostra aleatória (revisão em HELTON e DAVIS 2003; e CHALOM e PRADO 2012).

Para as análises deste capítulo, cem conjuntos de parâmetros foram obtidos por amostragem por hipercubo latino com distribuição uniforme de cada parâmetro. Para aumentar a chance de

amostrar conjuntos que pudessem resultar em espécies em anel, realizamos simulações variando um parâmetro por vez, e usamos os resultados dessas simulações para definir o intervalo das distribuições uniformes usadas na amostragem (Tabela 4.1). Para três dos sete parâmetros do modelo (taxa de dispersão, D ; chance do indivíduo não se reproduzir, Q e raio de acasalamento, S), o intervalo usado na etapa de perturbação individual foi definido pelos valores que estes parâmetros podem assumir. Os parâmetros D e Q , por sua própria natureza, podem apenas assumir valores de zero a um. Como no modelo o espaço é discreto, o parâmetro S , teoricamente, pode assumir valores inteiros de 1 a L (comprimento da área total). No entanto, para os valores de densidade populacional tipicamente simulados, quando $S < 4$ muito frequentemente as populações acabam se extinguindo, pois os indivíduos não encontram parceiros reprodutivos com uma frequência suficiente. O parâmetro $g = G/B$, que corresponde à distância genética crítica definida como uma proporção, e o parâmetro μ também podem assumir valores de zero a 1 teoricamente. No entanto, nestes extremos teóricos de g , a especiação, como definida no capítulo 2, seção 2.3.3, não pode ocorrer. Para o parâmetro μ , os valores de interesse são tipicamente muito pequenos. Os parâmetros que correspondem à densidade populacional (ρ) e o número total de loci no genótipo (B) tiveram a sua exploração limitada devido ao custo computacional de aumentá-los. Além da exploração do espaço de parâmetros feita por amostragem por hipercubo latino, também foram realizadas simulações variando conjuntamente e de modo regular dois parâmetros demográficos (ρ e D) e dois parâmetros ligados ao modo de especiação (S e G).

O tempo até o contato secundário foi definido como o número de gerações para o qual a distância entre as frentes de expansão foi menor ou igual a S , e as simulações foram rodadas por 1000 gerações após o contato secundário. Para a detecção de espécies em anel, o corredor superior foi considerado como área de contato secundário. O grau de isolamento reprodutivo entre dois grupos em divergência aumenta gradualmente, e, por isso, é esperado que uma população em processo de divergência apresente isolamento parcial por um período que antecede a especiação completa. No entanto, o critério usado para delimitar espécies detecta apenas o isolamento reprodutivo completo, como descrito no capítulo 2. Por isso, é esperado que, no período anterior ao estabelecimento do isolamento completo, as duas frentes de expansão oscilem entre serem detectadas como isoladas (duas espécies) ou não-isoladas (apenas uma espécie). Quando esse foi o caso, classificamos como espécies em anel todos os complexos que atenderam aos critérios descrito na seção 2.3.3 pelo menos uma vez na últimas 500 gerações simuladas.

O tempo até que a distância média entre as frentes de expansão fosse maior ou igual a G foi obtido através de um conjunto independente de simulações. Para cada simulação realizada nos cenários mostrados na Figura 4.1, foi realizada uma outra simulação em um cenário caracterizado por um corredor com a mesma largura C e usando o mesmo conjunto de parâmetros e a mesma semente aleatória, porém com um comprimento ilimitado. Nestas simulações foi obtido o tempo até que a diferença média entre as frentes de expansão fosse maior ou igual à distância genética crítica que limita a reprodução (G). Cada frente de expansão foi definida como os 15% do total de indivíduos localizados a uma maior distância da origem da população para cada lado. Esta estratégia foi adotada pois o contato secundário afeta o acúmulo de diferenças entre as frentes de expansão, seja pela possibilidade de hibridização, ou por impedir que a população continue se

Tabela 4.1: Lista de parâmetros das simulações com os intervalos usados na etapa de perturbação individual (um parâmetro variado por vez) e na amostragem por hipercubo latino (HL). A coluna com valores de referência mostra o valor usado para cada parâmetro quando ele não estava sendo variado. A etapa de perturbação individual incluiu 21 valores regularmente distribuídos no intervalo mostrado na tabela, incluindo ambos os extremos. Foram realizadas dez simulações para cada valor. Para todos os parâmetros, espécies em anel se formaram na interface entre a especiação por distância e a existência de uma única espécie no espaço de parâmetros. A partir do intervalo para o qual espécies em anel se formaram, os limites do intervalo usado na amostragem por HL foram definidos pleia inclusão dos dois menores e dois maiores valores adjacentes a este intervalo para os quais esses complexos não se formaram. Por exemplo, para o parâmetro B a etapa de perturbação individual explorou o intervalo de 25 a 525 com um incremento de 25. Espécies em anel se formaram quando B esteve entre 100 e 150. O intervalo usado na amostragem subsequente foi de 50 ($100 - 2 \times 25$) a 200 ($150 + 2 \times 25$). A formação de espécies em anel foi robusta à variação do parâmetro Q , por isso o seu valor foi mantido em 0.30 em todas as simulações subsequentes (ver nota de rodapé).

Descrição do parâmetro	Valor de referência	Intervalo na etapa de variação individual	Intervalo na amostragem por HL
Raio de acasalamento (S)	8	4 – 144	4 – 12
Distância genética crítica (g)	0.2	0.02 – 0.98	0.05 – 0.35
Taxa de dispersão (D)	0.15	0 – 1	0.05 – 0.45
Chance de não se reproduzir (Q)	0.3	0 – 1	Não incluído
Taxa de mutação (μ)	0.0003	0.0001 – 0.01	0.0003 – 0.0011
Densidade populacional (ρ)	0.312	0.015 – 1.5	0.15 – 0.65
Número total de loci (B)	125	25 – 525	50 – 200

expandindo. Para efeito de comparação, foi realizado um outro conjunto de simulações em um corredor horizontal com o mesmo comprimento R e largura C do anel das simulações descritas no parágrafo anterior. Nestes casos, que simulam um anel “aberto”, não há possibilidade de interação entre as formas terminais.

Enquanto a maioria dos parâmetros incluídos neste modelo são difíceis de estimar em populações naturais, os parâmetros geográficos podem ser obtidos por medidas nas áreas de distribuição. O comprimento do anel e a largura do corredor foram estimados para três casos de espécies em anel conhecidos: as felosas do complexo de *Phylloscopus trochiloides* (IRWIN et al. 2005, Fig. 1a), as salamandras do complexo de *Ensatina eschscholtzii* (KUCHTA et al. 2009, Fig. 5a), e o complexo de *Euphorbia tithymaloides* (CACHO e BAUM 2012, Fig. 2). Foram marcados 20 pontos distribuídos regularmente em torno da área central inabitável e centralizados nos corredores dos anéis (exemplificados pelos pontos azuis no canto superior esquerdo da Fig. 4.1), e o comprimento do anel foi estimado pela soma das distâncias entre pontos adjacentes (linha pontilhada azul na Fig. 4.1). Além disso, para cada um dos 20 pontos, dois pontos adicionais e colineares foram marcados: um no limite externo da distribuição e outro no limite interno definido pela área central inabitável (exemplificados pelos pontos vermelhos na Fig. 4.1). A largura do corredor foi estimada pela média das 20 distâncias entre pontos de um mesmo par (a

Apesar do texto estar em português, o ponto foi usado como separador decimal e a vírgula como separado de milhar

linha pontilhada vermelha na Fig. 4.1) mostra a distância para cada par). Ambas as estimativas são rudimentares e visam apenas dar uma ideia geral da relação entre esses dois parâmetros nestes casos.

4.4 Condições de formação de espécies em anel

4.4.1 Efeito dos elementos geográficos sobre a formação de espécies em anel

Em nosso modelo, as espécies em anel correspondem à fronteira da região do espaço de parâmetros para a qual a especiação por distância pode ocorrer. Para algumas combinações de parâmetros, a formação de espécies em anel é robusta (Figs. 4.3 e 4.2), para outras, espécies em anel não foram detectadas nem nesta fronteira (*e.g.* Fig. 4.2, $C = 16$, $H = 3500$, $G = 5$ e $S = 4$). Para cada tipo de barreira, a combinação de parâmetros que resulta em espécies em anel é diferente. Por exemplo, quanto mais estreito o corredor, maior o intervalo de valores de raio de acasalamento (S), distância genética crítica (G), densidade populacional (ρ) e taxa de dispersão (D) para os quais há formação desses complexos, e a sua formação ocorre para valores relativamente menores de densidade populacional e raio de acasalamento, e relativamente maiores de distância genética crítica (Figs. 4.3 e 4.2).

Considerando conjuntamente todas as combinações dos parâmetros não-geográficos, o número de espécies em anel formadas aumentou com o comprimento do anel e com diminuição da largura do corredor (Fig. 4.4). Os cenários para os quais a formação de espécies em anel é mais provável são aqueles que apresentam corredores muito estreitos. Neste casos, nos quais o fluxo gênico é canalizado por um corredor estreito, a estruturação espacial se assemelha a de um sistema unidimensional (EPPERSON et al. 2010), e a diferenciação (WRIGHT 1938), e especiação (AGUIAR et al. 2009) por isolamento por distância são favorecidas. Nas simulações, mais de 90% das espécies em anel foram formadas quando a comprimento do anel foi entre 10 e 62.5 vezes maior que a largura do corredor. Para três das espécies em anel mais estudas recentemente a razão entre comprimento do anel e largura do corredor foram: 10.1 para *Phylloscopus trochiloides*, 14.9 para *Ensatina eschscholtzii* e 16.6 para *Euphorbia tithymaloides*. É possível que a existência de espécies em anel nas condições geográficas que teoricamente mais favorecem a sua formação (canto superior Fig. 4.4) seja limitada pela dificuldade de coesão e persistência de populações com áreas de distribuição tão estreitas. A área de distribuição das espécies está sujeita à variação demográfica e por condições ambientais, e corredores tão estreitos devem ser particularmente susceptíveis ao surgimento de lacunas.

A formação de espécies em anel por isolamento por distância depende da relação entre o tempo até o contato secundário e o tempo até o isolamento reprodutivo. Para o modelo do tempo até o contato secundário, T_e , as simulações forneceram suporte substancial tanto para o modelo linear quanto o quadrático (Tabela 4.2, $\Delta_iAIC < 2$). Este resultado pode ser observado intuitivamente na Figura 4.5 A, na qual a linha sólida e a tracejada se sobrepõem quase que completamente. Nas simulações o tempo até o isolamento reprodutivo, T_i , foi estimado pelo tempo até que a distância média entre as frentes de expansão foi maior ou igual a G , T_G . A relação entre T_i e T_G será discutida em mais detalhe na seção 4.4.3. O tempo até que a diferença

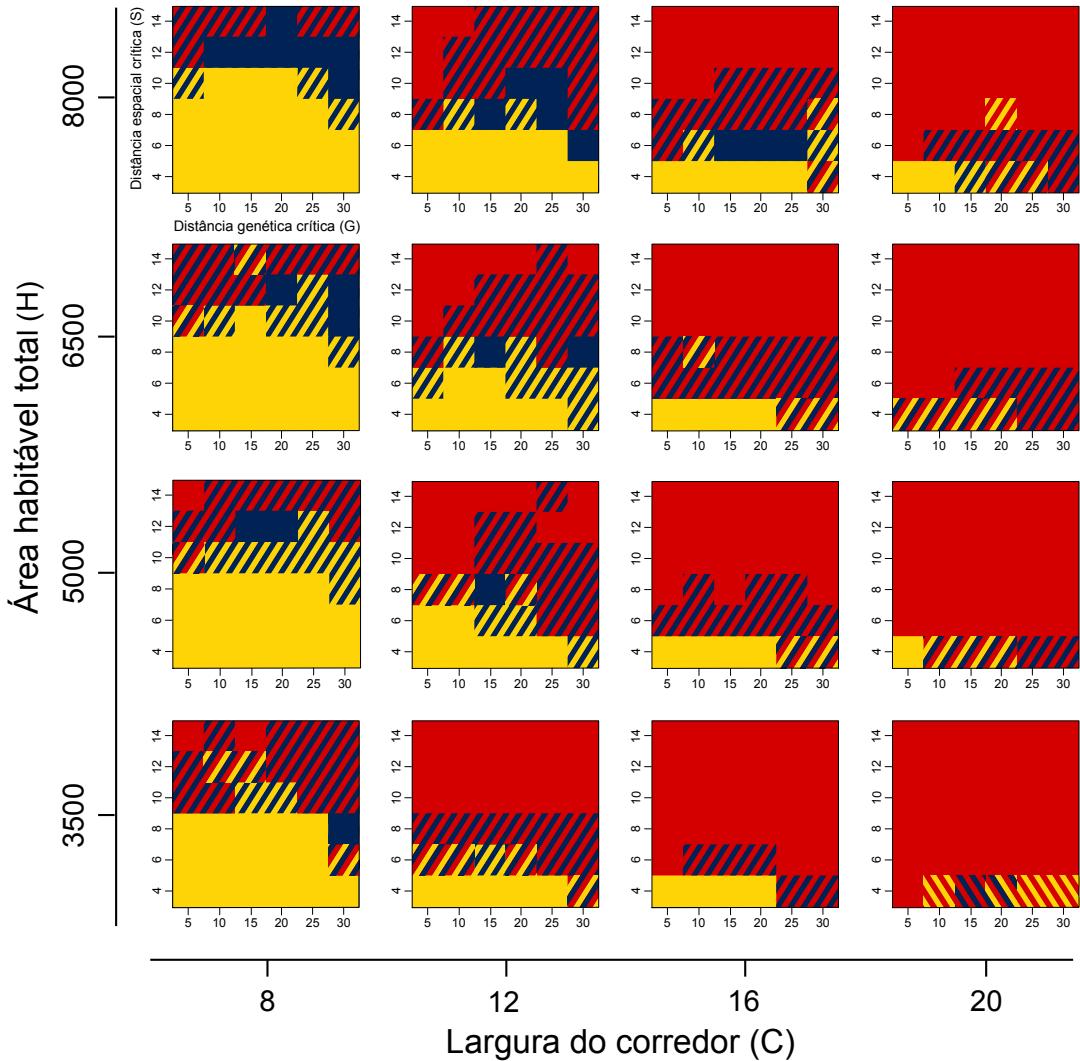


Figura 4.2: Diagrama de fases mostrando as espécies em anel formadas para diferentes valores de raio de acasalamento (S) e distância genética crítica (G) para cada uma das 16 barreiras mostradas na Figura 4.1. A área azul representa espécies em anel; a vermelha, uma única espécie; e amarela, múltiplas espécies. Essas áreas foram extrapoladas de 36 combinações de parâmetros com cinco réplicas para cada. As regiões listradas correspondem a conjuntos de parâmetros para os quais réplicas diferentes apresentaram resultados diferentes. Os valores dos demais parâmetros foram os valores de referência mostrados na Tabela 4.1.

