

Especiação e suas bases genéticas

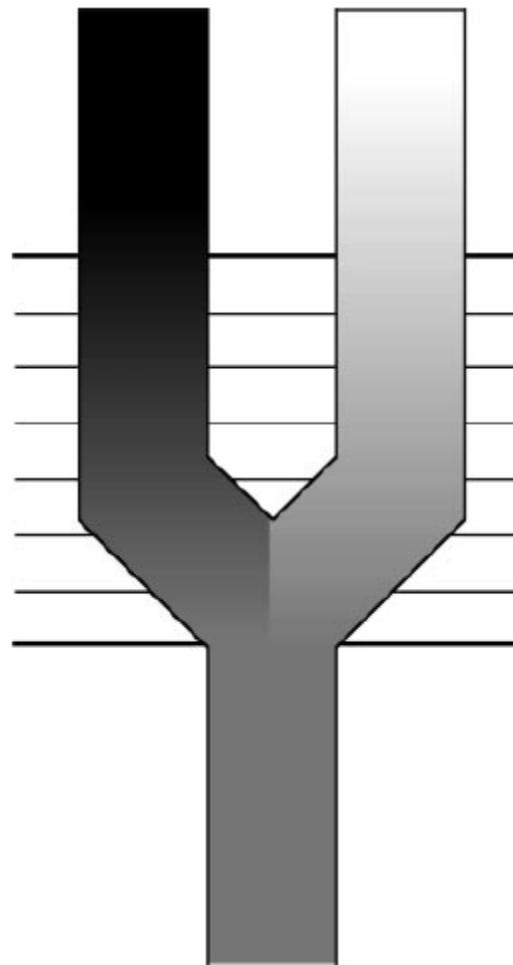
Diogo Meyer

BIO-0208

2016

Ridley, capítulo 14

Especiação



**Como surgem
mecanismos de
isolamento reprodutivo
(IR)?**

Especiação: as principais perguntas

Qual a base genética do isolamento reprodutivo?

Quantos genes?

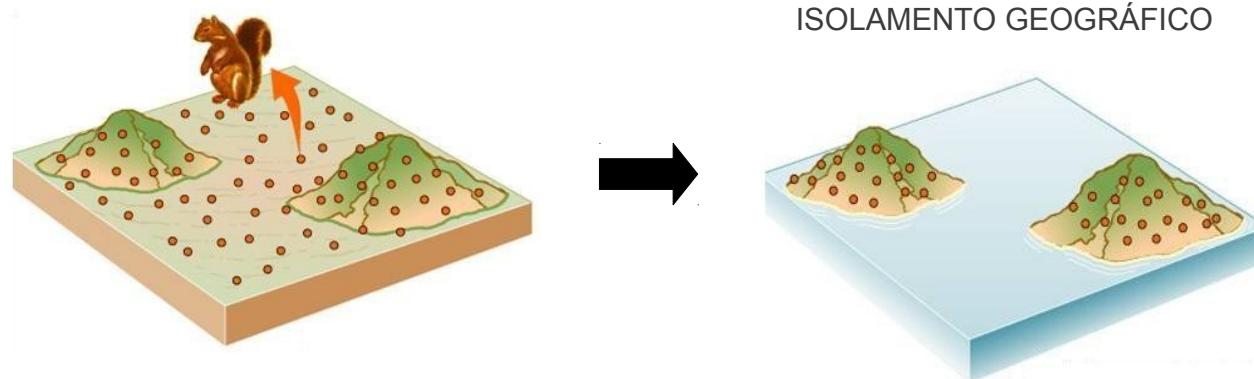
Quais genes?

Como isolam?

Deriva ou seleção?

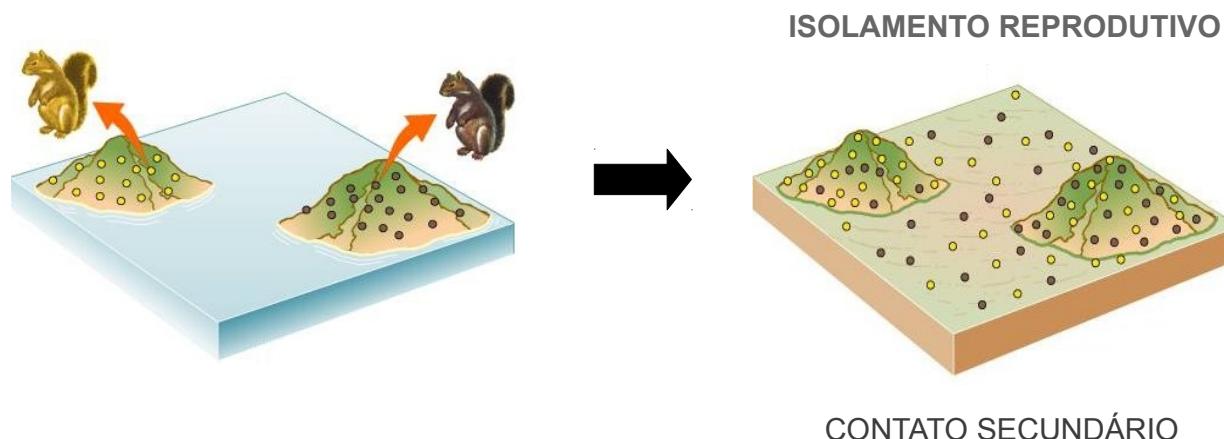
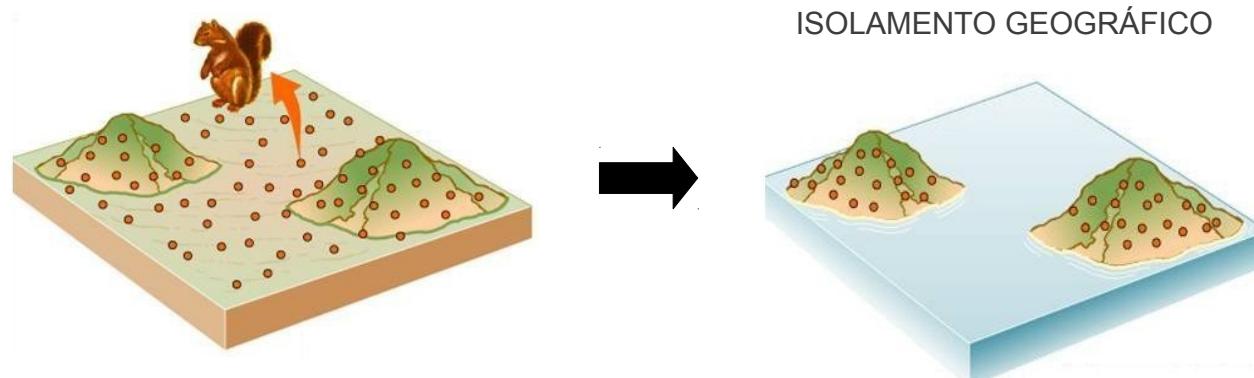
Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



Especiação: um modelo simples

O que é isolamento reprodutivo?

