

Le barriere biogeografiche datate dal Pleistocene hanno spinto alla divergenza all'interno della regione Australo-Papuasiatica in un modo specifico per sessualità diversa: un esempio per un diffuso Uccello canoro australiano.

Capire come il cambiamento ambientale abbia plasmato l'evoluzione delle specie, ci può fornire delle previsioni sul futuro del cambiamento climatico e potrebbe continuare a farlo anche nel futuro. La ricerca dei sistemi biologici diffusi copre i test di molteplici climi che sono stati soggetti al cambiamento ambientale; essi possono produrre interferenze attribuibili ai processi neutri e adattativi che guidano la divergenza di comportamento durante i periodi di cambiamento ambientale.

Contribuiamo al crescente accorpamento di studi geografici (multi-localizzati); l'effetto del cambiamento climatico del Pleistocene sull'evoluzione delle specie si concentra su una diffusione di diversi comportamenti degli uccelli canori, detti "Song-bird" i cui mitocondri, divergenti durante il Pleistocene ed il grigio Averla (*Colluricincla harmonica*).

Dalle ricerche si può valutare se la diversità genetica del nucleo suggerisce una storia congruente con quella delle sottospecie, i confini del membrana mitocondriale e l'influenza delle barriere biogeografiche.

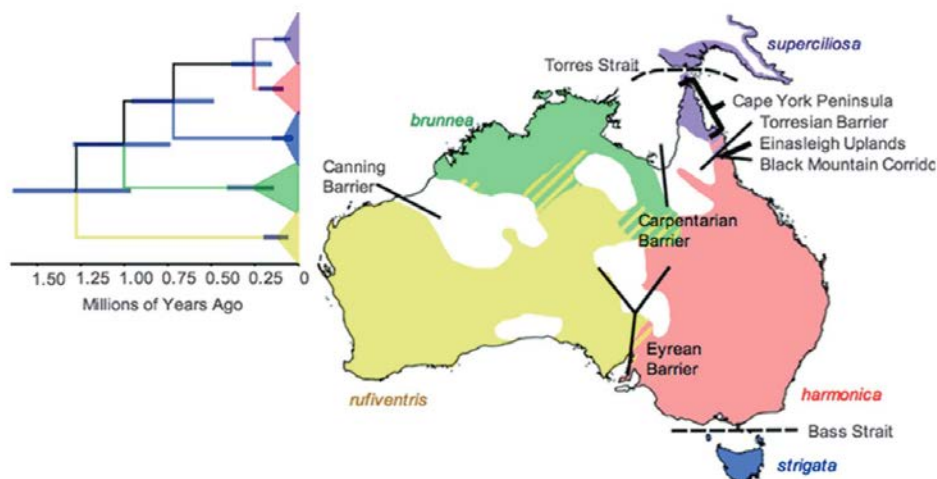
Esse portano alla necessità di stimare la diversità genetica al loro interno allo scopo di differenziare il flusso genetico tra le popolazioni regionali e stimare dei tempi di divergenza della popolazione.

Le 5 sottospecie attualmente riconosciute come Averla, geneticamente differenziate all'interno del genoma nucleare e mitocondriale, collegate nel basso livello dal flusso genetico.

Le divergenze tra queste popolazioni sono concordanti ai riferimenti storici delle barriere biogeografiche del Pleistocene.

La discordanza nell'ordine degli eventi di divergenza della popolazione: il genoma mitocondriale e nucleare suggerisce una storia di flusso genetico distorto del sesso e/o intrusione mitocondriale ai contatti secondari.

Gli studi attuali tendono a dimostrare che il cambiamento climatico può influire sui sessi in modalità diverse.



L'incongruenza tra popolazione e alberi mitocondriali richiede un'indagine a livello di genoma.

Intrusione mitocondriale ed evoluzione dei nuclei mesonici.