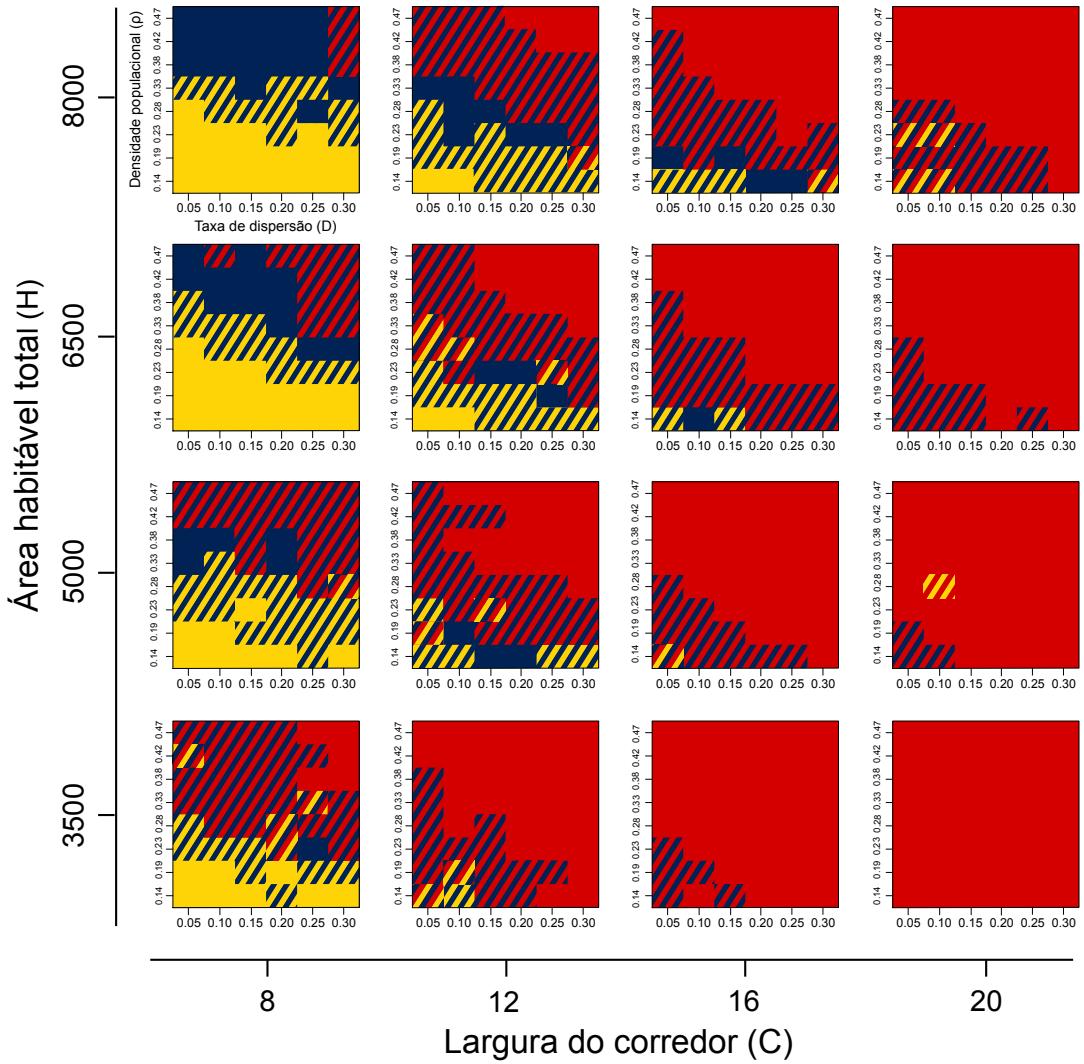


Figura 4.3: Diagrama de fases mostrando as espécies em anel formadas para diferentes valores de densidade populacional (ρ) e taxa de dispersão (D) para cada uma das 16 barreiras mostradas na Figura 4.1. A área azul representa espécies em anel; a vermelha, uma única espécie; e amarela, múltiplas espécies. Essas áreas foram extrapoladas de 36 combinações de parâmetros com cinco réplicas para cada. As regiões listradas correspondem a conjuntos de parâmetros para os quais réplicas diferentes apresentaram resultados diferentes. Os valores dos demais parâmetros foram os valores de referência mostrados na Tabela 4.1

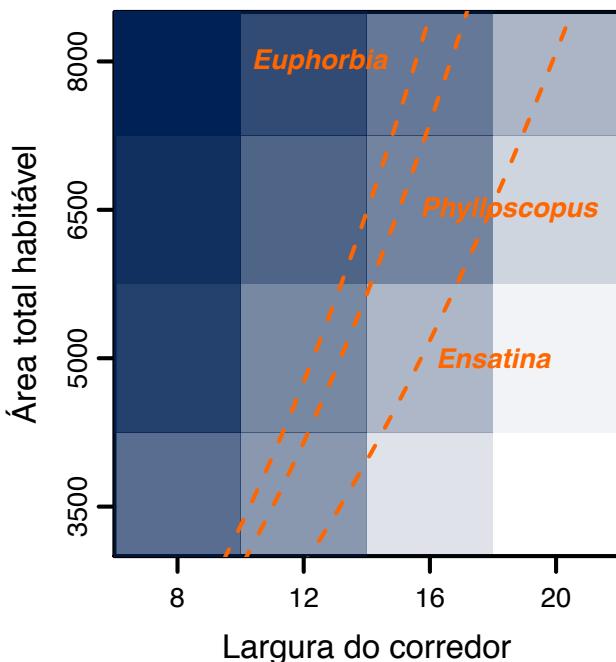


Figura 4.4: Relação entre formação de espécies em anel e atributos geográficos. A intensidade da cor representa o número de espécies em anel formadas para cada barreira, que variou de 26% do número total de simulações, no canto superior esquerdo, a 0, no canto inferior direito. Três espécies em anel reais (de *Euphorbia tithymaloides*, de *Ensatina eschscholtzii* e de *Phylloscopus trochiloides*) são representadas por isolinhas de relação entre comprimento do anel e largura do corredor cujas estimativas foram obtidas por medições em suas áreas de distribuição.

entre as frentes de expansão fosse maior ou igual a G obtido das simulações foi melhor descrito pela expressão quadrática que considera que o fluxo gênico é restrito pela largura do corredor, e não pelo raio de acasalamento, ou ambos (Tabela 4.2 e Fig. 4.5 B). Estes resultados se mantêm mesmo considerando apenas os cenários que se sobrepõem às linhas que representam as razões R/C dos três casos reais (Fig. 4.4), e sugerem que, para a formação de espécies em anel, a configuração espacial pode ser mais determinante para a estruturação da população do que os fatores endógenos de restrição espacial à reprodução e à dispersão. No entanto, quando o corredor é mais largo, a formação de espécies em anel requer que o raio de acasalamento seja menor que $C/2$ (últimas duas colunas da Fig. 4.2, quando $C = 16$ ou $C = 20$), o que sugere uma contribuição pelo menos parcial desses fatores em alguns casos.

Para investigar até que ponto os atributos geográficos podem ser responsáveis pelo isolamento, realizamos simulações adicionais aumentando o raio de acasalamento até que $S = L_b$. Pelo menos para alguns cenários, espécies em anel podem se formar desde que o raio de acasalamento seja menor do que o comprimento da barreira. Este é mais um resultado que aponta para o papel essencial da configuração espacial de atributos geográficos na formação de espécies em anel formadas por especiação por distância.

4.4.2 Entendendo a especiação por distância

A especiação por distância foi proposta por MAYR (1942) para explicar especificamente a formação de espécies em anel. No entanto, o elemento essencial deste modo de especiação é a atenuação do fluxo gênico com a distância. O isolamento por distância pode resultar na aquisição de isolamento reprodutivo em um espaço contínuo, mesmo na ausência de seleção ambiental (AGUIAR et al. 2009; BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b).

Tipicamente, o isolamento por distância é representado de duas maneiras: subpopulações

Tabela 4.2: Lista dos modelos para o tempo até o contato secundário, T_e e o tempo até o isolamento reprodutivo, T_i , mostrando o número de parâmetros estimados (K), valores de log-verossimilhança ($\log(\mathcal{L})$), diferença para o critério de informação de Akaike (AIC) de menor valor ($\Delta_i AIC$) e pesos de Akaike (w_i). Dentro de cada conjunto (modelos de T_e ou T_i), os modelos estão ordenados por $\Delta_i AIC$.

Descrição do modelo	K	$\log(\mathcal{L})$	$\Delta_i AIC$	w_i
T_e como um função quadrática	4	-920.50	0	0.53
T_e como uma função linear (Eq. 4.1)	3	-921.60	0.21	0.47
T_i como uma função quadrática de C^2	4	-5686.84	0	> 0.999
T_i como uma função linear de C^2 (Eq. 4.6)	3	-5713.56	51.43	< 0.001
T_i como uma função linear de SC (Eq. 4.7)	3	-5802.64	229.58	< 0.001
T_i como uma função linear de S^2 (Eq. 4.2)	3	-5959.75	543.81	< 0.001

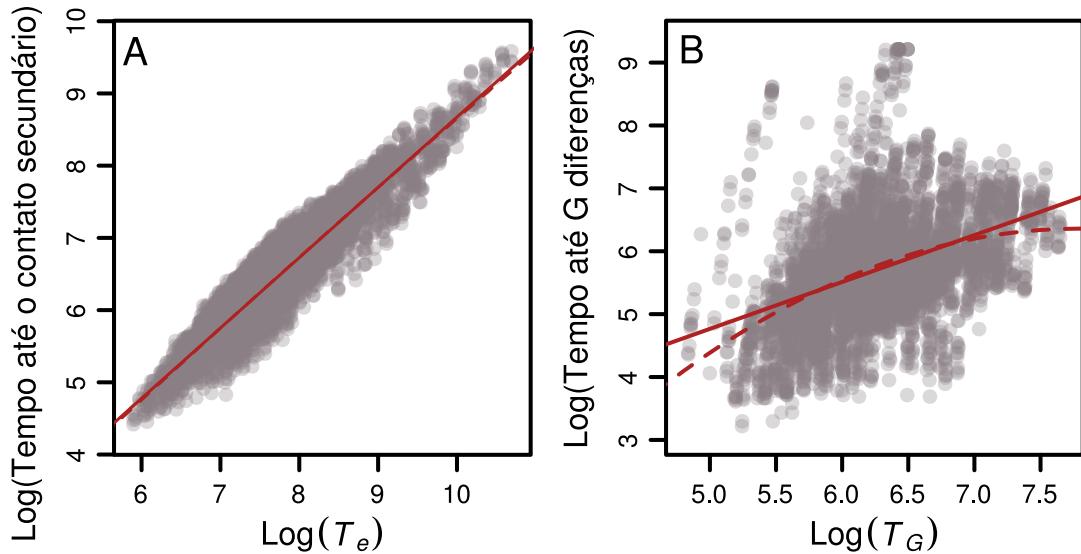


Figura 4.5: Resultados das simulações que usaram as combinações de parâmetros resultante da amostragem por hipercubo latino comparados ao que seria esperado pela expressão selecionada em cada caso dentre as sugeridas na seção 4.2. (A) Logaritmo do tempo até o contato secundário obtido nas simulações pelo logaritmo do tempo esperado como proposto na equação 4.1. Tanto o modelo linear (linha sólida), quanto o quadrático (linha tracejada) dão suporte substancial ao resultados simulados. (B) Logaritmo do tempo até que a diferença média entre as frentes de expansão fosse maior ou igual à distância genética crítica G . O modelo selecionado foi o quadrático no qual o tempo depende da largura do corredor C (linha tracejada). A versão linear do mesmo modelo, apesar de não explicar satisfatoriamente a variação resultante das simulações, também foi incluída no gráfico (linha sólida).

distintas entre as quais a dispersão depende da distância e uma população contínua para qual há restrição espacial à dispersão. No primeiro caso, há barreiras externas ao fluxo gênico, que resultam no isolamento parcial entre as subpopulações. No segundo, a dispersão é limitada por fatores endógenos (como o raio de acasalamento que é um atributo espécie-específico). Neste capítulo, mostramos que barreiras externas podem ser o principal fator a gerar isolamento por distância, mesmo em populações contínuas. Muitas das simulações que resultaram em mais de uma espécie na presença da barreira resultariam em uma espécie na sua ausência. Nesses casos, a especiação é resultado do aumento da distância média entre os indivíduos devido às restrições impostas pela barreira. Estes resultados destacam o papel potencial de barreiras geográficas em cenários de especiação parapátrica. Frequentemente, a detecção de barreiras ao fluxo gênico em populações naturais é feita pela correlação entre atributos geográficos e descontinuidades genéticas (*i.e.* quebras filogeográficas) (revisão em MANEL et al. 2003). No entanto, em nossas simulações as barreiras geográficas afetam o fluxo gênico sem interrompê-lo e, nestes casos, as quebras filogeográficas podem aparecer em qualquer ponto em torno da barreira. Uma melhor estratégia para inferir barreiras históricas ao fluxo gênico seria buscar a coocorrência de descontinuidades genéticas em diferentes marcadores independentes em um mesmo ponto no espaço. (KUO e AVISE 2005; PEREIRA e WAKE 2009). Mesmo assim, o efeito de barreiras que contribuem para a estruturação da população sem interromper o fluxo gênico não estaria sendo avaliado.