ISOLAMENTO REPRODUTIVO

ISOLAMENTO SEXUAL

HÍBRIDOS INVÁDEIS

ISOLAMENTO DE HABITAT

ISOLAMENTO TEMPORAL

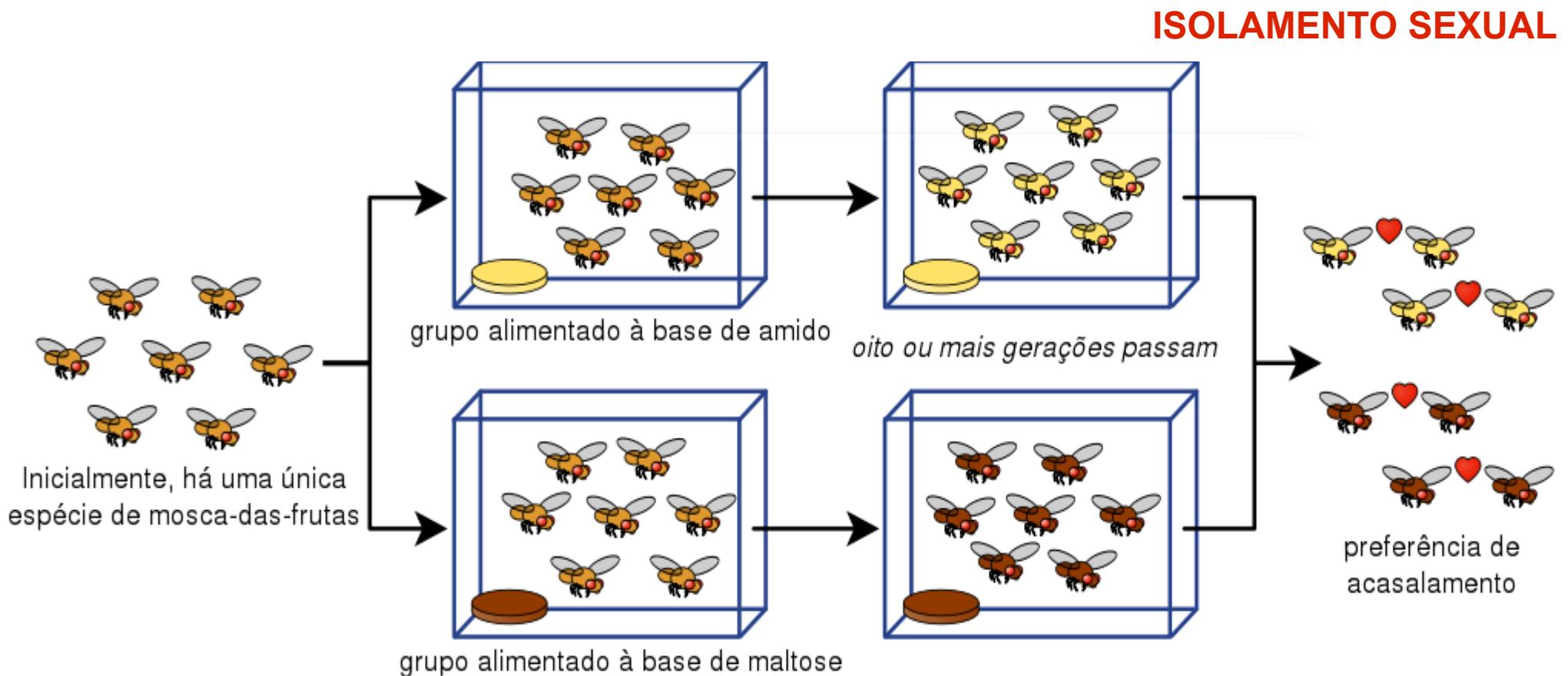
ISOLAMENTO GAMÉTICO

■
■
■

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

BARREIRAS AO FLUXO GÊNICO

Especiação no laboratório: isolamento e seleção



Especiação no laboratório: isolamento e seleção

Como quantificar o isolamento reprodutivo?

$$I = \frac{\# \text{homoespecíficos} - \# \text{heteroespecíficos}}{\# \text{total}}$$

		FÊMEAS	
		AMIDO	MALTOSE
MACHOS	AMIDO	22	9
	MALTOSE	8	20

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

Especiação no laboratório: isolamento e seleção

Como quantificar o isolamento reprodutivo?

$$I = \frac{\# \text{homoespecíficos} - \# \text{heteroespecíficos}}{\# \text{total}}$$

média do tratamento (maltose x amido) **I = 0,33**

média do controle (alopatia sem seleção) **I = 0,014**

O que esses experimentos dizem

Evolution, 47(6), 1993, pp. 1637–1653

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

WILLIAM R. RICE AND ELLEN E. HOSTERT

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

- alopatrica + seleção divergente: isolamento em 11/14 estudos
- alopatrica sem seleção: nunca gerou isolamento!

Conclusão: isolamento reprodutivo é um subproduto da seleção divergente

Qual é a base genética do isolamento?

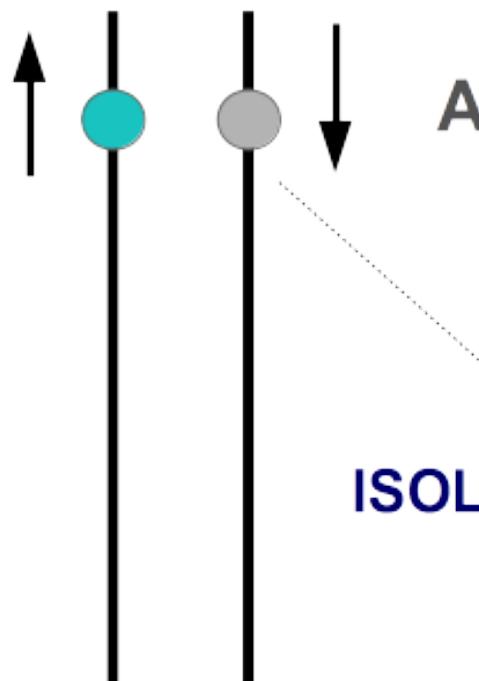
- Nos experimentos, não houve seleção para o isolamento
- O isolamento reprodutivo é um subproduto da seleção divergente
- Seleção divergente facilita o surgimento de isolamento, porém atuando indiretamente

Pleiotropia leva ao isolamento

Como surge o isolamento reprodutivo?