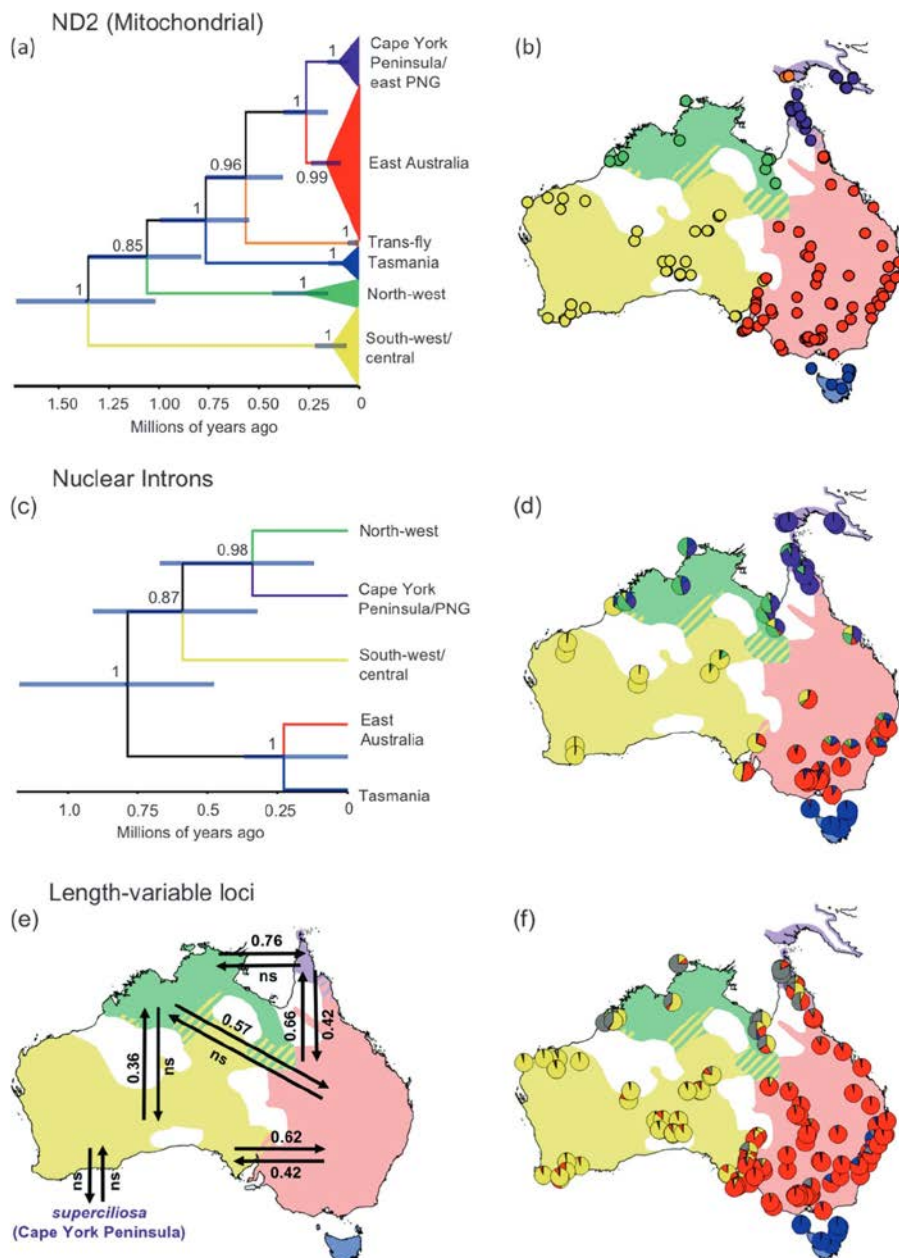
Il rapporto tra cambiamento ambientale e di specie.

L'evoluzione indica la varietà di modi in cui le specie sono influenzate e possono rispondere al cambiamento ambientale.

Comprendere i processi di popolazione colpiti da fattori ambientali è un importante cambiamento per informare i modelli di risposta delle specie ai futuri cambiamenti climatici.

Le oscillazioni climatiche in tutto il Pleistocene (~ 2,5 – 0,01 milioni di anni fa) hanno influenzato l'evoluzione del biotopo in tutto il mondo attraverso la frammentazione, lo spostamento ed l'estinzione (Hewitt 2004).

Le popolazioni che sopravvivono ai ghiacciai risultano spesso scollegati e devianti al di sotto degli effetti delle diverse pressioni climatiche ed ecologiche con deriva genetica (Avise 1998, 2000).