Em nosso modelo computacional, não há seleção ambiental, no entanto há mecanismos que geram outros tipos de seleção. O acasalamento assortativo gera seleção sexual que favorece combinações específicas de alelos (AGUIAR et al. 2014). Esta seleção se inicia apenas quando há pelo menos um par de indivíduos interagindo localmente entre os quais a distância genética é maior ou igual ao valor crítico G . Sendo assim, há uma fase neutra na qual há isolamento por distância e a estruturação espacial é gerada exclusivamente pelo balanço entre fluxo gênico e deriva. Por estar condicionada às taxas de encontro entre os indivíduos, a seleção gerada pelo acasalamento assortativo é positivamente dependente de frequência (KIRKPATRICK e NUISMER 2004; AGUIAR et al. 2014). Sugerimos que este processo pode contribuir para a diferenciação entre diferentes regiões espaciais, pois a seleção estaria atuando sobre a divergência ocorrida na fase neutra que resulta em variação nas frequências alélicas ao longo do espaço. Este modo de especiação é similar à especiação por ordem de mutação (em inglês, mutation-order speciation) na qual a divergência ocorre devido a pressões seletivas similares que resultam na fixação de diferentes mutações em locais diferentes (revisão em SCHLUTER 2009). Todavia, como o próprio nome sugere, a especiação por ordem de mutação ocorre pela fixação diferencial de novas mutações. Por outro lado, no modelo aqui apresentado, tanto a variação gerada por novas mutações, quanto a variação gerada por isolamento por distância podem contribuir para a divergência. Após a fase neutra de divergência, a seleção poderá atuar sobre a variação já presente na população (em inglês standing variation), o que pode facilitar o processo inicial de diferenciação.

Além disso, a deriva genética pode ter um papel particularmente importante em espécies em anel formadas por isolamento por distância devido à expansão populacional. Neste caso,

mutações que surgem nas frentes de expansão tem maiores chances de se espalhar do que mutações que se originam em outros pontos da população, através de um processo que em inglês é denominado *surfing* (HALLATSCHEK et al. 2007 e revisão em EXCOFFIER e RAY 2008). Em muitos casos, espécies em anel simuladas perdem o isolamento reprodutivo entre as formas terminais entre milhares e dezenas de milhares de gerações. Esta reversão da aquisição do isolamento reprodutivo poderia ser atribuída a uma eventual hibridização das formas terminais. No entanto, na área de contato secundário há seleção contra tipos raros localmente, o que limita a hibridização e sobreposição espacial das formas divergentes. Em simulações nas quais a formas terminais não podiam interagir (espaço definido como um retângulo de comprimento R e largura C), a perda do isolamento secundário entre as formas terminais também foi observada. Isso sugere a existência de duas frentes de expansão: uma primeira, demográfica, na qual as formas terminais se tornam muito diferenciadas; e uma segunda, genética, que segue homogeneizando a população e reverte parcialmente o processo de divergência ocorrido durante a expansão demográfica, podendo resultar, inclusive, na reversão da aquisição do isolamento reprodutivo.

4.4.3 Raridade de espécies em anel

Em nossas simulações, a formação de espécies em anel por especiação por distância está restrita a uma pequena região do espaço de parâmetros que envolve combinações específicas de atributos da população, dos indivíduos e da paisagem (Figs. 4.2, 4.3, 4.4). Além disso, a formação desses complexos ocorre quando a divergência ocorrida durante a expansão é da ordem da divergência necessária à especiação, sendo que esta depende da distância crítica (G) que restringe a reprodução entre os indivíduos (Fig. 4.6). A amostragem por hipercubo latino utilizou intervalos para cada parâmetro para os quais já se era sabido haver formação de espécies em anel. Sendo assim, a ocorrência de espécies em anel no espaço de parâmetros explorado deve estar superestimada em relação às suas condições de ocorrência para todo espaço de parâmetros possível.

A relação entre o tempo até que a distância média entre as frentes de expansão fosse maior ou igual a G e o tempo até o isolamento reprodutivo pode ser estimada medindo-se a distância média entre grupos recém-isolados, o que equivale a estimar o parâmetro β da equação $T_i = \beta T_G$ (ver Eq. 4.2). Este parâmetro foi então estimado por uma regressão linear (Fig. 4.7, coeficiente angular = 1.018 ± 0.014 , intercepto = 5.747 ± 0.393). O tempo até o isolamento reprodutivo foi estimado corrigindo-se o tempo até G diferenças de acordo com os valores estimados para estes parâmetros ($T_i = 1.018T_G + 5.747$). Em seguida, fizemos um regressão linear entre o tempo para o contato secundário e o tempo para o isolamento reprodutivo usando as simulações mostradas na Figura 4.6. Essas aproximações sugerem que a formação de espécies em anel ocorre quando o tempo até o contato secundário coincide aproximadamente com o tempo para o isolamento reprodutivo (coeficiente angular = 0.9834 ± 0.162 , intercepto = 756.956 ± 55.800). A estimativa para o parâmetro β foi substancialmente menor do que as estimativas para a especiação por distância na ausência de expansão populacional (AGUIAR e BAR-YAM 2011; BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b), e atribuímos essa diferença a presença de fluxo gênico entre as frentes de expansão das espécies em anel, portanto, para esses casos o valor de β deve estar

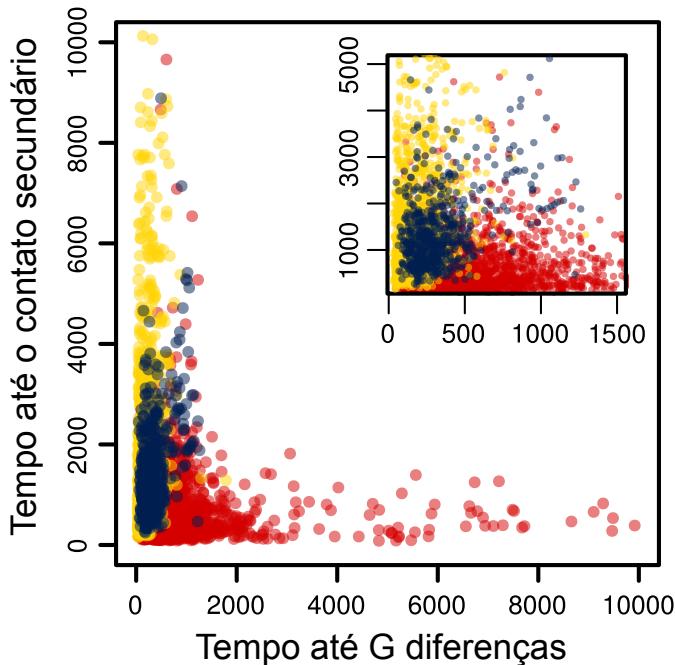


Figura 4.6: A formação de espécies em anel depende de combinações específicas de tempo até o contato secundário e tempo até que distância genética média entre as frentes de expansão seja maior ou igual à distância genética crítica (G). Aqui estão mostradas as simulações que usaram as combinações de parâmetros resultante da amostragem por hipercubo latino. Os pontos azuis representam espécies em anel; os vermelhos, uma única espécie; e os amarelos, múltiplas espécies. O subgráfico mostra as combinações de tempos para as quais mais de 99% das espécies em anel se formaram.

abaixo do limiar de especiação.

Como vimos na seção 4.4.1, tanto o tempo até o contato secundário (T_e), quanto o tempo até que a distância média entre as frentes de expansão seja maior ou igual à distância genética crítica G (T_G) dependem de combinações particulares de diferentes parâmetros do modelo e foram pelo menos parcialmente descritas pelas expressões propostas. Há pelos menos três aspectos que podem explicar porque parte da variação presente nas simulações não foi capturada pelos modelos propostos, principalmente no caso de T_G :

- (i) As simulações são estocásticas, o que resulta em variação mesmo quando todos os parâmetros tiverem os mesmos valores. É possível que o tempo até o isolamento reprodutivo seja mais afetado por efeitos estocásticos, já que a deriva parece ser um mecanismo importante no modo de especiação sendo estudado (seção 4.4.2).
- (ii) Parte dos mecanismos relevantes aos processos sendo estudados podem não ter sido incorporados ou bem representados. Por exemplo, as expressões para o tempo até o isolamento reprodutivo não incorporam uma probabilidade adicional de fixação devido ao processo de expansão. Além disso, nas expressões propostas para T_G a relação linear entre alguns parâmetros não reflete a interação mecanística entre eles. Por exemplo, a expressão da taxa de mutação efetiva, que é usada para obter a equação 4.2, vem de uma aproximação realizada em um modelo estruturalmente diferente (AGUIAR e BAR-YAM 2011).
- (iii) A variação em torno da média pode não ser bem descrita por uma distribuição log-normal. Dada a falta de conhecimento completo sobre como alguns dos parâmetros interagem mecanisticamente, não é possível supor com segurança qual a previsão teórica para a distribuição de valores em torno da média.

Os casos para os quais o tempo esperado T_G variou entre 990 e 1000 (Eq. 4.6) incluíram

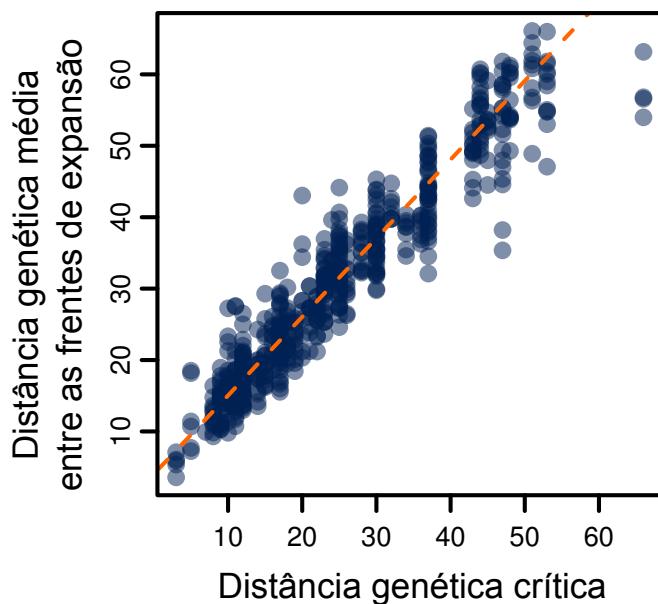


Figura 4.7: Regressão linear entre a distância genética média entre as duas frentes de expansão das espécies em anel recém-formadas (menos de 21 gerações após o contato secundário) e a distância genética crítica G acima da qual dois indivíduos não podem se reproduzir (coeficiente angular= 1.018 ± 0.014 , intercepto= 5.747 ± 0.393).

valores individuais de parâmetros que cobriram entre cerca de 58% e 75% dos intervalos explorados pela amostragem por hipercubo latino. Por exemplo, para a taxa de dispersão (D), o intervalo explorado pela amostragem foi de 0.05 a 0.65, e as simulações dentro do pequeno intervalo de T_G mencionado anteriormente incluíram combinações de parâmetros com valores de D entre 0.16 e 0.52 (72% do intervalo explorado para valores de D). Essas simulações resultaram em valores simulados de tempo até G diferenças¹ entre 236 e 505. Ou seja, uma variação que correspondeu a menos de 0.3% do intervalo total de valores de tempo esperado (T_G), e resultou em uma variação de cerca de 3% do intervalo total de valores de tempos simulados, esteve, contudo, associada a uma grande variação nos parâmetros individuais (de 58% a 75%). Este conjunto particular de casos serve de exemplo para mostrar que a variação nos tempos simulados se relaciona a combinações específicas, e não pode ser explicada pela variação de parâmetros individuais. Este resultado destaca a importância de estratégias de exploração do espaço de parâmetros que visem uma boa representação de diferentes regiões deste espaço. A análise dos resultados desta exploração com base em pressupostos teóricos, como feito neste capítulo, pode ajudar a esclarecer os mecanismos atuando nos modelos computacionais. Além disso, essa especificidade na interação de parâmetros sugere que a formação de espécies em anel deve depender de condições muito particulares.