SELEÇÃO DIVERGENTE

POPULAÇÃO A



POPULAÇÃO B



ALELO SOB SELEÇÃO

ISOLAMENTO REPRODUTIVO

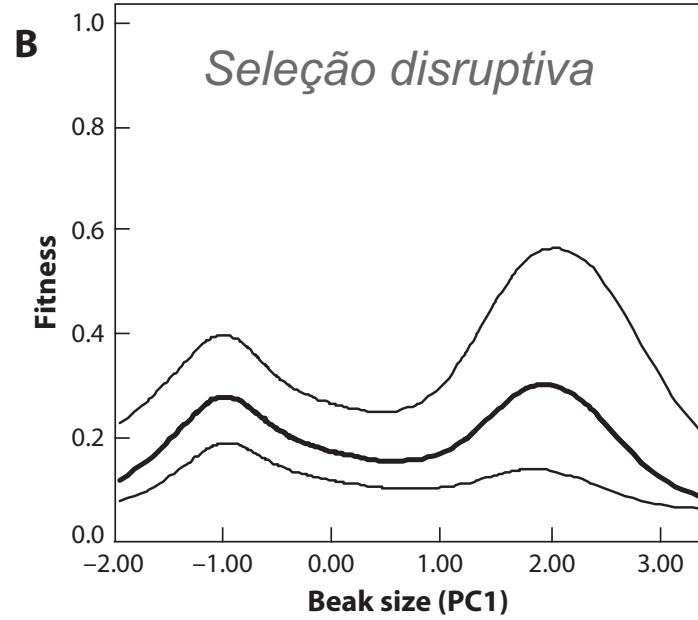
Pleiotropia leva ao isolamento

Geospiza fortis em El Garrapatero

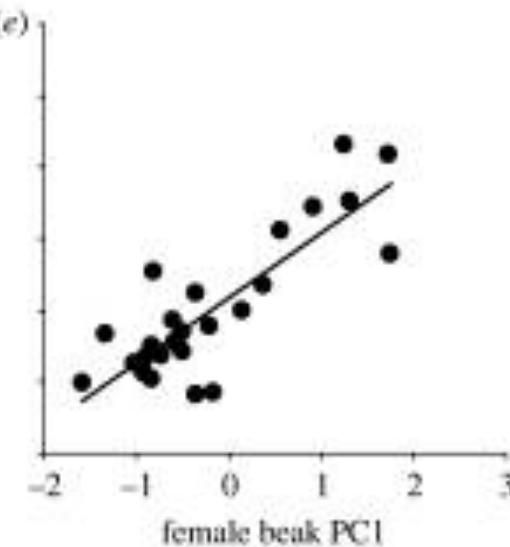
Bico pequeno

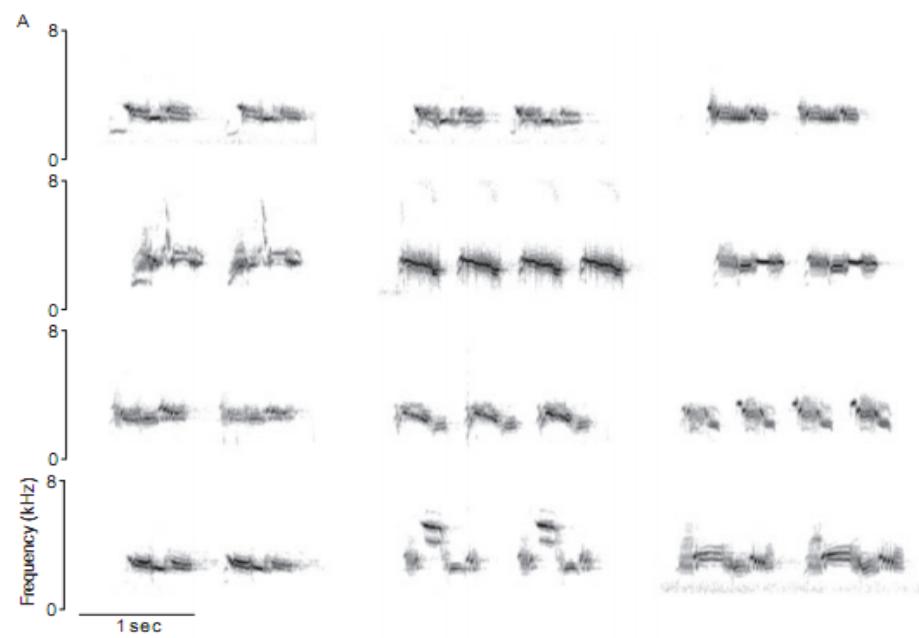
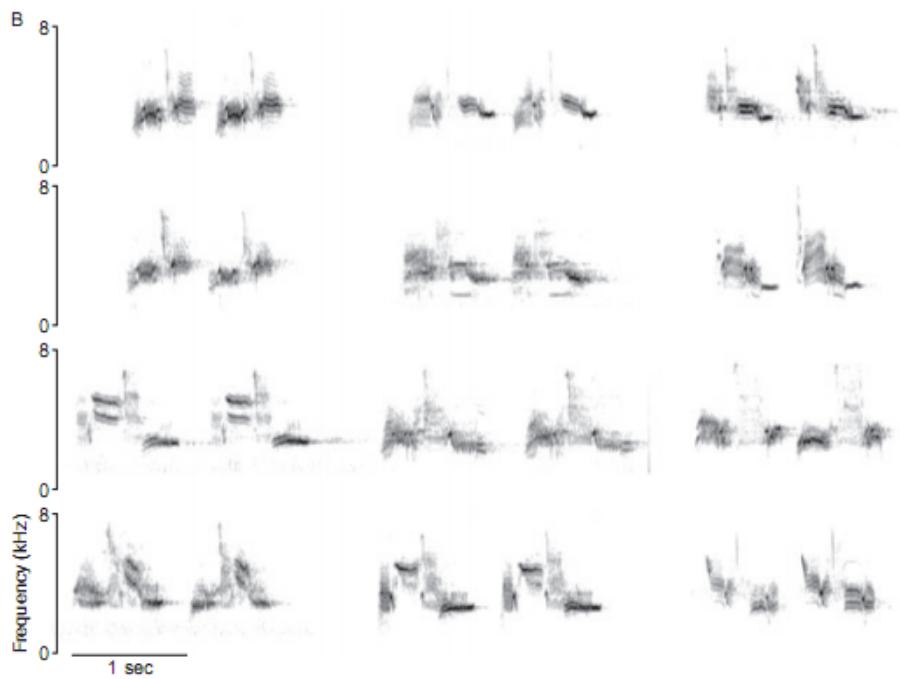