Nella zona Papuaasica, tuttavia, è rimasta in gran parte priva di glaciazioni del Pleistocene ed ha invece sperimentato i cicli di aridità e le fluttuazioni del livello del mare (Barrows e Al. 2002; 2008). Sulla base di analisi della gamma e tassonomia delle specie contemporanea dei trattamenti, delle numerose aree con barriere storiche biogeografiche pensate per riflettere l'innalzamento del livello del mare e le zone aride che si sono formate durante il Pleistocene, mappate attraverso l'Australia continentale (Ford 1987; 1961 Keast; Schodde e Mason 1999).

Le due aree marine contemporanee ostacolano sia il flusso genetico, sia lo stretto dei Bassi (a sud) e dello Stretto Torres (nel nord), formate e dissipate ripetutamente in tutto il Pleistocene e ora presenti nella terraferma causando la separazione tra Australia e Tasmania, rispettivamente dall'isola della nuova Guinea.

(Chivas e Al. 2001; Lambeck e Chappell 2001).

Gli eventi di speciazione in molte di queste discipline biogeografiche sostengono il loro ruolo nel plasmare l'evoluzione del biotopo australiano

(Dolman e Joseph 2015, 2016; Jennings/Edwards 2005; Lee e Edwards 2008; Di Mellick 2014; 2010).

Table 1 Pairwise F_{ST} and Φ_{ST} values estimating differentiation across contemporary and putative historical biogeographical barriers between the populations of grey shrike-thrush inhabiting the regions either side of each barrier

Regions compared	Barrier	Nuclear intron Φ_{ST}						Length-variable marker F_{ST}	ND2 Φ_{ST}
		AB4	DRD4	GAPDH	MUSK-14	RI2	TGFb2		
East-Australia V Tasmania	Bass Strait	0.49 (<0.001)	0.57 (<0.001)	0.48 (<0.001)	0.09 (0.009)	0.19 (0.027)	0.29 (<0.001)	0.34 (<0.001)	0.87 (<0.001)
East-Australia V Cape York Peninsula	Torresian	0.51 (<0.001)	0.00 (0.387)	0.15 (0.288)	0.93 (<0.001)	0.06 (0.153)	0.10 (<0.001)	0.07 (<0.001)	0.66 (<0.001)
East-Australia V north-west	Carpentarian	0.48 (<0.001)	0.25 (<0.001)	0.00 (0.315)	0.93 (<0.001)	0.04 (0.207)	0.10 (<0.001)	0.09 (<0.001)	0.91 (<0.001)
East-Australia V south-west/central	Eyrean	0.50 (<0.001)	0.20 (<0.001)	0.169 (<0.001)	0.85 (<0.001)	0.44 (<0.001)	0.18 (<0.001)	0.07 (<0.001)	0.91 (<0.001)
Cape York Peninsula V PNG	Torres Strait	0.14 (0.216)	0.03 (0.126)	-0.27 (0.991)	0.00 (0.423)	0.05 (0.378)	0.10 (0.091)	NA	0.19 (<0.001)
Cape York Peninsula V north-west	Carpentarian	0.24 (0.027)	0.36 (0.009)	0.18 (0.108)	0.68 (<0.001)	-0.08 (0.991)	0.10 (0.054)	0.05 (<0.001)	0.92 (<0.001)
North-west V south-west/central	Canning	0.09 (0.198)	0.369 (<0.001)	-0.06 (0.68)	0.94 (<0.001)	0.67 (<0.001)	0.46 (<0.001)	0.08 (<0.001)	0.94 (<0.001)

Significant (P -value < 0.011) estimates are in bold. Length-variable marker data were not available for the Papua New Guinean (PNG) range of the species, so differentiation across the Torres Strait could not be estimated using this dataset (NA)

L'influenza biologica di alcune barriere della Papuasias, che è, con limitazione alla migrazione di locali di adattamento e divergenza di comportamento, resta come da dati molecolari (ad esempio, lo stretto di Torres — Kearns 2011; 2017 di Toon e Al. Barriera inscatolamento — Lamb e Al. 2018 e Nyári e Joseph 2013). Inoltre, i precedenti filogenesi le indagini sulle barriere australi-papuanee impiegate esclusivamente per il DNA mitocondriale (mtDNA), marcatori (Joseph e Omland 2009), che sono inclini all'effetto della selezione e non riflettono sempre la popolazione storia

(Ballard e Whitlock 2004; 2015 di Morales e Al. Toews e Brelsford 2012).