Globalmente, as condições topográficas mínimas que permitem a formação de espécies em anel podem ser consideradas mais comuns do que o esperado, já que pouquíssimas espécies em anel são conhecidas (MONAHAN, PEREIRA e WAKE 2012). No entanto, dada uma barreira geográfica, apenas algumas espécies para as quais o grau mobilidade está dentro de um pequeno intervalo são candidatas a formação de espécies em anel. Por exemplo, espécies mais móveis, como aves, devem formar anéis em torno de barreiras maiores do que répteis ou mamíferos. Estes fatores devem interagir com os mecanismos genéticos responsáveis pelo isolamento reprodutivo

¹tempo até que a distância média entre as frentes de expansão fosse maior ou igual à distância genética crítica (G) acima da qual indivíduos não podem se reproduzir

de modo que o tempo até o contato secundário seja aproximadamente igual ao tempo para o isolamento reprodutivo. Supondo uma taxa de divergência, w , que incorpora os mecanismos genéticos envolvidos na especiação, inclusive a atenuação do fluxo gênico pela distância, espécies em anel se formam para uma pequena região do espaço de parâmetros para a qual o produto do comprimento do anel (R) pela taxa de diferenciação (w) divididos pela velocidade de expansão (v_e) é aproximadamente 1, *i.e.* $Rw/v_e \sim 1$. Neste modelo, a taxa de divergência incorpora a taxa de mutação, μ ; o número de loci envolvidos no isolamento reprodutivo, B ; a distância genética crítica, G ; e a reprodução local representada pela razão S^2/H_m ou C^2/H_m (ver Eq. 4.2). Nossa trabalho sugere que a presença de condições topográficas adequadas é apenas um dos muitos requisitos associados à formação de espécies em anel por especiação por distância e que, de fato, espera-se que esses complexos sejam extremamente raros na natureza. Por fim, por depender do balanço entre deriva e fluxo gênico, na ausência de seleção ambiental, essas espécies em anel são instáveis no tempo (NOEST 1997; GAVRILETS, LI e VOSE 1998; ASHLOCK et al. 2010), e por serem favorecidos por distribuições estreitas, eles devem estar particularmente sujeitos a lacunas. Sendo assim, processos que limitam a sua persistência no tempo devem contribuir ainda mais para a raridade de espécies em anel.

Especiação por distância e espécies em anel: teoria vs. realidade

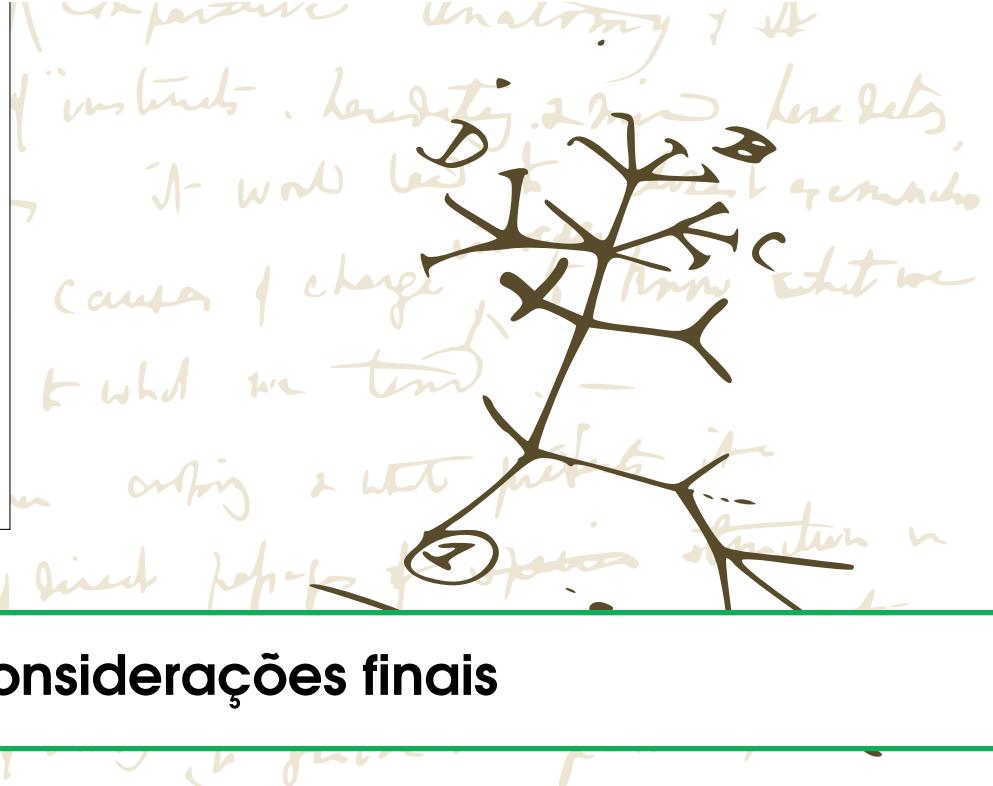
O caso do complexo de *Larus spp.*

O que aprender com este exemplo?

O isolamento por distância pode contribuir para a especiação?

Modelos baseados em agentes e o estudo da especiação

Darwin, Mayr e o estudo da especiação



5 — Considerações finais

“Although I do not doubt that isolation is of considerable importance in the production of new species, on the whole I am inclined to believe that the largeness of area is of more importance...”

“...for I believe that many perfectly defined species have been formed on strictly continuous areas...”

Charles Darwin, 1859

5.1 Especiação por distância e espécies em anel: teoria vs. realidade

A especiação por distância foi proposta por MAYR (1942) como um cenário no qual a attenuação do fluxo gênico ao longo do espaço poderia ser essencial para a aquisição do isolamento reprodutivo. Nesta época, este autor acreditava que espécies em anel formadas por isolamento por distância seriam comuns, e que muitos casos seriam desconhecidos. De acordo com Mayr, a metodologia taxonômica, ao agrupar uma espécie em anel em uma única espécie, sem distinção entre as diferentes formas; ou dividir as diferentes formas em múltiplas espécies, estaria dificultando a identificação desses complexos.

A partir da década de 70, no entanto, Mayr deixou de enfatizar a especiação por distância, e reduziu a especiação geográfica a cenários nos quais há pelo menos duas populações ancestrais com distribuições disjuntas, entre as quais não há fluxo gênico. Este cenário, que passou a ser conhecido como “especiação alopátrica” seria o mais comum para explicar o surgimento de novas espécies, pelo menos em animais (MAYR 2001). De fato, desde o final do século XX, predomina a ideia de que espécies em anel sejam fenômenos raros (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001; IRWIN e IRWIN 2002). Como mostrado no capítulo 4, as condições de formação de espécies em anel por especiação por distância são muito restritas e, só por isso, já seria esperado que elas fossem raras. Como as espécies estão sujeitas a variação climática, heterogeneidade ambiental, perda de habitat e extinção local, há grandes chances de que surjam lacunas em suas distribuições ao longo do tempo (CACHO e BAUM 2012; ALCAIDE et al. 2014). Espécies em anel podem

estar especialmente sujeitas a esses fatores, pois sua própria formação pressupõe mudança na área de distribuição. A formação desses complexos é favorecida quando a distribuição em torno da área não-habitável é particularmente estreita, como visto no capítulo 4, o que tem o potencial de facilitar o surgimento de lacunas. Além disso, na ausência de adaptação local, o fluxo gênico torna espécies em anel intrinsecamente instáveis (NOEST 1997; GAVRILETS, LI e VOSE 1998; ASHLOCK et al. 2010), e espera-se que, com o tempo, estes complexos se separem em grupos completamente isolados reprodutivamente, ou se misturem completamente (Capítulo 3). Esta transitoriedade no tempo seria mais um fator a contribuir para a raridade de espécies em anel. Mesmo assim, nos últimos anos, a maior parte dos casos de espécies em anel na natureza tem sido estudada com o objetivo de demonstrar especiação por distância em sua forma mais estrita. Em muitos casos, a própria definição de espécie em anel depende desse critério (por exemplo em IRWIN, BENSCH e PRICE 2001; LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). Desde então, a lista de complexos considerados espécies em anel só vem diminuindo (IRWIN, IRWIN e PRICE 2001; MARTENS e PÄCKERT 2007). Neste contexto, o complexo de gaivotas que inclui *Larus argentatus* é um exemplo particularmente interessante e será detalhado a seguir, pois permitirá a retomada de dois argumentos importantes para esta tese.

5.1.1 O caso das gaivotas do complexo de *Larus argentatus*

Um dos exemplos mais clássicos de espécie em anel envolve gaivotas com distribuição circumpolar, ocupando, principalmente, área próximas ao litoral e ilhas na Europa, na Ásia e na América do Norte. Acreditava-se que a gaivota-prateada (*Larus argentatus*) era um táxon da América do Norte que colonizou a Europa após o último período glacial (GEYR VON SCHWEPPENBURG 1938). Como base neste cenário, MAYR (1940) sugeriu que a gaivota-prateada e a gaivota-de-asa-escura (*Larus fuscus*), dois táxons que ocorrem atualmente na Europa, teriam se originado a partir de uma única população parental asiática que se expandiu em torno do Oceano Ártico por duas vias (Fig. 5.1).

A gaivota-prateada e a gaivota-de-asa-escura são táxons morfologicamente distintos, e, como os próprios nomes sugerem, apresentam variação na coloração das asas, além de outras diferenças. Estas duas formas distintas estão isoladas reprodutivamente (KNIJFF et al. 2001) e conectadas por formas intermediárias com variação gradual na coloração das asas (STEGMANN 1934). Estes padrão de variação é compatível com o cenário de expansão a partir de uma única população ancestral com especiação por distância (Fig. 5.2 A).

No entanto, um estudo mais detalhado da distribuição espacial da variação genética, estimada por marcadores mitocondriais, evidenciou um cenário diferente (KNIJFF et al. 2001; LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004). Em primeiro lugar, o conjunto de táxons, que Mayr considerou fazerem parte do complexo, não inclui todas as formas intermediárias. Por exemplo, com base em seu conceito de espécies, este autor considerava *Larus marinus* que ocorre na costa leste da América do Norte, como uma espécie separada. No entanto, este táxon, apesar de completamente isolado reprodutivamente do restante do complexo, parece ser o mais aparentado a *argentatus* (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004). De modo geral, há uma correlação positiva entre distância genética e



Figura 5.1: Hipótese de Mayr 1940 sobre a história evolutiva de algumas das espécies do complexo de *Larus argentatus*, que ele acreditava formarem uma espécie em anel. As setas indicam as rotas de colonização e o tipo da seta (sólida, tracejada ou pontilhada) indica variação temporal nas colonizações, das mais antigas para as mais recentes, respectivamente. A distribuição de *Larus argentatus* está mostrada em azul e a de *Larus fuscus*, em vermelho. A área quadriculada mostra a região onde ambas as espécies coexistem. As áreas de distribuição dos outros táxons envolvidos no complexo estão mostradas em cinza. De acordo com esta proposta, haveria apenas uma população parental vinda da Ásia. A primeira região a ser colonizada seria a que hoje é ocupada por *heuglini*. A partir daí, teriam havido duas frentes de expansão: uma em direção à Europa, que deu origem a *fuscus*, e outra em direção à Sibéria, que deu origem a *vegae*. Posteriormente, o ramo siberiano teria chegado a América do Norte, dando origem a *smithsonianus*. Após o último período glacial, gaivotas norte-americanas teriam cruzado o Atlântico, dando origem a *argentatus* na Europa, na mesma região ocupada por *fuscus*. Além disso, o ramo siberiano deu também origem a *glaucopterus* que habita o norte do Canadá e a Groenlândia. Espécies do complexo que não fazem parte da espécie em anel proposta por Mayr foram excluídas da figura. Adaptação da Figura 1a em LIEBERS, KNIJFF e HELBIG (2004).

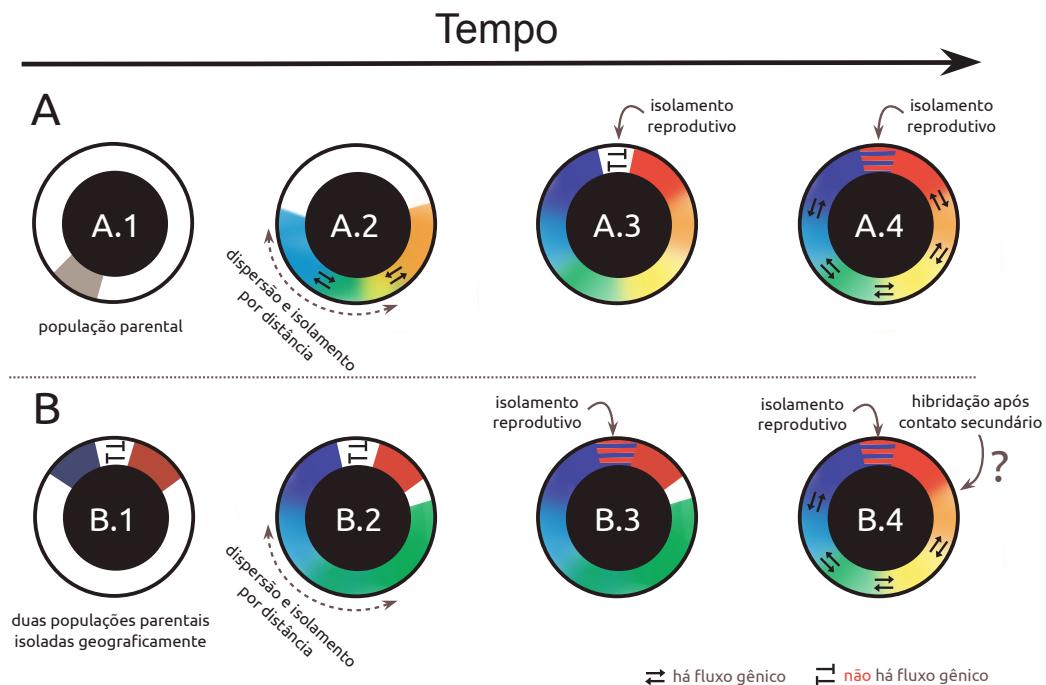


Figura 5.2: Esquema mostrando versões simplificadas do cenário proposto por MAYR (1942), em A, e do cenário proposto por LIEBERS, KNIJFF e HELBIG (2004), em B, para explicar o padrão genotípico e fenotípico de variação geográfica em um complexo de gaivotas com distribuição circumpolar. As cores representam a variação fenotípica e a região listrada indica a existência de duas formas fenotipicamente muito distintas em um mesmo local.

isolamento reprodutivo, porém há muita variação principalmente quando a distância genética é pequena (COYNE e ORR 2004). Por isso, táxons muito similares geneticamente podem estar isolados reprodutivamente. Este caso evidencia os desafios de se recontar a história evolutiva de uma grupo particular com base em padrões gerais.