Bico grande



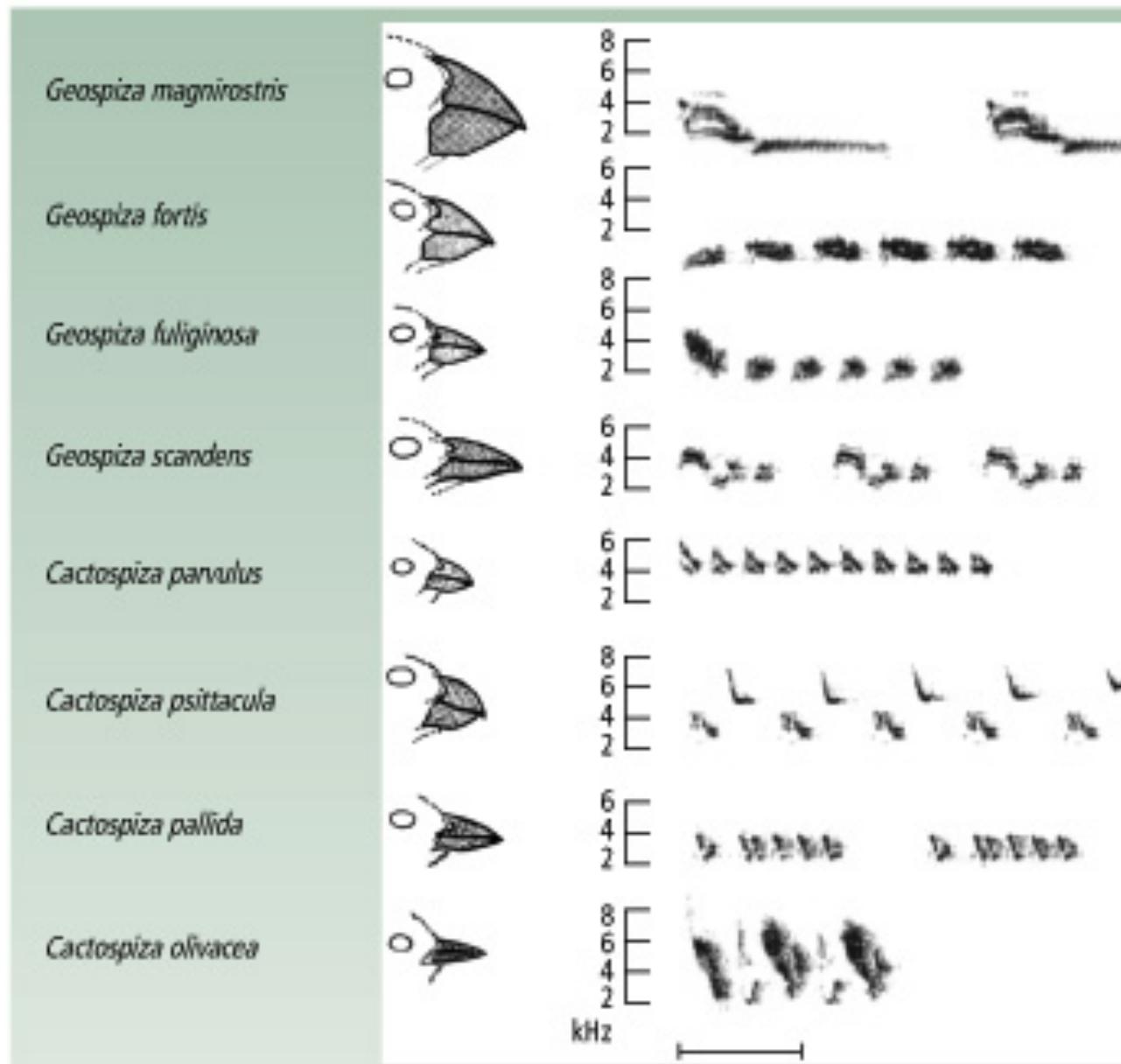
Acasalamento preferencial em função
do tamanho do bico





Padrão de canto diverge entre
populações com tanhos de bico
diferentes

Isolamento via seleção e pleiotropia



Isolamento: híbrido inviável entre populações de *Mimulus guttatus*

Quais as bases genéticas do isolamento reprodutivo?

População com cobre



População sem cobre



Híbridos inviáveis

Isolamento via seleção e carona

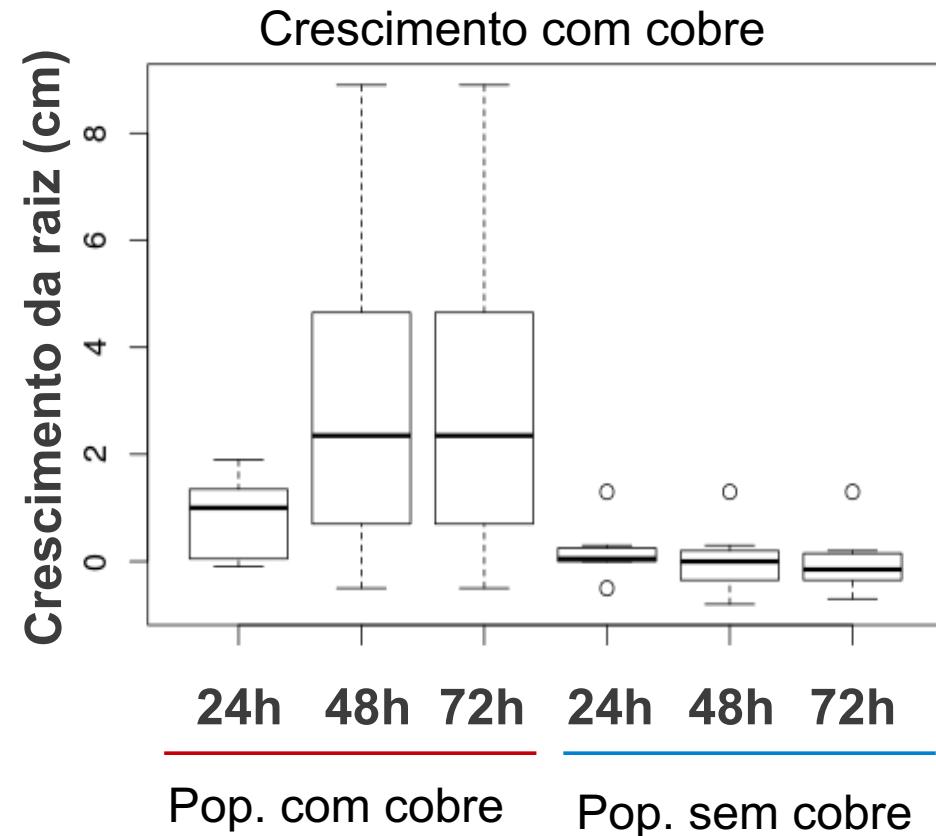
Como surge o isolamento reprodutivo?

SELEÇÃO DIVERGENTE

Mimulus guttatus



Dcijsr



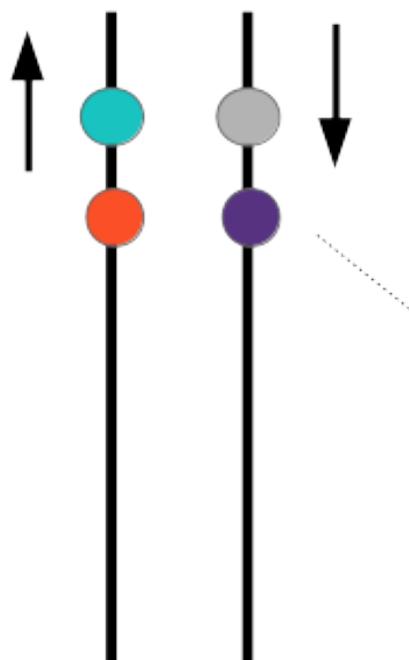
Allen e Sheppard, 1971; Nosil, 2012

Carona leva ao isolamento

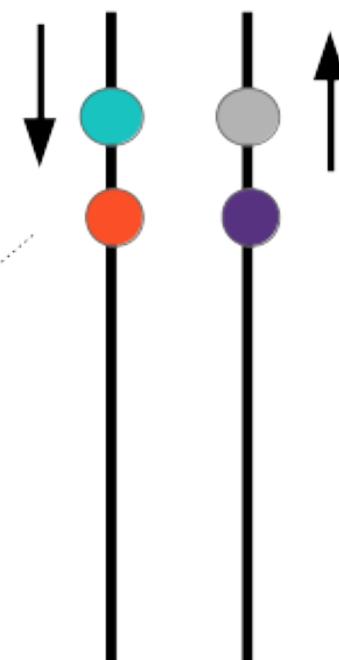
Como surge o isolamento reprodutivo?