Dal Test multi-locus delle interferenze basate sui mitocondri usando dati nucleari a cui si riferiscono.

Il cambiamento climatico del Pleistocene ha influenzato l'evoluzione diverse specie in modi diversi, a seconda della loro ecologia (Bowman e Al. 2010; 2008).

Le barriere biogeografiche hanno spinto alla divergenza cellulare di specie diverse volte e a diverse estensioni a seconda delle specie limitazioni del flusso genico (Bowman e Al. 2010; Dolman e Joseph 2012; 2010).

Inoltre, i campioni adattati ai climi aridi hanno ampliato la loro gamma durante il Pleistocene con il massimo glaciale, contrariamente alla maggior parte delle specie studiate, che hanno sperimentato delle concentrazioni di gamma (ad butcherbirds; Kearns e Al. 2014).

Risposte diverse a cambiamenti climatici può comportare diversi modelli temporali divergenti attraverso una barriera e anche portare a diverse aree geografiche modelli di differenziazione della popolazione (Bryant e Krosch 2016; 2017, Peñalba e Al.).

Temporalmente e spazialmente sono quindi attesi dei modelli biogeografici concordanti solo in specie simpatriche ed ecologicamente simili.

Più avanti si sono formate alcune barriere, scomparse e riformate nel tempo, tale che le popolazioni disconnesse hanno sperimentato più periodi di contatto secondario.

In alcuni casi di contatto secondario, il flusso genico può omogeneizzare la variazione genetica tra le popolazioni (Joseph e Wilke 2006; Kearns 2014), e in altri, le barriere intrinseche si sono evolute durante l'isolamento (cioè le incompatibilità genomiche) possono guidare l'evoluzione di isolamento e speciazione pre-igote (Sunnucks e Al. 2017).

Oltre a cambiare nel tempo, il clima varia notevolmente in tutta la regione papuasica.

Le Differenze climatiche in tutta la regione può essere ulteriormente guidato adattamento locale e la divergenza all'interno di alcune specie (Lamb e Al. 2018).

La natura dinamica parziale della popolazione del Pleistocene, con periodi di contatto consecutivi, abbinati a variazioni climatiche ha sviluppato la complessità filogenetica.

Inoltre le barriere imputate non sono sempre state trovate concordanti con i componenti nucleari e/o mitocondriali interspecifici con divergenza genetica, a volte, nonostante la loro concordanza con la divergenza fenotipica (Eldridge e Al. 2014 e Kearns e Al. 2010) risulta necessario lo studio della diffusione per specie a copertura di climi differenti (molteplici).

Questo fenomeno consentirà di raggiungere una comprensione completa di come il cambiamento climatico del Pleistocene influenzò l'evoluzione del biotopo in tutta la regione della Papuasias.

Il grigio Averla (Colluricincla Harmonica) è una specie ideale su cui indagare il complesso evolutivo effettivo legato al clima del Pleistocene: è diffuso e comune in tutta l'Australia e nella nuova costa orientale.

La Guinea e la divergenza tra i suoi stradi mitocondriali risulta essere datata e confermata nel Pleistocene (Higgins e Pietro 2002;2018).

L'analisi dei dati della sequenza mitocondriale tutta la gamma australiana ha trovato i confini per la membrana per essere concordanti con la gamma di sottospecie fenotipiche predefinite (Agnello e Al. 2018).

Inoltre, Marki e Al. (2018) ha trovato che all'interno della specie della Nuova Guinea, grazie ai dati della sequenza del DNA di due individui provenienti da regioni diverse, che suggerivano la presenza di due linee, di cui una ha subito una deviazione per l'area climatica di Cape York, ed una che risulta essere deviata per le popolazioni della penisola australiana.

Tuttavia, il campionamento più denso della regione è necessario per testare questa osservazione.

Otto delle barriere storiche biogeografiche e contemporanee si allineano con membrana mitocondriale e sottospecie ai confini all'interno dell' Averla grigia e così potrebbe avere influenzato la sua storia evolutiva: lo scricciolo delle erbe.

Le barriere di Torresian, Einasleigh Uplands, gli scuri Corridoi di montagna, bassi e stretti di Torres.

