

Especiaçãoção e suas bases genéticas

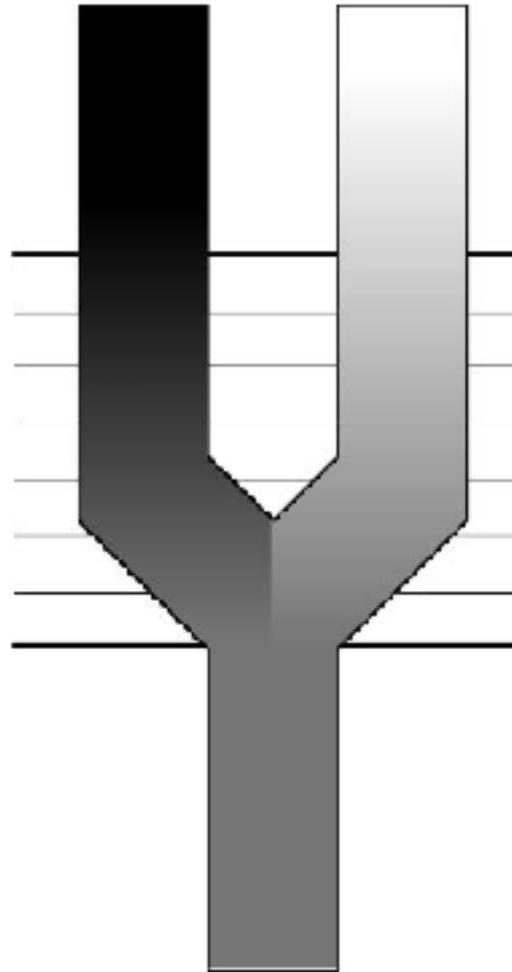
Diogo Meyer

BIO-0208

2019

Ridley, capítulo 14

Especação



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

Especiação: as principais perguntas

Qual a base genética do isolamento reprodutivo?

Quantos genes?

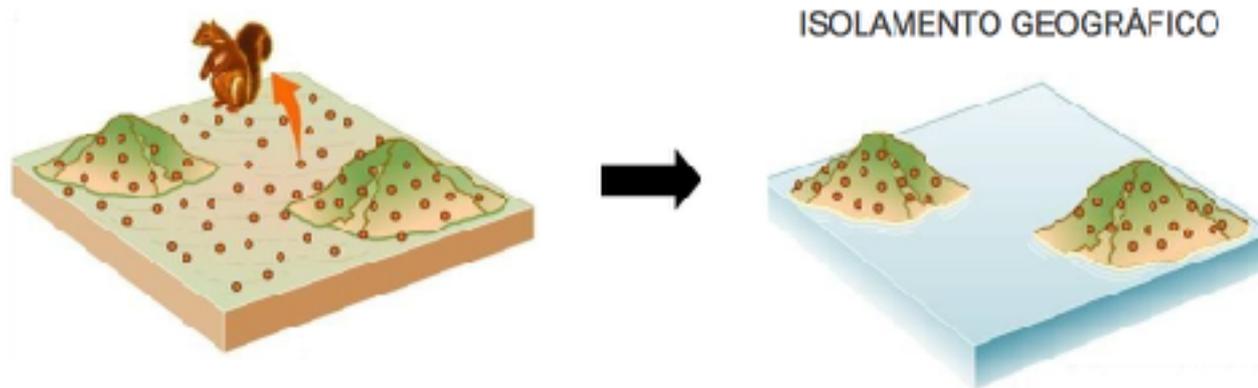
Quais genes?

Como isolam?

Deriva ou seleção?