SELEÇÃO DIVERGENTE

População com cobre



População sem cobre



ALELO SOB SELEÇÃO

**GENE DE ISOLAMENTO
REPRODUTIVO**

CARONA GENÉTICA

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

Incompatibilidades genéticas intrísecas no híbrido

Espécie 1	AA	aptidão alta
Espécie 2	aa	aptidão alta
Híbrido	Aa	aptidão baixa/híbridos inviáveis

Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

Incompatibilidades genéticas intrísecas no híbrido

- O problema:

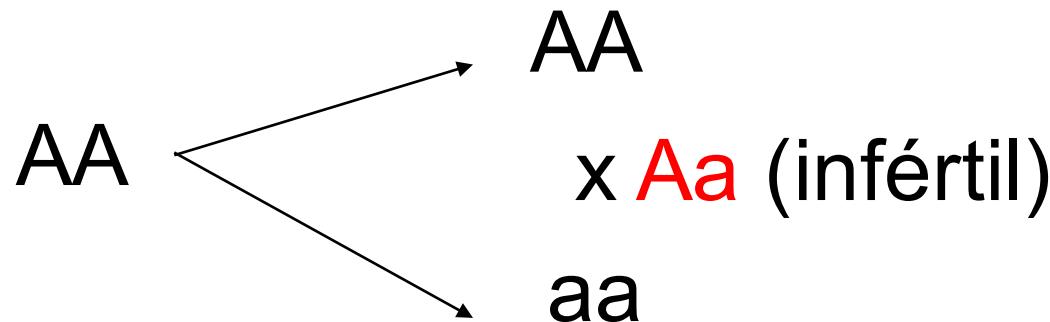
AA

x Aa (infértil)

aa

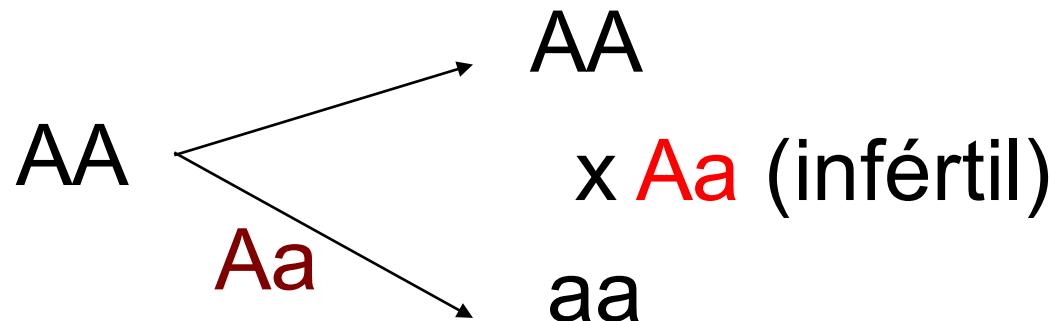
Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



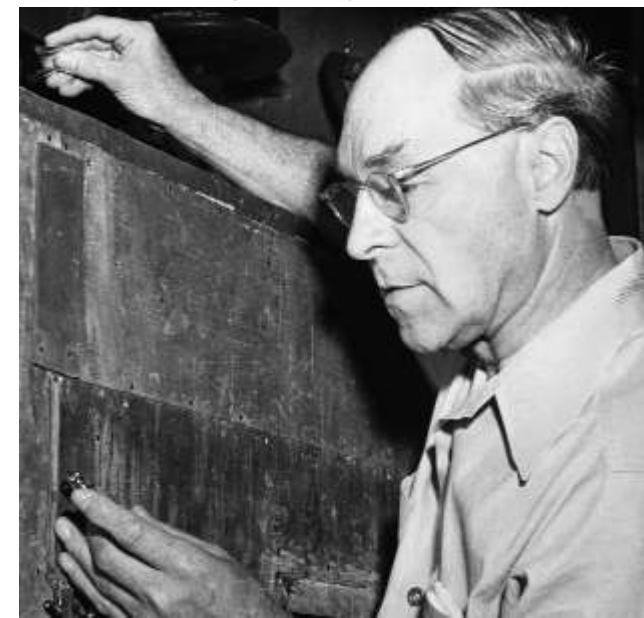
O desafio genético

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

T. Dobzhansky (1936)

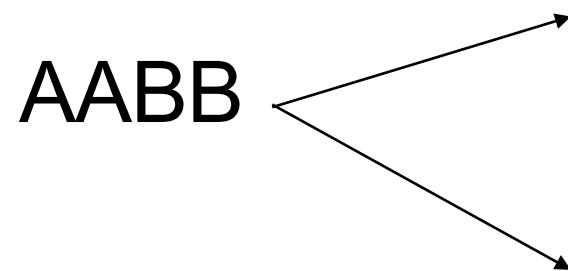


H. Muller (1940)



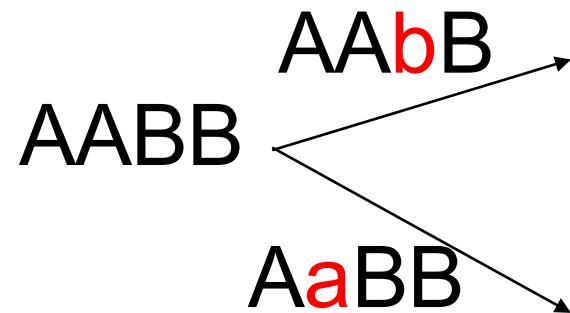
A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



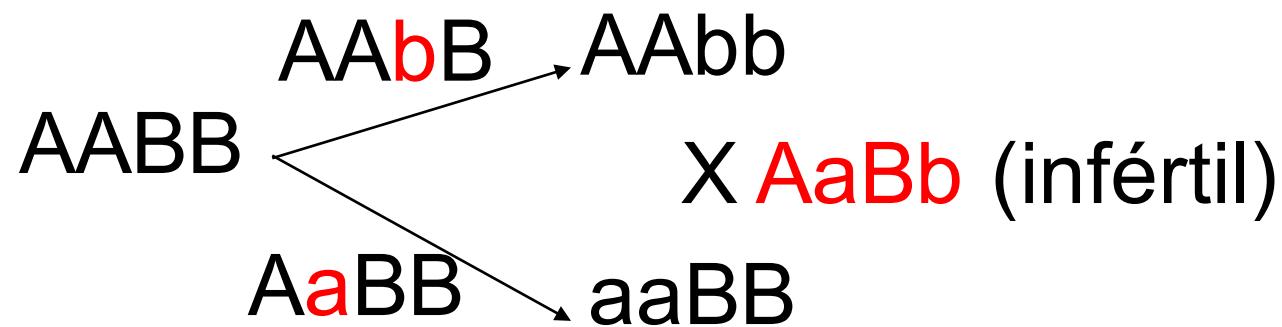
A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