Queste barriere sono state principalmente dedotte da frontiere e barriere biogeografiche indicative, (2) quantificano la diversità genetica all'interno ed il flusso genetico tra le popolazioni regionali, (3) stimare i tempi di divergenza cellulare della popolazione.

In tutta la sua gamma australiana, cinque popolazioni regionali di Averla grigia sono attualmente riconosciuti come sottospecie a sé sulla base di metriche di morfologia e di composizione piumaggio.

Le popolazioni di Nuova Guinea si verificano quasi esclusivamente in Papuasias e in Nuova Guinea; a volte sono assegnate a sottospecie separate (Averla) ma sono per lo più sinonimo del A.Superciliosa della penisola di Cape York (Beehler e Pratt 2016; Macdonald 1973; Schodde e Mason 1999).

Campioni di estrazioni di DNA, di sequenziamento del DNA e di lunghezza del marcatore genotipo variabile (2018) hanno ricevuto sequenze mitocondriali ND2 per 170 esemplari di Colluricincla grigio (Averla-tordo) prelevati dalla specie australiana della specie.

Ampliando il lavoro di Marki ed Al. (2018) per campionamento più denso di nuove popolazioni della Guinea e lo screening di 20 nuovi locus del genoma, consente nuove analisi e di testare ulteriori ipotesi.

I PNG campionati grigi campione di Averla-tordo da tre zone di savana isolate: la regione Trans-Fly (W-Papuasias).

La provincia di PNG risulta adiacente ad Indonesia ed immediatamente a Nord della penisola di Cape York, la costa PNG nella provincia di oro, e la costa sud di PNG in e dati molecolari sulle specie di uccelli e sono stati testati in una serie di altri taxa.

Qui usiamo la filogeografia multi-locus per testare se le barriere di cui sopra abbiano avuto effetti diversi sulla diversificazione della popolazione con divergenza del comportamento mitocondriale all'interno del grigio Averla.

In particolare, per il test di congruenza tra i modelli di differenziazione genetica nucleare e quelli basati su sottospecie fenotipicamente definite (Schodde e Mason 1999), mitocondriali.

Dataset	Regional population	Tasmanian	East Australia	Cape York Peninsula	Papua New Guinea	North-west	South-west/central
Length-variable markers	<i>N</i> inds	18	83	12	–	15	42
	% Polymorphic loci	35.7	100.0	100.0	–	78.6	85.7
	<i>N</i> alleles/locus	2.64	9.50	5.64	–	5.93	7.71
	<i>N</i> private alleles/locus	0.29	1.93	0.29	–	0.57	1.00
	AR	2.93	5.52	5.64	–	5.61	5.38
	He (sd)	0.23 (0.13)	0.57 (0.29)	0.55 (0.29)	–	0.53 (0.28)	0.52 (0.27)
	θ	–	4.29	4.90	–	4.29	4.26
	<i>N</i> inds	18	84	15	16	15	41
	S	5	80	12	30	23	31
	H	6	37	9	6	12	25
ND2	Hd	0.719	0.903	0.848	0.808	0.971	0.955
	π	0.0015	0.004	0.0028	0.010	0.0042	0.003
	Tajima's <i>D</i> (<i>P</i> -value)	0.151 (>0.10)	–2.191 (<0.01)	–0.860 (>0.10)	0.771 (>0.10)	–1.576 (>0.10)	–1.934 (<0.05)
	Fu and Li's <i>F</i> (<i>P</i> -value)	–0.252 (>0.10)	–3.503 (<0.02)	–1.209 (>0.10)	1.457 (>0.05)	–1.962 (>0.10)	–2.812 (<0.05)
	<i>N</i> inds mean (min–max)	6.2 (2–7)	32.2 (29–33)	5.7 (1–7)	7.7 (6–8)	6.2 (2–7)	7.5 (6–8)
	S mean (min–max)	2.7 (0–9)	13.0 (2–29)	6.2 (1–16)	3.7 (0–12)	6.3 (1–18)	5 (0–9)
	H mean (min–max)	1.8 (1–3)	15.2 (3–32)	4.4 (2–9)	2.7 (1–5)	4.7 (2–10)	5.2 (1–9)
	Hd mean (min–max)	0.263 (0–0.833)	0.703 (0.461–0.966)	0.559 (0.20–0.923)	0.296 (0–0.525)	0.621 (0.264–1)	0.550 (0–0.9242)
	π mean (min–max)	0.0026 (0–0.0123)	0.0053 (0.0009–0.0111)	0.0035 (0.0007–0.0095)	0.0020 (0–0.0039)	0.0046 (0.0009–0.0118)	0.0031 (0–0.0101)
	θ _n (min–max)	0.93 (0–3.83)	2.39 (0.48–5.45)	1.90 (0.2–5.63)	0.87 (0–2.32)	2.04 (0.26–5.49)	1.33 (0–3.14)
Nuclear introns	<i>N</i> inds mean (min–max)	6.2 (2–7)	32.2 (29–33)	5.7 (1–7)	7.7 (6–8)	6.2 (2–7)	7.5 (6–8)
	S mean (min–max)	2.7 (0–9)	13.0 (2–29)	6.2 (1–16)	3.7 (0–12)	6.3 (1–18)	5 (0–9)
	H mean (min–max)	1.8 (1–3)	15.2 (3–32)	4.4 (2–9)	2.7 (1–5)	4.7 (2–10)	5.2 (1–9)
	Hd mean (min–max)	0.263 (0–0.833)	0.703 (0.461–0.966)	0.559 (0.20–0.923)	0.296 (0–0.525)	0.621 (0.264–1)	0.550 (0–0.9242)
	π mean (min–max)	0.0026 (0–0.0123)	0.0053 (0.0009–0.0111)	0.0035 (0.0007–0.0095)	0.0020 (0–0.0039)	0.0046 (0.0009–0.0118)	0.0031 (0–0.0101)
	θ _n (min–max)	0.93 (0–3.83)	2.39 (0.48–5.45)	1.90 (0.2–5.63)	0.87 (0–2.32)	2.04 (0.26–5.49)	1.33 (0–3.14)