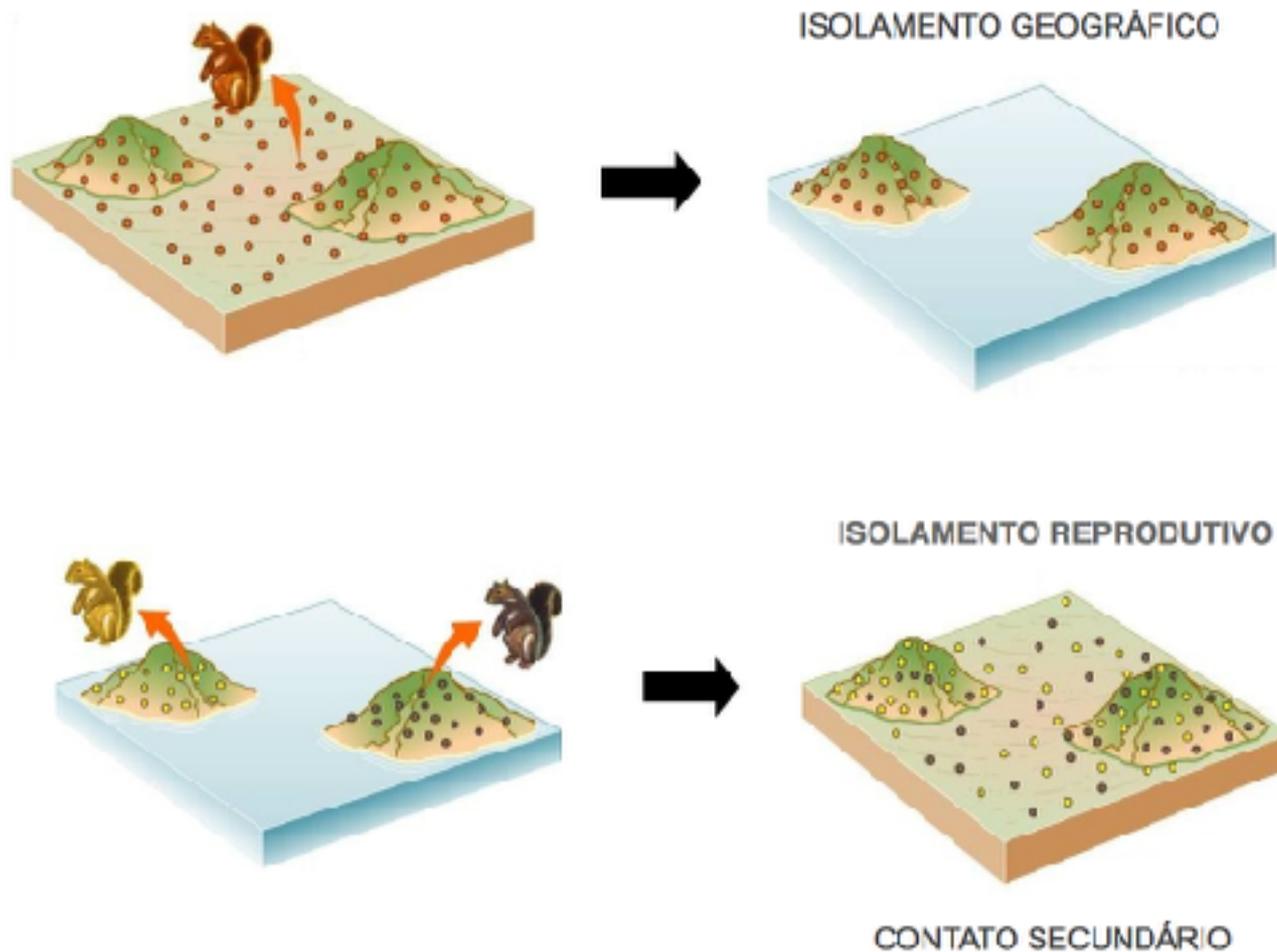
Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