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

- A solução:



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

Idéia central do modelo D-M

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

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

Coyne e Orr (1998) resumem décadas de estudos:

2/26 estudos: **loco único** explica híbrido inferior

24/26 estudos: **vários loci** explicam híbrido inferior

- Resultados apóiam o modelo D-M

Bases genéticas para mecanismos de isolamento

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

Xmrk-2 em *Xiphophorus*

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

Willis, 2009. Science



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

Xmrk-2 em *Xiphophorus*

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

Willis, 2009. Science

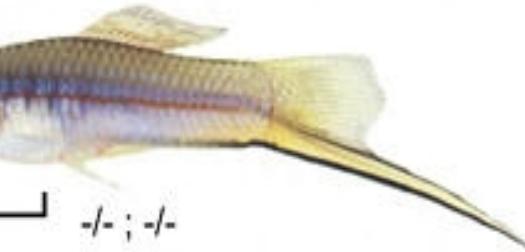


Bad match. Sister species, the platyfish (*top left*) and the swordtail (*top right*) can interbreed, but hybrids (*bottom*) often develop deadly melanoma tumors.

Xiphophorus maculatus ♀



Xiphophorus hellerii ♂



Tu/Tu ; R/R

-/- ; -/-



X



Tu/- ; R/-

-/- ; -/-



Tu/- ; -/-



Tu/- ; R/-



-/- ; R/-



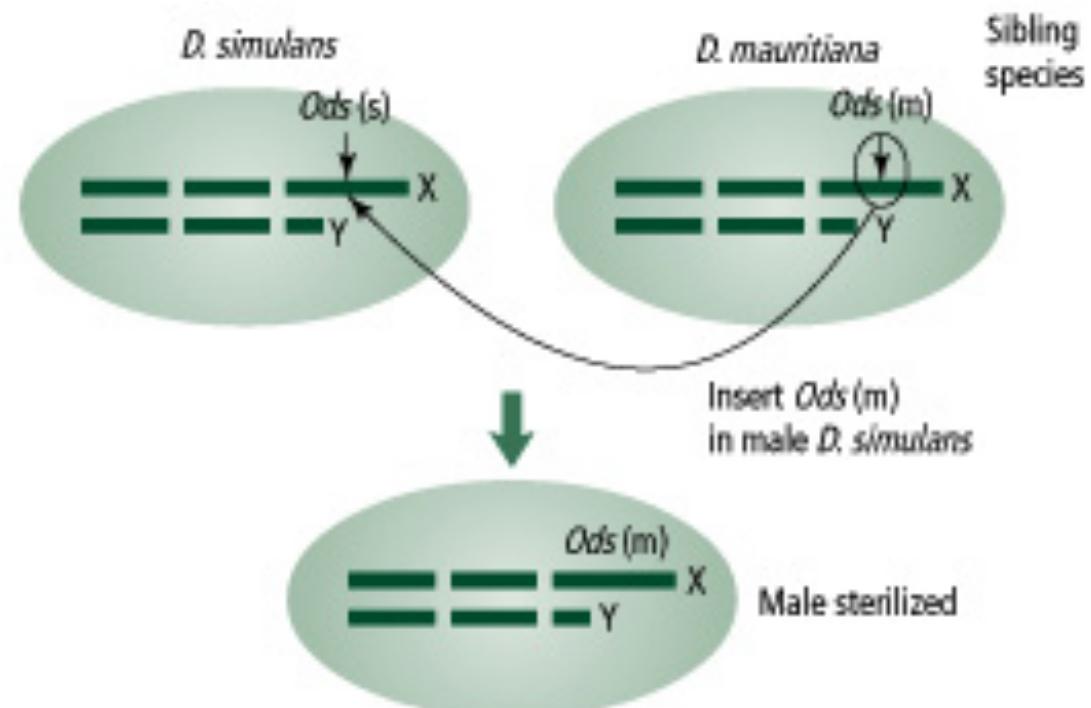
-/- ; -/-

O gene *OdsH* em *Drosophila*

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

Mecanismo chave:

seleção positiva



Ting et al., 1998

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

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

Resumo até aqui

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

Seleção natural e especiação

No modelo D-M:

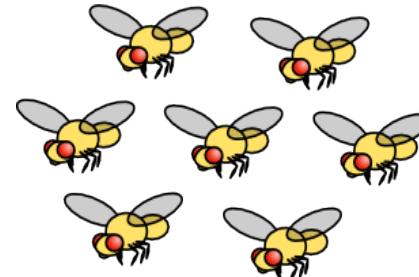
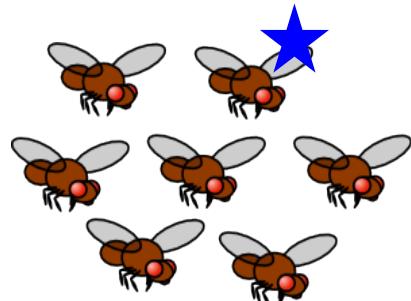
Não há seleção “para” isolamento. Ele aparece como subproduto

Em que situação a seleção favoreceria o isolamento?

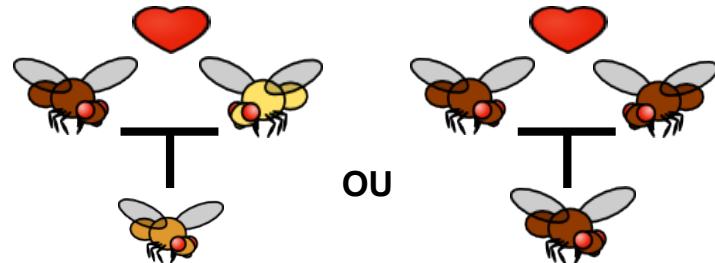
Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

ACASALAMENTO PREFERENCIAL



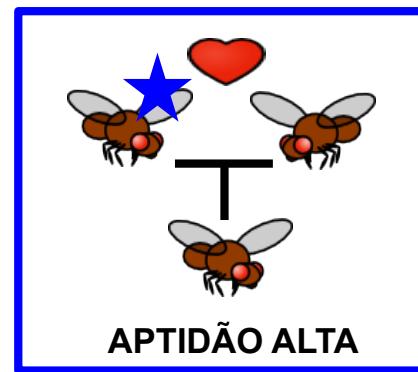
POPULAÇÃO A



APTIDÃO REDUZIDA

APTIDÃO ALTA

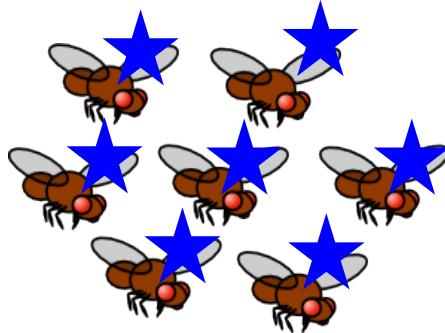
POPULAÇÃO B



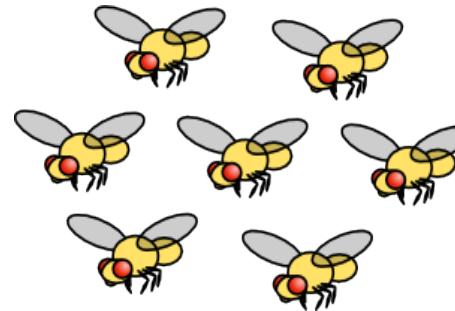
Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