O cenário proposto por LIEBERS, KNIJFF e HELBIG (2004) para explicar o padrão de variação genética deste grupo envolve dois táxons ancestrais estritamente isolados geograficamente (Fig. 5.2, B.1), ambos localizados na Eurásia. Cada um deles teria dado origem a uma das formas que GEYR VON SCHWEPPENBURG (1938) e MAYR (1942) identificaram como terminais (*argentatus* e *fuscus*), e que estão isoladas reprodutivamente. O táxon ancestral que deu origem a *fuscus* (em azul na Fig. 5.2, B.1 e B.2) teria se expandido em torno do Oceano Ártico, dando origem a *heuglini* e *vegae* (Fig. 5.1), além de outros táxons. Posteriormente, esta mesma linhagem teria colonizado a América do Norte pela costa oeste, onde surgiram *glaucooides* e *smithsonianus*. O outro táxon ancestral (em vermelho na Fig. 5.2, B.1 e B.2) também teria sofrido expansão da sua área de distribuição, porém dando origem a táxons que não foram considerados inicialmente no cenário original de espécie em anel, e, por isso, foram omitidos da figura (por exemplo, *marinus*, *atlantis*, *michahellis* e *armenicus*). Como parte deste processo de expansão, o táxon que deu origem a *argentatus* teria colonizado a América do Norte pela costa leste. Ou seja, o evento de dispersão teria sido na direção contrária à sugerida por MAYR (1942). Neste cenário, as duas

linhagens descendentes dos táxons ancestrais teriam sofrido contato secundário em dois pontos diferentes (Fig. 5.2, B.3 e B.4). Em um deles, onde ocorrem *argentatus* e *fuscus* (Fig. 5.1), há uma descontinuidade na variação fenotípica e há isolamento reprodutivo (região listrada na Fig. 5.2, B.3 e B.4). No outro, há variação fenotípica contínua (transição entre o vermelho e o laranja na Fig. 5.2, B.4). No entanto, há ainda muitas incertezas em relação a este segundo ponto de contato secundário. *Argentatus* é geneticamente intermediário aos descendentes de ambos os táxons ancestrais, porém, com as informações disponíveis atualmente, não é possível saber ao certo se isso é devido a hibridização após o contato secundário, ou, simplesmente, retenção de um polimorfismo anterior à separação dos dois táxons ancestrais, ou ambos.

5.1.2 O que podemos aprender com a espécie em anel das gaivotas?

- **Sobre a inferência da história de diversificação de um grupo a partir do padrão de variação em marcadores genéticos**

Desde que a variação genética da espécie em anel que inclui *Larus argentatus* começou a ser estudada, diferentes padrões apareceram ao longo do tempo. Enquanto estudos usando marcadores nucleares sugeriram inicialmente a presença de variação genética gradual ao longo do complexo (revisão em IRWIN e IRWIN 2002), padrões de variação em marcadores mitocondriais sugeriram que *argentatus* não seria o táxon mais aparentado a *smithsonianus*, como proposto por MAYR (1942), e sim a táxons europeus, como *fuscus*. Posteriormente, LIEBERS, KNIJFF e HELBIG (2004), usando uma região mais extensa do mesmo marcador mitocondrial e amostrando um maior número de indivíduos, sugeriram que o cenário mostrado na Figura 5.2 B, e, devido a um período histórico de interrupção do fluxo gênico, propuseram que este complexo não fosse mais considerado uma espécie em anel.

A especiação por distância também foi descartada em outras duas espécies em anel de aves com base, quase que exclusivamente, em descontinuidades genéticas em marcadores mitocondriais (MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). No entanto, descontinuidades similares tem sido observadas em simulações de especiação por distância (capítulo 3, Fig. 3.4 C), e aparecem em pontos aleatórios do espaço homogêneo. Esse padrão é particularmente acentuado em marcadores que, assim como os mitocondriais e cloroplásticos, têm herança uniparental e que não sofrem recombinação (IRWIN 2002; KUO e AVISE 2005; capítulo 3, Fig. 3.7), e aparece em menor tempo para as mesmas condições (também na Fig. 3.7). A prática de interpretar qualquer descontinuidade genética como evidência de diversificação na ausência de fluxo gênico, pode superestimar a prevalência da especiação estritamente alopatríca, especialmente quando marcadores uniparentais estiverem sendo utilizados.

Além das dificuldades intrínsecas ao processo de reconstrução da história evolutiva, discutidas no capítulo 1, estes resultados destacam a importância da escolhas dos marcadores genéticos e sugerem que marcadores uniparentais podem não ser adequados para inferir barreiras ao fluxo gênico em cenários de isolamento por distância.

- **Sobre o papel da teoria**

Talvez o aspecto mais importante deste exemplo, no contexto desta tese, é que ele revela que a história evolutiva que, atualmente, melhor explica o padrão de variação encontrado não se enquadra muito bem em nenhum dos modelos típicos da teoria em especiação.

Apesar de considerarem que o conjunto de táxons que inclui *Larus argentatus* não corresponde a uma espécie anel, LIEBERS, KNIJFF e HELBIG (2004) sugerem que este complexo inclui uma espécie em anel em potencial. A expansão da linhagem a qual pertence *fuscus* em torno do Oceano Ártico em direção à América do Norte parece ter ocorrido na presença de fluxo gênico (região de azul a verde da Fig. 5.2, B.2), e, caso as formas terminais entrem em contato secundário no futuro e estejam isoladas reprodutivamente, uma espécie em anel poderá se formar por especiação por distância.

De certo modo, o cenário sugerido por esses autores contém elementos de especiação alopátrica, especiação por distância e contato secundário seguido de hibridização. Essa combinação, em um único cenário, do que seriam contextos geográficos e, potencialmente, mecanismos de diferentes modelos de especiação já foi atribuída a eventos de especiação influenciados pelo fim de períodos glaciais (HEWITT 1996), o que, assim como neste exemplo, é o caso de algumas das espécies em anel mais conhecidas (IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007).

Esta observação incita uma reflexão sobre o papel da teoria e do estudo de modelos em ecologia e evolução. Há diversos tipos de modelos cujos objetivos envolvem auxiliar a detecção de padrões e/ou a atribuição de processos a padrões em dados reais. No entanto, em outros casos, desenvolver e analisar um modelo é parte de um processo de avaliar a consistência teórica e extrair previsões a partir de princípios gerais (EVANS et al. 2013). Nestes casos, talvez o aspecto mais importante da etapa de verificação das previsões do modelo não seja testar o cenário específico proposto por ele, mas avaliar se os mecanismos propostos podem estar operando em casos reais.

5.1.3 O isolamento por distância pode contribuir para a especiação?

Ao propor a especiação por distância, MAYR (1942) chamava a atenção para a atenuação do fluxo gênico pela distância, aspecto que ele acreditava ser importante para a aquisição do isolamento reprodutivo. Este modo de especiação, que é um tipo de especiação parapátrica, permitiria o surgimento de novas espécies em uma área de distribuição contínua. DARWIN (1859) também dava ênfase a extensão de um espaço contínuo como aspecto importante para a especiação. No entanto, Darwin defendia a importância do espaço, não pela atenuação do fluxo gênico, como MAYR (1942), mas porque o espaço traz consigo variação ambiental. Essa duas visões acerca do papel do espaço delimitam o que é, até hoje, um dos principais desafios no estudo do papel do espaço na especiação: a distinção entre efeitos puramente espaciais e efeitos ambientais.

Tradicionalmente, o isolamento por distância é detectado por um padrão de correlação entre a distância genética e a distância geográfica (revisão em JENKINS et al. 2010). Em muitos casos, a presença de descontinuidades genéticas no espaço é interpretada como evidência de isolamento geográfico e interrupção ao fluxo gênico (por exemplo, em LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). No entanto, como mencionado

na seção 5.1.2, em populações em processo de divergência essas descontinuidades podem surgir mesmo na presença de fluxo gênico (IRWIN 2002; KUO e AVISE 2005; Capítulo 3). Neste casos, a diferenciação entre isolamento por distância e isolamento geográfico estrito pode ser feita pela análise de múltiplos marcadores genéticos independentes. Quando há isolamento por distância, o ponto no espaço no qual a descontinuidade genética aparece é aleatório, e diferentes marcadores devem apresentar padrões diferentes. Sendo assim, é possível inferir isolamento geográfico estrito pela concordância espacial entre as descontinuidades de diferentes marcadores independentes (KUO e AVISE 2005; PEREIRA e WAKE 2009).

De modo geral, o isolamento por distância é um padrão comum em populações naturais (JENKINS et al. 2010), mesmo quando o efeito da covariação com variáveis ambientais é controlado (SHAFER e WOLF 2013; SEXTON, HANGARTNER e HOFFMANN 2014). Em populações que estão em processo de divergência a contribuição relativa desses efeitos pode também ser estudada através de modelos de isolamento com migração (em inglês *isolation-with-migration models*) (PINHO e HEY 2010; SOUSA et al. 2013). Em pelo menos quatro espécies em anel, a presença de isolamento por distância não pôde ser descartada em alguns pontos da distribuição no tempo e no espaço (LIEBERS, KNIJFF e HELBIG 2004; IRWIN et al. 2005; MARTENS e PÄCKERT 2007; JOSEPH et al. 2008). No entanto, mesmo quando é possível separar o efeito do isolamento por distância do efeito da variação ambiental, a presença de isolamento por distância durante o processo de especiação não garante que a atenuação do fluxo gênico pela distância tenha sido importante para a aquisição do isolamento reprodutivo. No capítulo 4 vimos que o formato da distribuição de algumas espécies em anel conhecidas sugere que o isolamento por distância pode ser importante para a especiação nesses casos. Esta questão poderia ser estudada em mais detalhe através de simulações dos cenários específicos de diferentes espécies em anel.

No capítulo 3, mostramos que elementos geográficos podem afetar o processo de divergência, mesmo quando a distância média entre pares de indivíduos for a mesma. Este resultado sugere que propriedades do espaço que podem não ser sintetizadas por medidas de distância têm consequência para a dinâmica evolutiva, e podem afetar os resultados de métodos que visam separar os efeitos de isolamento por distância dos efeitos de variação ambiental. Estudos que pretendam avaliar a contribuição relativa de efeitos espaciais e ambientais em táxons reais devem buscar incorporar mais atributos de caracterização da área de distribuição e cenários biogeográficos conjuntamente.

5.2 Modelos baseados em agentes e o estudo da especiação

Modelos baseados em agentes vêm se tornando mais comuns em estudos de ecologia e evolução (DEANGELIS e MOOIJ 2005; GRIMM e RAILSBACK 2005). No capítulo 2 algumas das vantagens e aplicações deste tipo de modelo foram mencionadas brevemente. Nesta seção, irei destacar algumas de suas limitações.

De modo geral, modelos baseado em agentes são estruturalmente mais complexos que modelos matemáticos (GRIMM et al. 2006). Por este motivo, comunicar esse tipo de modelo de forma inequívoca é uma tarefa bastante difícil, o que afeta negativamente a replicação de

trabalhos e a comparação entre modelos diferentes (GRIMM et al. 1999). O desenvolvimento e utilização de métodos padronizados para a comunicação dos modelos é uma alternativa para lidar com este desafio (GRIMM et al. 2006; GRIMM et al. 2010; GRIMM et al. 2014). No entanto, pelos menos em ecologia e evolução, os esforços neste sentido têm partido de um grupo restrito de pessoas, em particular de Volker Grimm, e as estratégias sugeridas não têm sido adotadas em trabalhos sobre especiação. Modelos em ecologia e evolução abrangem uma gama variada de temas e escopos (DEANGELIS e MOOIJ 2005), e é possível que esta diversidade dificulte a adoção de um método único de comunicação. Por exemplo, HEINZ, MAZZUCCO e DIECKMANN (2009), único trabalho em especiação usando o protocolo desenvolvido para este fim^{1h} (GRIMM et al. 2006), optaram por uma versão adaptada do mesmo.