Il dimorfismo sessuale dell'Averla-tordo grigia è derivato dal fenotipo e/o dal dimorfismo sessuale presente nelle molecole; in questo caso un kit di estrazione QIAGEN è stato utilizzato per estrarre il DNA genetico da 19 PNG della penisola di Cape York, con estrazione di campioni di tessuto della Australian National Wildlife Collection (ANWC, CSIRO, Canberra).

Questi 19 individui sono stati sequenziati per il locus ND2 (seguendo l'approccio di Pavlova ed Al).

Nel 2014 sono stati individuati dei set di dati ND2 per un totale di 189 sequenze.

Un sottoinsieme di 69 individui, rappresentativi di l'intera gamma della specie, è stata ulteriormente sequenziata per uno Z-linked e cinque locus autosomici introni (marcatori del DNA su RNA).

L'algoritmo Phase 2,1 (Stephens e Donnelly 2003), implementato in DnaSP è stato usato per risolvere le fasi gametiche dell'introne nucleare sequenziale.

Per il locus introne nucleare legato alla Z, solo sequenze maschili, gradualmente tengono conto di omo-zigosità del cromosoma Z nelle femmine.

Le sequenze con contenuti non è stato possibile allineare accuratamente per cui i due sono stati esclusi dalle analisi.

Tutti loci sequenziati sono stati testati per deviazioni significative dal collegamento di equilibri in ognuna delle popolazioni di Averla grigia utilizzando GENEPOP 4,2 (Raymond e Rousset 2004); per questo l'analisi, le popolazioni sono state definite sulla base di ND2 con membrana di appartenenza (a causa della stretta correlazione tra membrana ND2 e sottospecie dei confini geografici).

La struttura genetica nucleare all'interno della specie è stata valutata utilizzando il clustering bayesiano / tassellazioni in TESS

2.3.1 (Chen e Al. 2007) per verificare se la provenienza biogeografico delle barriere, dimostrano di essere concordi con fenotipi di sottospecie definite e di limiti mitocondriali confinanti, che sono anche concordanti con la struttura genetica nucleare.

Sono state eseguite due analisi: una su lunghezza-variabile, con genotipi marcatori, l'altro sulla sequenza introne nucleare dati (esclusi i dati relativi al locus legato al tipo di sesso) gli alleli relativi agli introni sequenziati sono stati considerati i genotipi diploidi.

Gli individui mancanti > 20% dei genotipi sono stati esclusi dalle analisi.