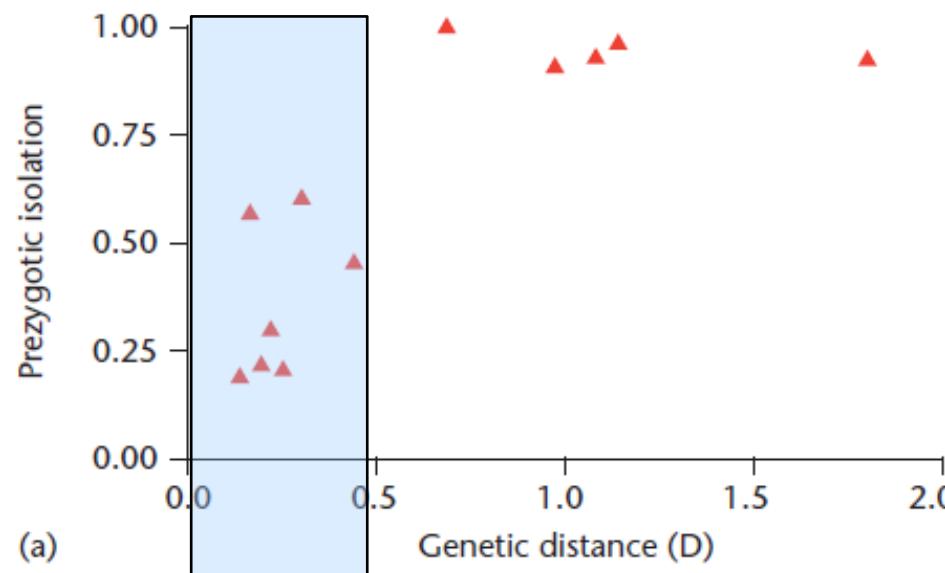


POPULAÇÃO B

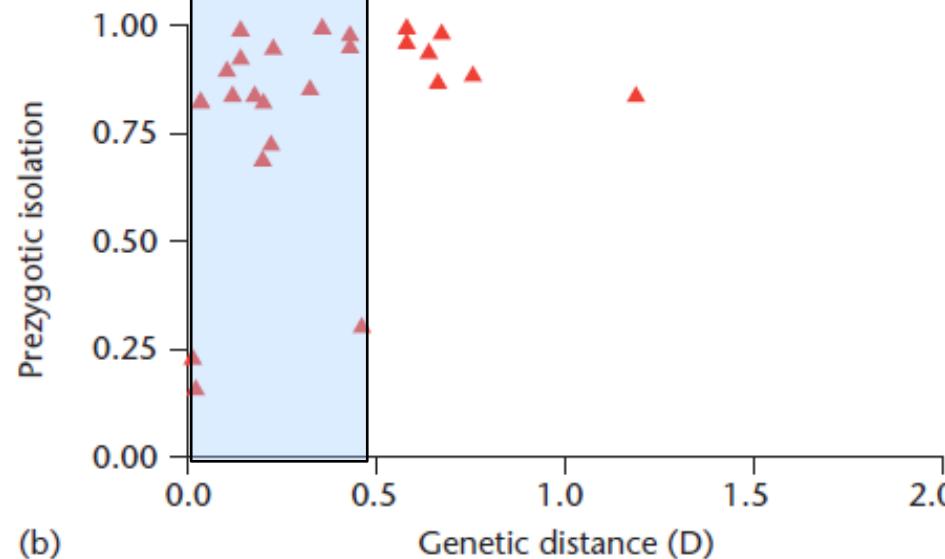
REFORÇO DO ISOLAMENTO REPRODUTIVO: seleção a favor do isolamento reprodutivo pre-zigótico resultante da aptidão reduzida do híbrido