Em especiação, a maioria dos trabalhos com modelos baseados em agentes não é particularmente rigorosa nas etapas de validação, parametrização e análise do resultados. Frequentemente², a exploração do espaço de parâmetros é limitada à variação regular de alguns poucos parâmetros de interesse, enquanto muitos outros parâmetros são mantidos em valores constantes, sem justificativas rigorosas para tal. Em alguns casos, é feita uma exploração regular de um maior número de parâmetros (por exemplo, em ARTZY-RANDRUP e KONDASHOV 2006; RETTELBACH et al. 2013), ou uma análise global de sensibilidade (THIBERT-PLANTE e HENDRY 2011; RAIMUNDO et al. 2014), que visa determinar como a variação em parâmetros individuais afeta os resultados do modelo (HELTON e DAVIS 2003). Mais raramente, os resultados dos modelos baseados em indivíduos são contrastados com os de modelos matemáticos (por exemplo, em DIECKMANN e DOEBELI 1999; BAPTESTINI, AGUIAR e BAR-YAM 2013b). Neste dois casos, os modelos matemáticos são representações dinâmicas e independentes dos mesmos sistemas descritos pelos modelos baseados em agentes. Essa abordagem comparativa permite a verificação da consistência teórica das ideias que orientam a construção de modelos.

Em muitos casos, os sistemas sendo estudados por modelos baseados em indivíduos são particularmente difíceis de serem descritos matematicamente ou podem resultar em modelos muito pouco tratáveis, e a escolha desta abordagem computacional, inclusive, advém desta dificuldade (GRIMM e RAILSBACK 2005). No capítulo 4, comparamos, através de uma abordagem de seleção de modelos, os resultados de um modelo baseado em indivíduos a expressões matemáticas para as condições de formação de uma espécie em anel. Essas expressões são modelos estáticos (sem dependência temporal ou espacial) que propõe explicitamente como as condições de formação de espécies em anel dependem de propriedades dos organismos e da geografia. Esta estratégia pode ser uma alternativa para explorar a consistência teórica de sistemas difíceis de representar e/ou tratar matematicamente. Outras alternativas podem envolver: i) explorar representações matemáticas de mecanismos particulares, com o objetivo de estudar que papel eles podem ter no modelo mais completo (*e.g* SCHNEIDER et al. 2014; AGUIAR et al. 2014); ii) desenvolver

^{1h}Ver página 69

²por exemplo, em TURNER e BURROWS (1995); GAVRILETS, LI e VOSE (1998); MENDELSON e SHAW (2002); SAYAMA, KAUFMAN e BAR-YAM (2003); DOEBELI (2005); AGUIAR et al. (2009); SADEDIN et al. (2009); THIBERT-PLANTE e HENDRY (2009); VAN DOORN, EDELAAR e WEISSING (2009); DEES e BAHAR (2010); FORT e INCHAUSTI (2012); AGUILÉE, CLAESSEN e LAMBERT (2013); FLAXMAN, FEDER e NOSIL (2013); MARTINS, AGUIAR e BAR-YAM (2013); NOSIL e FEDER (2013); SCOTT et al. (2013)

modelos matemáticos mais complexos que possam descrever adequadamente os sistemas tipicamente implementados em modelos baseados em agentes (*e.g.* AGUIAR e BAR-YAM 2011; OVASKAINEN et al. 2014); ou iii) implementar a estrutura do modelo computacional com base em modelos matemáticos já existentes (AWADE e PRADO 2014).

Apesar dessas limitações, modelos baseados em agentes já têm contribuído para o estudo da especiação, e de outros temas em ecologia e evolução, ao explorar cenários que fomentam ideias e discussões, e explorar a consistência teórica de modelos verbais. Neste sentido, esse tipo de modelo computacional pode ser útil ao sugerir questões para serem abordadas em estudos teóricos mais rigorosos ou estudos empíricos. No entanto, caso se desenvolvam e se adotem estratégias para lidar com essas limitações, acredito que este tipo de modelo terá potencial para melhores contribuições.

5.3 Darwin, Mayr e o estudo da especiação

Ao final desta dissertação, o leitor pode chegar com a impressão de que foi dado muito destaque à obra de Ernst Mayr. De fato, o nome deste autor aparece mais de 50 vezes só no capítulo 1. Apesar de Mayr ter proposto a especiação por distância e popularizado o conceito de espécies em anel, os temas centrais desta tese, acredito que este destaque tem uma causa adicional. Na verdade, Mayr foi possivelmente a pessoa com maior influência sobre o estudo de especiação no século XX. Mesmo o livro “Especiação” (COYNE e ORR 2004), que atualmente é uma das principais referências no tema, segue quase que totalmente o programa já exposto no livro “Sistemática e a Origem das Espécies” (MAYR 1942). Na verdade, a maior parte da pesquisa em especiação realizada até hoje segue este programa, abordando questões como: os contextos geográficos da especiação e qual seria o mais comum deles, diferentes componentes do isolamento reprodutivo e sua contribuição relativa e o papel da seleção e da deriva genética. Mesmo temas menos explorados em especiação, como o surgimento de espécies por hibridização e o efeito de interações ecológicas como competição e predação, já são tratados ainda que brevemente pelo livro seminal de Mayr.

Nas últimas décadas, trabalhos usando modelos baseados em indivíduos têm dado importantes contribuições à teoria em especiação. Dentre eles, o modelo de DIECKMANN e DOEBELI (1999) merece destaque por ter sido particularmente influente nos trabalhos subsequentes³. Este modelo de especiação é, de certa forma, um exemplo do início do que acredito ser uma tendência recente nos estudos sobre este tema: a retomada das algumas das ideias de Charles Darwin. Neste modelo, o surgimento de novas espécies se dá pela competição por recursos em uma única população, cenário similar ao sugerido por Darwin. Além deste exemplo, o conceito de especiação ecológica (RUNDLE e NOSIL 2005; SCHLUTER 2009) tem tido ampla aceitação recentemente. Este modo de especiação, caracterizado por seleção divergente com base ecológica, é uma ideia similar ao princípio da divergência (DARWIN 1859). Após a redescoberta das leis de Mendel no começo do século XX, a seleção natural proposta por Darwin ficou desacreditada (revisão em MALLET 2010), e umas das importantes contribuições de Mayr foi trazer a adaptação e a seleção

³Este é o sexto artigo sobre especiação mais citado dentre os publicados nos últimos cinquenta anos

natural de volta ao centro das discussões sobre especiação. No entanto, este autor afirmava que Darwin tinha falhado em identificar as questões centrais do estudo de especiação (MAYR 1942), alegação da qual alguns autores contemporâneos discordam (por exemplo, MALLET 2010). É possível que a influência de Mayr sobre o programa de especiação tenha atrasado a exploração das ideias de Darwin à luz de métodos e de um arcabouço teórico mais recentes. Aparentemente, essas ideias finalmente têm sido retomadas a partir das últimas décadas do século XX.

Conjuntamente, as propostas de Darwin e Mayr reúnem muitas das questões relevantes em especiação que ainda necessitam de investigação. Apesar de tratar diretamente de um processo proposto por este segundo autor, esta tese contribui em pelo menos três aspectos não contemplados por nenhum dos dois e que ainda foram pouco explorados em estudos de especiação: i) especiação em populações fora do equilíbrio demográfico; ii) efeitos espaciais que não podem ser explicados puramente pela distância média entre os indivíduos; e iii) o estudo da interação entre deriva e seleção, tema que goza de interesse renovado na literatura (THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK 2012). Em nossos resultados, argumentamos que é a interação entre esses três aspectos que é importante para a aquisição do isolamento reprodutivo. Historicamente, grande parte das discussões em especiação têm girado em torno de polarizações, como alopatria *vs.* simpatria ou seleção *vs.* deriva. Sugerimos que, como esperamos que tenha sido evidenciado por esta tese e pelo exemplo da espécie em anel das gaivotas, o foco em mecanismos, processos e a interação entre eles seja um caminho produtivo para futuros estudos em especiação e biologia evolutiva.

Notas finais

- [a] Em português, aparecem na literatura os termos “espécie em anel” e “anel de espécies”. Considero que “espécie em anel” é uma melhor tradução para “*ring species*”, e que “anel de espécies” seria uma tradução para os termos “*ring of species*” ou “*species ring*”
- [b] Tradução livre do trecho: “*Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups*”(Mayr 1942, p. 120.)
- [c] Tradução livre do trecho: “*Two forms (or species) are allopatric, if they do not occur together, that is if they exclude each other geographically.*” (Mayr 1942, p. 149, destaque do autor.)
- [d] A espécie *Junonia lavinia* parece ter sofrido revisão taxonômica após a sua aparição no livro de Mayr de 1942 (ver Tabela 1 de IRWIN, IRWIN e PRICE 2001, p. 233). Por este motivo, optei por omitir o epíteto específico neste caso.
- [e] O termo “narrativa histórica” usado por Mayr estava presente em discussões de filosofia da biologia ao longo do século XX (como discutido em MAYR 1985, p. 71). O autor defendia a ideia de que a biologia evolutiva tem um componente histórico que aproxima das Humanidades (ele usava o termo “*Geisteswissenschaften*”) (MAYR 2005, p. 49). No entanto, quando usado em outras disciplinas, o termo “narrativa histórica” envolve considerações metodológicas que não aparecem tipicamente em trabalhos de biologia (ver, por exemplo, HOXIE 1906).
- [f] Essencialismo, neste contexto, refere-se a ideia de que as espécies são caracterizadas pela sua essência imutável. Esta essência remete ao conceito de “*eidos*” de Platão (MAYR 1985).
- [g] Os termos “acasalamento assortativo” e “acasalamento preferencial” (também cruzamento assortativo ou preferencial) aparecem como sinônimos na literatura brasileira de genética das populações (por exemplo, em HARTL e CLARK 2010). No entanto, estes dois termos podem ter significados diferentes. De modo geral, acasalamento preferencial pode se referir a qualquer processo de escolha fenotípica de parceiros reprodutivos, ou seja a existência de preferência por algum fenótipo (por exemplo, em GAVRILETS 2004). Acasalamento assortativo é um tipo particular de acasalamento preferencial no qual o fenótipo do próprio indivíduo fazendo a escolha é referência para o fenótipo sendo escolhido. Há ainda a distinção entre acasalamento assortativo positivo, no qual a escolha prioriza parceiros fenotipicamente semelhantes, e acasalamento assortativo negativo, no qual ela prioriza parceiros fenotipicamente diferentes. O termo “acasalamento assortativo” tipicamente se refere à modalidade positiva, enquanto a negativa pode ser chamada de acasalamento desassortativo (HAMILTON 2009).
- [h] Esta afirmação é baseada em uma busca realizada em 3 de julho de 2014, usando a ferramenta Google Scholar, na qual foram verificados todos os trabalhos que continham a palavra “*speciation*” e que citaram qualquer uma das seguintes fontes: GRIMM e RAILSBACK (2005); GRIMM et al. (2006); GRIMM et al. (2010); RAILSBACK e GRIMM (2011); GRIMM et al. (2014).

Bibliografia

- AGUIAR, M. A. M. DE et al. (2014) Evolution under assortative mating in sympatric populations. *in prep.*, (ver pp. 22, 41, 54, 66)
- AGUIAR, M. A. M. DE et al. (2009) Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, **460**:384–387. (ver pp. 16, 18, 20–23, 27, 41, 49, 52, 66)
- AGUIAR, M. A. M. DE e BAR-YAM, Y. (2011) Moran model as a dynamical process on networks and its implications for neutral speciation. *Physical Review E*, **84**:031901. (ver pp. 29, 44, 55, 56, 67)
- AGUILÉE, R., CLAESSEN, D. e LAMBERT, A. (2013) Adaptive radiation driven by the interplay of eco-evolutionary and landscape dynamics. *Evolution*, **67**:1291–1306. (ver p. 66)
- ALCAIDE, M. et al. (2014) Genomic divergence in a ring species complex. *Nature*, **511**:83–85. (ver pp. 12, 14, 15, 43, 59)
- ALEXANDRINO, J. et al. (2005) Strong selection against hybrids at a hybrid zone in the *Ensatina* ring species complex and its evolutionary implications. *Evolution*, **59**:1334–1347. (ver p. 41)
- ARTZY-RANDRUP, Y. e KONDRAHOV, A. S. (2006) Sympatric speciation under incompatibility selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**:11619–11624. (ver p. 66)
- ASHLOCK, D. et al. (2010) Evolution and instability in ring species complexes: An *in silico* approach to the study of speciation. *Journal of Theoretical Biology*, **264**:1202–1213. (ver pp. 5, 6, 23, 38, 43, 58, 60)
- AWADE, M. e PRADO, P. I. (2014) On the struggle for coexistence: reconciling equation and algorithm approaches in ecological modelling. *in prep.*, (ver p. 67)
- BAPTESTINI, E. M., AGUIAR, M. A. M. D. e BAR-YAM, Y. (2013) The role of sex separation in neutral speciation. *Theoretical Ecology*, **6**:213–223. (ver p. 21)
- BAPTESTINI, E. M., AGUIAR, M. A. DE e BAR-YAM, Y. (2013) Conditions for neutral speciation via isolation by distance. *Journal of Theoretical Biology*, **335**:51–56. (ver pp. 21, 22, 44, 52, 55, 66)
- BARRACLOUGH, T. G. e VOGLER, A. P. (2000) Detecting the geographical pattern of speciation from species-level phylogenies. *The American Naturalist*, **155**:419–434. (ver p. 5)
- BENSCH, S. et al. (2009) Genetic, morphological, and feather isotope variation of migratory willow warblers show gradual divergence in a ring. *Molecular Ecology*, **18**:3087–3096. (ver p. 41)
- BOLLIGER, J., LANDER, T. e BALKENHOL, N. (2014) Landscape genetics since 2003: status, challenges and future directions. *Landscape Ecology*, **29**:361–366. (ver pp. 15, 27)