È stato implementato un modello BYM con un parametro di frequenza (allele di Dirichlet

Con modello $D = 1,0$) con interazione spaziale parametrica con $P = 0,6$ e un grado di tendenza $T = 2$ (Durand e Al. 2009).

TESS è stato eseguito assumendo una gamma di valori di cluster (K da 2 a 10); per ogni K , 100 replicati di 30.000 Sweep Burn-in seguiti da 100.000 Sweep sono stati eseguiti.

Il cluster calcolato probabilità dei 10 replicati con la devianza più bassa: valori di informazione (DIC) di ogni K sono state mediamente utilizzati i CLUMPP 1.1.2

(Jakobsson e Rosenberg 2007)

Il numero più probabile di cluster genetici è stato identificato in base ai valori del giro di DIC (Informazioni di supporto per i dettagli).

Per visualizzare l'area geografica a disposizione dei raggruppamenti per ogni dataset nucleare, Abbiamo mappato le appartenenze di ogni individuo in genetica distribuzione delle sottospecie (Schodde e Mason 1999) utilizzando Quantum GIS (qGIS 2.14.3) (qGIS Development Team di sviluppo QGIS 2017). Dentro-locus le relazioni aplo-tipica dei loci introne nucleari sono stati analizzati utilizzando reti di giunzione mediana (Bandelt e Al.

1999) costruito in PopArt (Leigh e Bryant 2015).

Stimare i tempi di divergenza tra i comportamenti mitocondriali e le popolazioni regionali.

Sono state condotte analisi coalescenti per stimare la tempistica di divergenza di comportamento mitocondriale e divergenza di popolazione sulla base di dati nucleari per testare la concordanza tra l'evoluzione nucleare e mitocondriale.

La Co-analisi dei mitocondri e i dati del DNA nucleare utilizzando * BEAST entro BEAST 2.4.7 (Bouckaert e Al. 2014) è stato tentato, ma i parametri non convergono (bassa dimensione del campione (ESS) e le distribuzioni dei parametri multimodali).

I dati del ND2 mitocondriale e della sequenza introne nucleare sono stati quindi analizzati separatamente.

Una filogenesi mitocondriale è stata costruita in ND2 per le sequenze include le persone da PNG in BEAST 2.4.7 (Lamb ed Al. 2018).

I criteri delle informazioni bayesiane sono stati implementati nella PartitionFinder 1.1.1 (Lanfear ed Al. 2012) con identificazione del partizionamento ottimale ed allineamento di ND2 da posizione di codone ed i modelli ideali di evoluzione molecolare per HKY + I per posizione 1, TrN93 + I per posizione 2 e HKY per posizione 3. Le analisi BEAST sono state eseguite con sostituzioni non collegate mentre i modelli di clock con alberi collegati per le tre partizioni.

I tempi di divergenza all'interno degli alberi derivati da queste piste da Guida erano coerenti, indipendentemente l'albero precedente che è stato implementato.

Un bayesiano coalescente di Averla ha una trama precedente (Drummond ed Al. 2005), consente di complicate storie demografiche (Shapiro 2011) è stato applicato per l'analisi finale e un casuale albero di partenza casuale.

I tempi di divergenza sono stati calibrati utilizzando ND2 come frequenze di clock stimate nel Sistema di Honeycreeper hawaiano (Lerner ed Al. 2011), rappresenta un caso comparabile con recente divergenza (< 2 My) tra i comportamento di una specie di passeri: con frequenze di clock precedenti (media di una distribuzione log-normale; con gamma di 95%

I campionati sono stati fissati a $6,3 \times 10^{-3}$ ($5,6 - 7,2 \times 10^{-3}$) con sostituzioni per sito per milione di anni per codone con posizione uno, $1,6 \times 10^{-3}$ ($1,3 - 2,0 \times 10^{-3}$) posizione due, e $5,8 \times 10^{-2}$ ($5,2 - 6,3 \times 10^{-2}$) per la posizione 3.

Quattro corse di 100 milioni generazioni sono state condotte, campionati ogni 10.000 generazioni (controllato per la convergenza) (Rambaut e Drummond 2007). Le esecuzioni sono stati combinati e assottigliati 10.000 volte utilizzando LogCombiner 1.8.3 (Drummond e Rambaut 2007) dopo aver scartare il primo 10% come brucianti.