Reforço na natureza: isolamento entre espécies de *Drosophila*

Alopatria

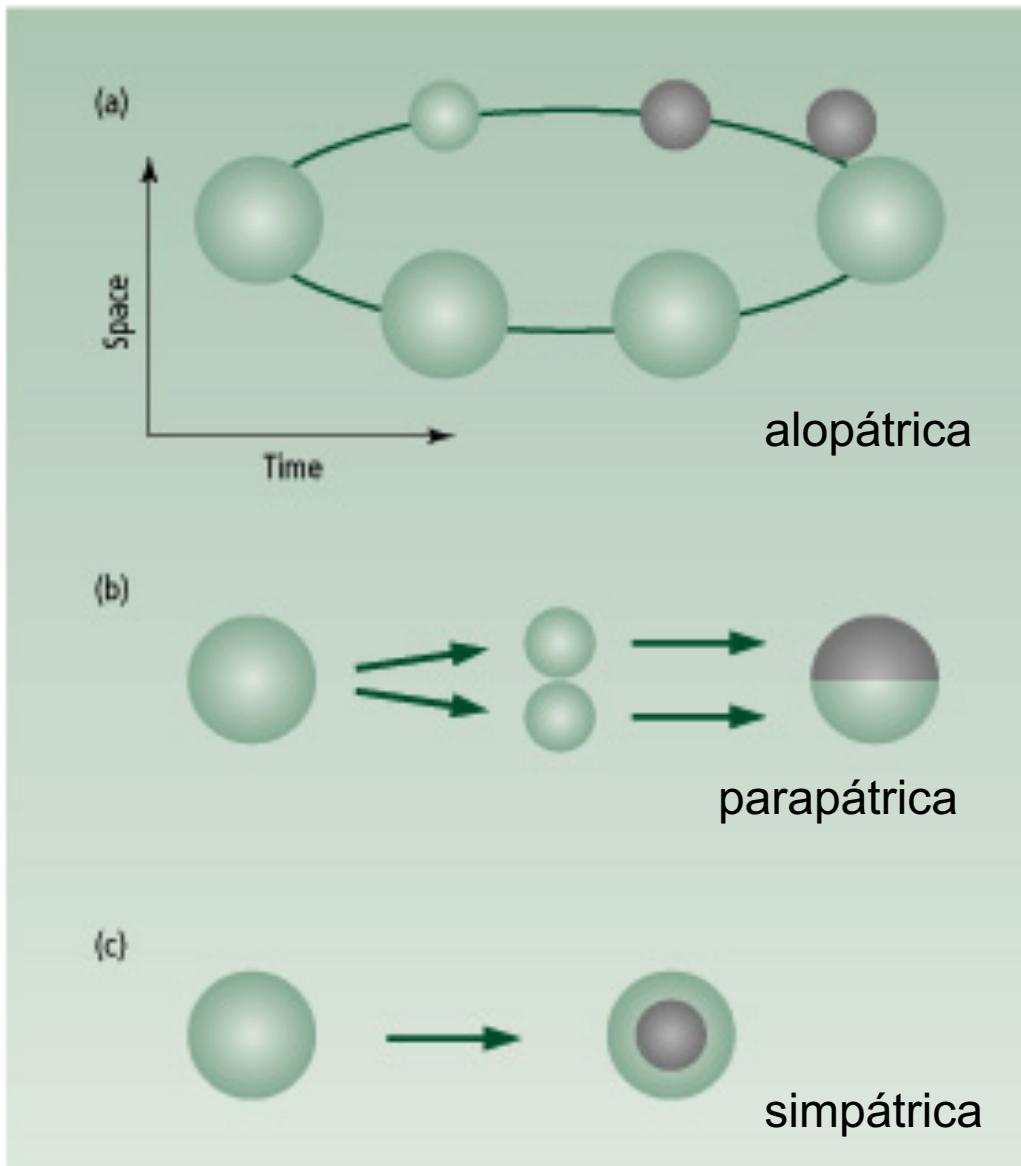


Simpatria



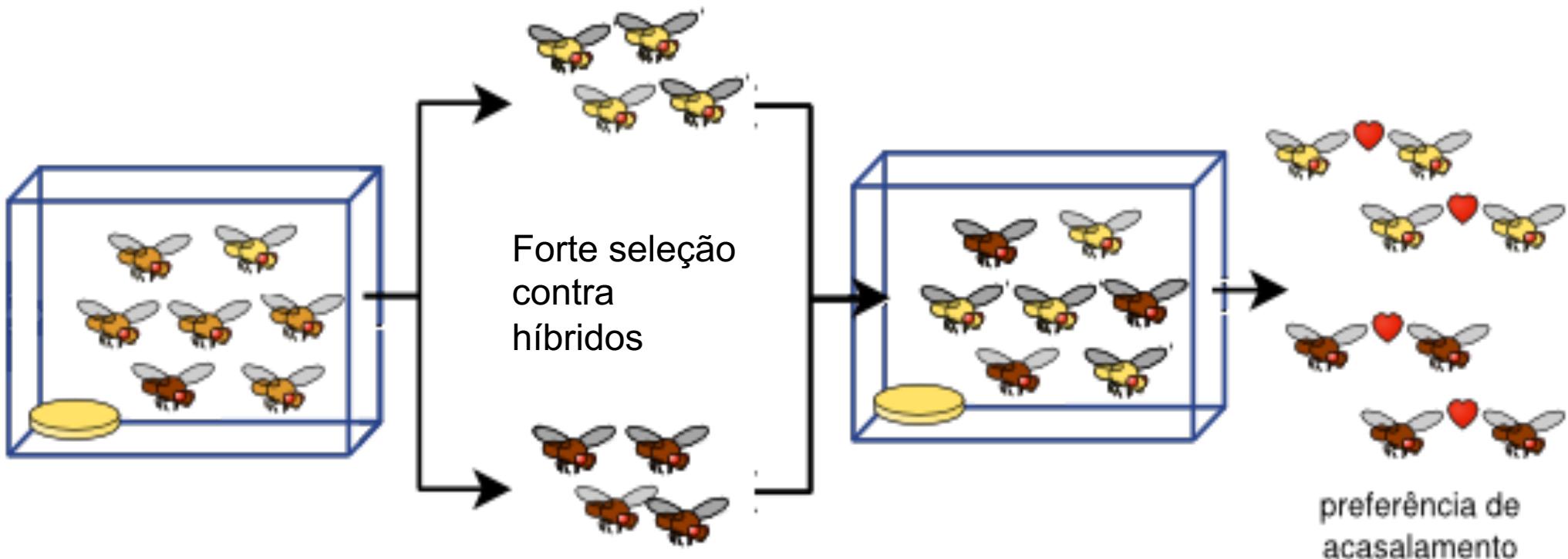
Cada triângulo refere-se a um par de espécies de *Drosophila* que foi comparado.

Especiação pode ocorrer sem alopatia?



1. **D-M** gera isolamento pós-zigótico
 2. **Pleiotropia/carona** gera isolamento pré-zigótico
 3. **Reforço** “completa” o isolamento
- Requer condições semelhantes ao do reforço
 - Especiação é possível mesmo sem isolamento? Com fluxo gênico?

Especiação pode ocorrer sem alopatria?



Com seleção disruptiva forte, o isolamento reprodutivo pode surgir mesmo em panmixia

Especiação simpática no laboratório

Resultados de experimentos com *Drosophila*:

- Seleção divergente e simpatria: 5/5

Teste genético para especiação em simpatria: “pea aphids”

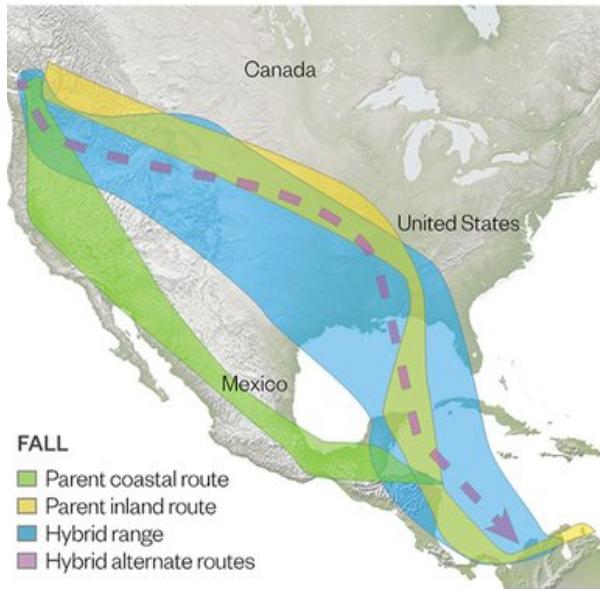


- Dois ambientes: “trevo” e “alfafa”
- Ambientes: afetam “performance” e influenciam “preferência reprodutiva”

Hawthorne e Via, 2001

Diversidade de mecanismos de isolamento

Híbrido inferior: swainson's thrush



Híbrido incompatível



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

Divergência de polinizador:
Mimulus lewisii



abelha



beija-flor

Divergência de habitat:
pulgão de ervilha



trevo



alfafa

Resumo

1. Frequentemente o isolamento reprodutivo é um **subproduto** da seleção divergente
2. Seleção pode promover isolamento reprodutivo indiretamente (via **pleiotropia ou carona**)
3. **Muitos genes** diferentes podem contribuir para isolamento. **Epistasia** é essencial.
4. Migração homogeniza populações. Com migração, só haverá isoalmento reprodutivo com **seleção forte**.