- BORCHERS, T. E. e MARCUS, J. M. (2014) Genetic population structure of buckeye butterflies (*Junonia*) from Argentina. *Systematic Entomology*, **39**:242–255. (ver pp. 3, 7)
- BOWEN, B. W. et al. (2001) Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): Ring species complex on a global scale. *Evolution*, **55**:1029–1039. (ver pp. 10, 27)
- BRIDEAU, N. J. et al. (2006) Two Dobzhansky-Muller genes interact to cause hybrid lethality in *Drosophila*. *Science*, **314**:1292–1295. (ver p. 19)
- BURNHAM, K. P. e ANDERSON, D. R. (2013) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. English New York: Springer. (ver p. 45)
- BURSTIN, J. e CHARCOSSET, A. (1997) Relationship between phenotypic and marker distances: theoretical and experimental investigations. *Heredity*, **79**:477–483. (ver p. 11)
- BUTLIN, R. K., GALINDO, J. e GRAHAME, J. W. (2008) Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**:2997–3007. (ver p. 20)
- CACHO, N. I. e BAUM, D. A. (2012) The Caribbean slipper spurge *Euphorbia tithymaloides*: the first example of a ring species in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**:3377–3383. (ver pp. 2, 8, 11, 13, 41, 43, 48, 59)
- CAIN, A. J. (1993) *Animal Species and Their Evolution*. English Reimpressão da edição de 1954 Princeton, N.J: Princeton University Press. (ver p. 1)
- CHALOM, A. e PRADO, P. I. D. K. L. DE. (2012) Parameter space exploration of ecological models. *arXiv:1210.6278 [q-bio]*, (ver p. 46)
- CHURCH, S. A. e TAYLOR, D. R. (2002) The evolution of reproductive isolation in spatially structured populations. *Evolution*, **56**:1859–1862. (ver p. 23)
- CONTE, G. L. e SCHLUTER, D. (2013) Experimental confirmation that body size determines mate preference via phenotype matching in a stickleback species pair. *Evolution*, **67**:1477–1484. (ver p. 19)
- COYNE, J. A. e ORR, H. A. (2004) *Speciation*. 1^a ed. Sinauer Associates, Inc. (ver pp. 5, 6, 8, 10, 11, 15, 19, 62, 67)
- CROSBY, J. L. (1970) The evolution of genetic discontinuity: Computer models of the selection of barriers to interbreeding between subspecies. *Heredity*, **25**:253–297. (ver p. 17)
- DARWIN, C. (1859) *On the origin of species*. The Eletronic Classic Series Hazleton. (ver pp. 4, 64, 67)
- DEANGELIS, D. L. e MOOIJ, W. M. (2005) Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**:147–168. (ver pp. 17, 65, 66)
- DEES, N. D. e BAHAR, S. (2010) Mutation size optimizes speciation in an evolutionary model. *PLoS ONE*, **5**:e11952. (ver p. 66)

- DIECKMANN, U. (2012) *Adaptive speciation*. English Cambridge: Cambridge University Press. (ver p. 21)
- DIECKMANN, U. e DOEBELI, M. (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, **400**:354–357. (ver pp. 66, 67)
- DOBZHANSKY, T. (1982) *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press. (ver pp. 3, 4)
- DOBZHANSKY, T. e SPASSKY, B. (1959) *Drosophila paulistorum*, a cluster of species *in statu nascendi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **45**:419–428. (ver p. 2)
- DOEBELI, M. (2005) Adaptive speciation when assortative mating is based on female preference for male marker traits. *Journal of Evolutionary Biology*, **18**:1587–1600. (ver p. 66)
- DURRETT, R. e LEVIN, S. (1994) The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, **46**:363–394. (ver p. 17)
- ELDREDGE, N. (2005) Darwin's other books: "Red" and "Transmutation" notebooks, "Sketch," "Essay," and natural selection. *PLoS Biol*, **3**:e382. (ver p. 4)
- EPPERSON, B. K. et al. (2010) Utility of computer simulations in landscape genetics. *Molecular Ecology*, **19**:3549–3564. (ver p. 49)
- ETGES, W. J. et al. (2010) Genetics of incipient speciation in *Drosophila mojavensis*. iii. Life-history divergence in allopatry and reproductive isolation. *Evolution*, **64**:3549–3569. (ver p. 19)
- EVANS, M. R. et al. (2013) Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in Ecology & Evolution*, **28**:578–583. (ver p. 64)
- EXCOFFIER, L. e RAY, N. (2008) Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**:347–351. (ver p. 55)
- FISHER, R. A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press. (ver p. 7)
- FITZPATRICK, B. M., FORDYCE, J. A. e GAVRILETS, S. (2009) Pattern, process and geographic modes of speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**:2342–2347. (ver pp. 20, 21)
- FLAXMAN, S. M., FEDER, J. L. e NOSIL, P. (2013) Genetic hitchhiking and the dynamic buildup of genomic divergence during speciation with gene Flow. *Evolution*, **67**:2577–2591. (ver p. 66)
- FORT, H. e INCHAUSTI, P. (2012) Biodiversity patterns from an individual-based competition model on niche and physical spaces. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, **2012**:P02013. (ver p. 66)
- FUKAMACHI, S. et al. (2009) Dual control by a single gene of secondary sexual characters and mating preferences in medaka. *BMC Biology*, **7**:64. (ver p. 19)
- FUTUYMA, D. J. (2002) *Biología Evolutiva*. FUNPEC-RP. (ver p. 7)

- GARCÍA-RAMOS, G. e KIRKPATRICK, M. (1997) Genetic models of adaptation and gene Flow in peripheral populations. *Evolution*, **51**:21. (ver p. 6)
- GAVRILETS, S., LI, H e VOSE, M. D. (1998) Rapid parapatric speciation on holey adaptive landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**:1483–1489. (ver pp. 5, 18, 22, 23, 38, 58, 60, 66)
- GAVRILETS, S. (2004) *Fitness Landscapes and the Origin of Species (MPB-41)*. Princeton University Press. (ver pp. 5, 19, 21, 22, 69)
- GAVRILETS, S. (2003) Models of speciation: What have we learned in 40 Years? *Evolution*, **57**:2197–2215. (ver pp. 17, 20, 21)
- GAVRILETS, S., LI, H. e VOSE, M. D. (2000) Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, **54**:1126–1134. (ver p. 22)
- GEYR VON SCHWEPPENBURG, H. F. (1938) Zur Systematik der *fusca* – *argentatus* – Möwen. *Journal für Ornithologie*, **86**:345–365. (ver pp. 60, 62)
- GOULD, F. et al. (2010) Sexual isolation of male moths explained by a single pheromone response QTL containing four receptor genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**:8660–8665. (ver p. 19)
- GRIMM, V. e RAILSBACK, S. F. (2005) *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press. (ver pp. 17, 65, 66, 69)
- GRIMM, V. et al. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, **198**:115–126. (ver pp. 65, 66, 69)
- GRIMM, V. et al. (1999) Individual-based modelling and ecological theory: synthesis of a workshop. *Ecological Modelling*, **115**:275–282. (ver p. 66)
- GRIMM, V. et al. (2005) Pattern-Oriented Modeling of Agent-Based Complex Systems: Lessons from Ecology. *Science*, **310**:987–991. (ver p. 30)
- GRIMM, V. et al. (2010) The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling*, **221**:2760–2768. (ver pp. 66, 69)
- GRIMM, V. et al. (2014) Towards better modelling and decision support: Documenting model development, testing, and analysis using TRACE. *Ecological Modelling, Population Models for Ecological Risk Assessment of Chemicals* **280**:129–139. (ver pp. 66, 69)
- HALLATSCHKEK, O. et al. (2007) Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**:19926–19930. (ver p. 55)
- HAMILTON, M. (2009) *Population Genetics*. 1^a ed. Wiley-Blackwell. (ver pp. 21, 69)
- HARDY, O. J. e VEKEMANS, X. (1999) Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity*, **83**:145–154. (ver pp. 6, 8, 15)
- HARTL, D. L. e CLARK, A. G. (2010) *Princípios de Genética de Populações*. 4a edição Porto Alegre, RS: Artmed. (ver pp. 6, 69)

- HEINZ, S. K., MAZZUCCO, R. e DIECKMANN, U. (2009) Speciation and the evolution of dispersal along environmental gradients. *Evolutionary Ecology*, **23**:53–70. (ver p. 66)
- HELTON, J. C. e DAVIS, F. J. (2003) Latin hypercube sampling and the propagation of uncertainty in analyses of complex systems. *Reliability Engineering & System Safety*, **81**:23–69. (ver pp. 46, 66)
- HEWITT, G. M. (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**:247–276. (ver p. 64)
- HIGGS, P. G. e DERRIDA, B. (1992) Genetic distance and species formation in evolving populations. *Journal of Molecular Evolution*, **35**:454–465. (ver pp. 18, 22)
- HOELZER, G. A. et al. (2008) Isolation-by-distance and outbreeding depression are sufficient to drive parapatric speciation in the absence of environmental influences. *PLoS Comput Biol*, **4**:e1000126. (ver p. 18)
- HORTH, L. (2007) Sensory genes and mate choice: Evidence that duplications, mutations, and adaptive evolution alter variation in mating cue genes and their receptors. *Genomics*, **90**:159–175. (ver p. 19)
- HOXIE, R. F. (1906) Historical method vs. historical narrative. *Journal of Political Economy*, **14**:568–572. (ver p. 69)
- HUBBELL, S. P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press. (ver p. 22)
- HUXLEY, J. (1938) Clines: an Auxiliary Taxonomic Principle. *Nature*, **142**:219–220. (ver p. 6)
- IRWIN, D. E. (2002) Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution*, **56**:2383–2394. (ver pp. 35, 63, 65)
- IRWIN, D. E. (2000) Song variation in an avian ring species. *Evolution*, **54**:998–1010. (ver pp. 14, 41)
- IRWIN, D. E., BENSCH, S. e PRICE, T. D. (2001) Speciation in a ring. *Nature*, **409**:333–337. (ver pp. 5, 12, 14, 15, 60)
- IRWIN, D. E. e IRWIN, J. H. (2002) Circular overlaps: Rare demonstrations of speciation. *The Auk*, **119**:596–602. (ver pp. 59, 63)
- IRWIN, D. E. e IRWIN, J. H. “Siberian Migratory Divides: The Role of Seasonal Migration in Speciation” em: *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration* ed. por GREENBERG, R. e MARRA, P. P. JHU Press, 2005. 27–40 (ver pp. 14, 35, 41)
- IRWIN, D. E., IRWIN, J. H. e PRICE, T. D. (2001) Ring species as bridges between microevolution and speciation. *Genetica*, **112-113**:223–243. (ver pp. 1, 6–10, 12–15, 27, 34, 59, 60, 69)
- IRWIN, D. E. et al. (2001) Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). *Ibis*, **143**:233–247. (ver p. 38)

- IRWIN, D. E. et al. (2005) Speciation by distance in a ring species. *Science*, **307**:414–416. (ver pp. 5, 12, 14, 15, 27, 34–36, 41, 43, 48, 60, 64, 65)
- JAQUIÉRY, J. et al. (2011) Inferring landscape effects on dispersal from genetic distances: How far can we go? *Molecular Ecology*, **20**:692–705. (ver pp. 9, 15)
- JENKINS, D. G. et al. (2010) A meta-analysis of isolation by distance: relic or reference standard for landscape genetics? *Ecography*, **33**:315–320. (ver pp. 64, 65)
- JIANG, Y., BOLNICK e KIRKPATRICK, M. (2013) Assortative mating in animals. *The American Naturalist*, **181**:E125–E138. (ver p. 19)
- JORDAN, D. S. (1905) The origin of species through isolation. *Science*, **22**:545–562. (ver pp. 1, 10)
- JOSEPH, L. et al. (2008) Where and when does a ring start and end? Testing the ring-species hypothesis in a species complex of Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**:2431–2440. (ver pp. 5, 11–14, 35, 43, 60, 63–65)
- KIMURA, M. (1984) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press. (ver p. 21)
- KIRKPATRICK, M. e NUISMER, S. (2004) Sexual selection can constrain sympatric speciation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**:687–693. (ver pp. 22, 54)
- KNIJFF, P. D. et al. (2001) Genetic affinities within the herring gull *Larus argentatus* assemblage revealed by AFLP genotyping. *Journal of Molecular Evolution*, **52**:85–93. (ver p. 60)
- KRONFORST, M. R. et al. (2006) Linkage of butterfly mate preference and wing color preference cue at the genomic location of wingless. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**:6575–6580. (ver p. 19)
- KUCHTA, S. R. et al. (2009) Closing the ring: historical biogeography of the salamander ring species *Ensatina escholtzii*. *Journal of Biogeography*, **36**:982–995. (ver pp. 13, 48)
- KUO, C.-H. e AVISE, J. C. (2005) Phylogeographic breaks in low-dispersal species: the emergence of concordance across gene trees. *Genetica*, **124**:179–186. (ver pp. 35, 54, 63, 65)
- KVIST, L. et al. (2003) Evolution and genetic structure of the great tit (*Parus major*) complex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**:1447–1454. (ver p. 11)
- LANDE, R. (1981) Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **78**:3721–3725. (ver p. 19)
- LENORMAND, T. (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**:183–189. (ver p. 6)
- LIEBERS, D., KNIJFF, P. D. e HELBIG, A. J. (2004) The herring gull complex is not a ring species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**:893–901. (ver pp. 5, 9, 11–14, 43, 60–65)

- LOSOS, J. B. et al. (2013) *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton , Oxford: Princeton University Press. (ver p. 21)
- MALLET, J. et al. (2009) Space, sympatry and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**:2332–2341. (ver pp. 20, 21)
- MALLET, J. (2010) Why was Darwin's view of species rejected by twentieth century biologists? *Biology & Philosophy*, **25**:497–527. (ver pp. 4, 10, 67, 68)
- MANEL, S. et al. (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**:189–197. (ver pp. 9, 15, 54)
- MARCILLAC, F., GROSJEAN, Y. e FERVEUR, J.-F. (2005) A single mutation alters production and discrimination of Drosophila sex pheromones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**:303–309. (ver p. 19)
- MARTENS, J. e PÄCKERT, M. (2007) Ring species – Do they exist in birds? *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, Special Issue: Phylogenetic Symposium 48th Phylogenetic Symposium on Historical Biogeography **246**:315–324. (ver pp. 5, 12–14, 43, 60, 63–65)
- MARTINS, A. B., AGUIAR, M. A. M. d. e BAR-YAM, Y. (2013) Evolution and stability of ring species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**:5080–5084. (ver pp. 5, 21, 43, 66)
- MAYNARD SMITH, J. (1962) Disruptive selection, polymorphism and sympatric speciation. *Nature*, **195**:60–62. (ver p. 17)
- MAYR, E. (1940) Speciation phenomena in birds. *American Naturalist*, **74**:249–278. (ver pp. 5, 60)
- MAYR, E. (1963) *Animal Species and Evolution*. English 1ST edition Cambridge Mass.: Belknap Press. (ver pp. 2–5, 11, 20)
- MAYR, E. (2005) *Biologia, Ciência Única: Reflexões sobre Autonomia de uma Disciplina Científica*. Português Companhia das Letras. (ver pp. 9, 69)
- MAYR, E. (1947) Ecological factors in speciation. *Evolution*, **1**:263. (ver p. 20)
- MAYR, E. (1970) *Populations, Species, and Evolution: An Abridgment of Animal Species and Evolution*. en Harvard University Press. (ver pp. 5, 13)
- MAYR, E. (1942) *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia University Press. (ver pp. 1–5, 8, 10–12, 20, 23, 29, 52, 59, 62–64, 67, 68)
- MAYR, E. (1985) *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. English Cambridge, Mass.: Belknap Press. (ver pp. 3, 9, 10, 69)
- MAYR, E. (2001) *What Evolution Is*. Basic Books. (ver pp. 5, 59)
- MENDELSON, T. C. e SHAW, K. L. (2002) Genetic and behavioral components of the cryptic species boundary between *Laupala cerasina* and *L. kohalensis* (Orthoptera: Gryllidae). *Genetica*, **116**:301–310. (ver p. 66)

- MONAHAN, W. B., PEREIRA, R. J. e WAKE, D. B. (2012) Ring distributions leading to species formation: A global topographic analysis of geographic barriers associated with ring species. *BMC biology*, **10**:20. (ver p. 57)
- MORJAN, C. L. e RIESEBERG, L. H. (2004) How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles. *Molecular ecology*, **13**:1341–1356. (ver p. 6)
- NOEST, A. J. (1997) Instability of the sexual continuum. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **264**:1389–1393. (ver pp. 38, 58, 60)
- NOSIL, P. (2012) *Ecological speciation*. Oxford, New York: Oxford University Press. (ver pp. 6, 9, 19, 41)
- NOSIL, P. (2008) Speciation with gene flow could be common. *Molecular Ecology*, **17**:2103–2106. (ver p. 9)
- NOSIL, P. e FEDER, J. L. (2013) Genome evolution and speciation: Toward quantitative descriptions of pattern and process. *Evolution*, **67**:2461–2467. (ver p. 66)
- NOSIL, P., HARMON, L. J. e SEEHAUSEN, O. (2009) Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**:145–156. (ver p. 35)
- ORR, H. A. (1995) The population genetics of speciation: the evolution of hybrid incompatibilities. *Genetics*, **139**:1805–1813. (ver p. 19)
- ORR, H. A. (1997) Haldane's rule. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**:195–218. (ver p. 19)
- ORR, H. A. (2005) The genetic theory of adaptation: a brief history. *Nature Reviews Genetics*, **6**:119–127. (ver p. 11)
- OTTO, S. P., SERVEDIO, M. R. e NUISMER, S. L. (2008) Frequency-dependent selection and the evolution of assortative mating. *Genetics*, **179**:2091–2112. (ver p. 22)
- OVASKAINEN, O. et al. (2014) A general mathematical framework for the analysis of spatiotemporal point processes. *Theoretical Ecology*, **7**:101–113. (ver p. 67)
- PALMER, M. E. e FELDMAN, M. W. (2009) Dynamics of hybrid incompatibility in gene networks in a constant environment. *Evolution*, **63**:418–431. (ver p. 19)
- PATTEN, M. A. e PRUETT, C. L. (2009) The Song Sparrow, *Melospiza melodia*, as a ring species: Patterns of geographic variation, a revision of subspecies, and implications for speciation. *Systematics and Biodiversity*, **7**:33–62. (ver p. 15)
- PEREIRA, R. J., MONAHAN, W. B. e WAKE, D. B. (2011) Predictors for reproductive isolation in a ring species complex following genetic and ecological divergence. *BMC Evolutionary Biology*, **11**:194. (ver p. 14)
- PEREIRA, R. J. e WAKE, D. B. (2009) Genetic leakage after adaptive and nonadaptive divergence in the *Ensatina escholtzii* ring species. *Evolution*, **63**:2288–2301. (ver pp. 11–13, 43, 54, 65)

- PINHO, C. e HEY, J. (2010) Divergence with gene flow: Models and data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**:215–230. (ver pp. 21, 65)
- PIOU, C., BERGER, U. e GRIMM, V. (2009) Proposing an information criterion for individual-based models developed in a pattern-oriented modelling framework. *Ecological Modelling*, **220**:1957–1967. (ver p. 30)
- PRICE, T. (2007) *Speciation in Birds*. 1st Edition edition Greenwood Village, Colo: Roberts e Company Publishers. (ver p. 8)
- PRICE, T. D. (2010) The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**:1749–1762. (ver p. 41)
- PRICE, T. D., HELBIG, A. J. e RICHMAN, A. D. (1997) Evolution of breeding distributions in the Old World leaf warblers (*Genus Phylloscopus*). *Evolution*, **51**:552. (ver pp. 27, 35, 38)
- PÄCKERT, M. et al. (2005) The great tit (*Parus major*) – a misclassified ring species. *Biological Journal of the Linnean Society*, **86**:153–174. (ver pp. 11, 12)
- QUEIROZ, K. D. (2007) Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, **56**:879–886. (ver p. 10)
- RAILSBACK, S. F. e GRIMM, V. (2011) *Agent-Based and Individual-Based Modeling: A Practical Introduction*. Princeton: Princeton University Press. (ver p. 69)
- RAIMUNDO, R. L. G. et al. (2014) Conflicting selection in the course of adaptive diversification: The interplay between mutualism and intraspecific competition. *The American Naturalist*, **183**:363–375. (ver p. 66)
- RAUCH, E. M. e BAR-YAM, Y. (2005) Estimating the total genetic diversity of a spatial field population from a sample and implications of its dependence on habitat area. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**:9826–9829. (ver p. 35)
- RAUCH, E. M. e BAR-YAM, Y. (2004) Theory predicts the uneven distribution of genetic diversity within species. *Nature*, **431**:449–452. (ver p. 35)
- RETTELBACH, A. et al. (2013) Three modes of adaptive speciation in spatially structured populations. *The American Naturalist*, **182**:E215–E234. (ver p. 66)
- RICK, I. P., MEHLIS, M. e BAKKER, T. C. M. (2011) Male red ornamentation is associated with female red sensitivity in sticklebacks. *PLoS ONE*, **6**:e25554. (ver p. 19)
- RIDLEY, M. (2003) *Evolution*. 3rd edition Malden, MA: Wiley-Blackwell. (ver p. 20)
- ROSSINE, F. W. S. e AGUIAR, M. A. M. DE. (2014) A phase transition in speciation modes can unify biodiversity patterns. *in prep.*, (ver p. 21)
- RUNDLE, H. D. e NOSIL, P. (2005) Ecological speciation. *Ecology Letters*, **8**:336–352. (ver p. 67)

- SADEDIN, S. et al. (2009) Case studies and mathematical models of ecological speciation. 3: Ecotype formation in a Swedish snail. *Molecular Ecology*, **18**:4006–4023. (ver p. 66)
- SAYAMA, H., KAUFMAN, L. e BAR-YAM, Y. (2003) Spontaneous pattern formation and genetic diversity in habitats with irregular geographical features. *Conservation Biology*, **17**:893–900. (ver p. 66)
- SCHLUTER, D. (2009) Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, **323**:737–741. (ver pp. 54, 67)
- SCHNEIDER, D. M. et al. (2014) Toward a theory of topopatric speciation: The role of genetic assortative mating. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, **409**:35–47. (ver p. 66)
- SCOTT, A. D. et al. (2013) Clustering and phase transitions on a neutral landscape. *Europhysics Letters*, **102**:68003. (ver p. 66)
- SERVEDIO, M. R. et al. (2011) Magic traits in speciation: ‘magic’ but not rare? *Trends in Ecology & Evolution*, **26**:389–397. (ver p. 19)
- SEXTON, J. P., HANGARTNER, S. B. e HOFFMANN, A. A. (2014) Genetic isolation by environment or distance: Which pattern of gene flow Is most common? *Evolution*, **68**:1–15. (ver p. 65)
- SHAFER, A. B. A. e WOLF, J. B. W. (2013) Widespread evidence for incipient ecological speciation: a meta-analysis of isolation-by-ecology. *Ecology Letters*, **16**:940–950. (ver p. 65)
- SHAW, K. L. e LESNICK, S. C. (2009) Genomic linkage of male song and female acoustic preference QTL underlying a rapid species radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**:9737–9742. (ver p. 19)
- SLATKIN, M. (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, **236**:787–792. (ver p. 6)
- SLATKIN, M. (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, **47**:264. (ver p. 5)
- SOBEL, J. M. et al. (2010) The biology of speciation. *Evolution*, **64**:295–315. (ver p. 6)
- SOUSA, V. C. et al. (2013) Identifying loci under selection against gene flow in isolation-with-migration models. *Genetics*, **194**:211–233. (ver p. 65)
- STEGMANN, B. (1934) Ueber die Formen der großen Möwen (*subgenus Larus*) und ihre gegenseitigen Beziehungen. *Journal für Ornithologie*, **82**:340–380. (ver p. 60)
- STEVENS, G. C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American naturalist*, **133**:240–256. (ver p. 27)
- THE MARIE CURIE SPECIATION NETWORK. (2012) What do we need to know about speciation? *Trends in Ecology & Evolution*, **27**:27–39. (ver pp. 6, 19–21, 68)

- THIBERT-PLANTE, X. e HENDRY, A. P. (2009) Five questions on ecological speciation addressed with individual-based simulations. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**:109–123. (ver p. 66)
- THIBERT-PLANTE, X. e HENDRY, A. P. (2011) The consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**:326–342. (ver p. 66)
- TURELLI, M., BARTON, N. H. e COYNE, J. A. (2001) Theory and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**:330–343. (ver p. 19)
- TURNER, G. F. e BURROWS, M. T. (1995) A model of sympatric speciation by sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **260**:287–292. (ver p. 66)
- UCHMANSKI, J. e GRIMM, V. (1996) Individual-based modelling in ecology: What makes the difference? *Trends in Ecology & Evolution*, **11**:437–441. (ver p. 17)
- VAN DOORN, G. S., EDELAAR, P. e WEISSING, F. J. (2009) On the origin of species by natural and sexual selection. *Science*, **326**:1704–1707. (ver p. 66)
- WAGNER, M. (1873) *The Darwinian Theory and the Law of the Migration of Organisms*. E. Stanford. (ver p. 4)
- WAKE, D. B. (2009) What salamanders have taught us about evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**:333–352. (ver pp. 13, 38)
- WARD, D. (2011) Population differentiation in a purported ring species, *Acacia karroo* (Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **104**:748–755. (ver p. 10)
- WILEY, C., ELLISON, C. K. e SHAW, K. L. (2012) Widespread genetic linkage of mating signals and preferences in the Hawaiian cricket *Laupala*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**:1203–1209. (ver p. 19)
- WRIGHT, S. (1940) Breeding structure of populations in relation to speciation. *The American Naturalist*, **74**:232–248. (ver pp. 5, 17)
- WRIGHT, S. (1931) Evolution in mendelian populations. *Genetics*, **16**:97–159. (ver p. 6)
- WRIGHT, S. (1943) Isolation by distance. *Genetics*, **28**:114–138. (ver pp. 5, 8)
- WRIGHT, S. (1938) Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science*, **87**:430–431. (ver pp. 5, 49)
- WRIGHT, S. (1921) Systems of mating. III. Assortative mating based on somatic resemblance. *Genetics*, **6**:144–161. (ver p. 18)