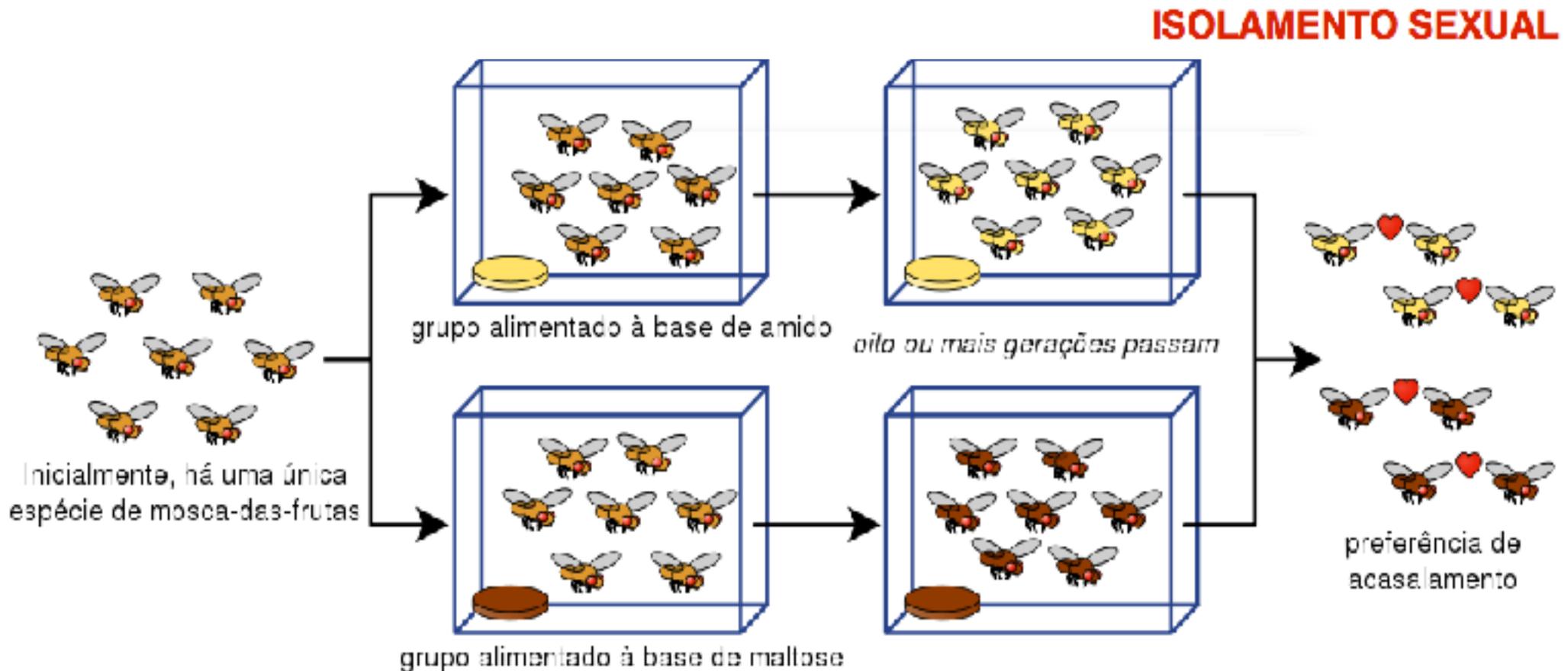
Especiaçãoção: um modelo simples

O que explica o isolamento reprodutivo?

Há vários possíveis mecanismos:

- Isolamento sexual
- Isolamento de habitat
- Isolamento temporal
- Isolamento gamético
- Híbrido inviáveis
- (e outros ainda...)

Especiaçãoção no laboratório



Especiaçãoção no laboratório

Como quantificar o isolamento reprodutivo?

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

		FÊMEAS	
		AMIDO	MALTOSE
MACHOS	AMIDO	22	9
	MALTOSE	8	20

Especiaçãoção no laboratório: seleção é necessária?

alopatria + seleção divergente (maltose x amido): **I = 0,33**

alopatria sem seleção **I = 0,014**

Dodd, 1989

O que os 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

alopatria + **seleção divergente**: isolamento em 11/14 estudos

alopatria **sem seleção**: nunca gerou isolamento!

**Conclusão: isolamento requer
seleção divergente**

Porque surgiu o isolamento sexual?

- Nesses casos não houve seleção **para** o isolamento
- O isolamento é um subproduto da seleção divergente
- **Porque surgiu esse isolamento? Qual sua base genética?**

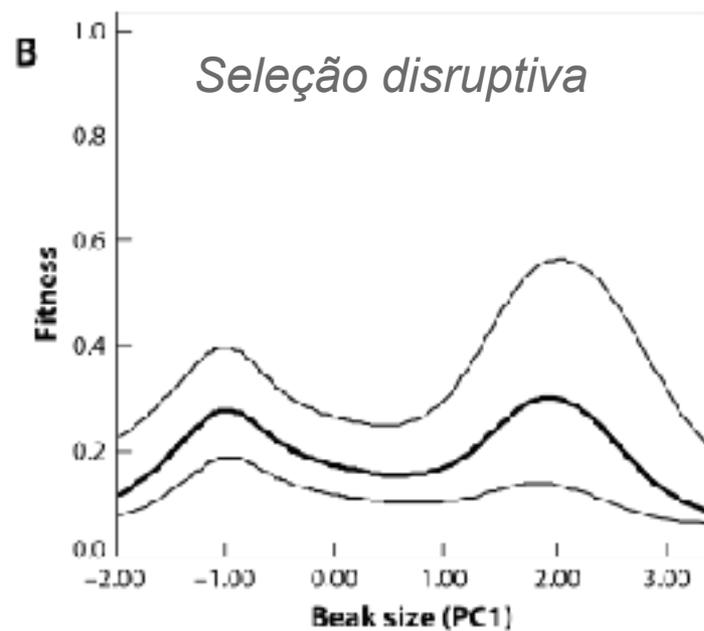
Pleiotropia leva ao isolamento

Geospiza fortis em El Garrapatero

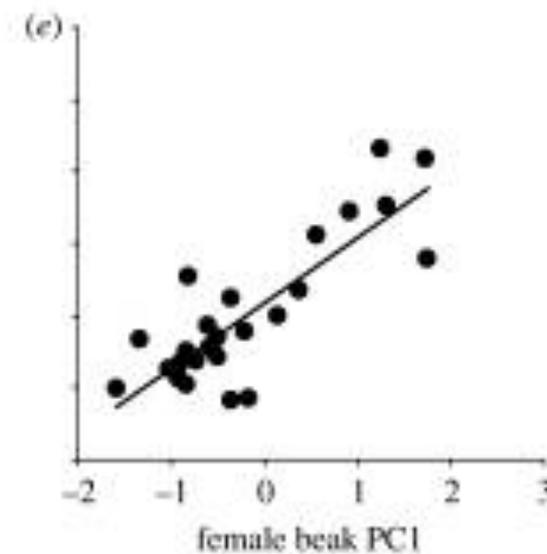
Bico pequeno

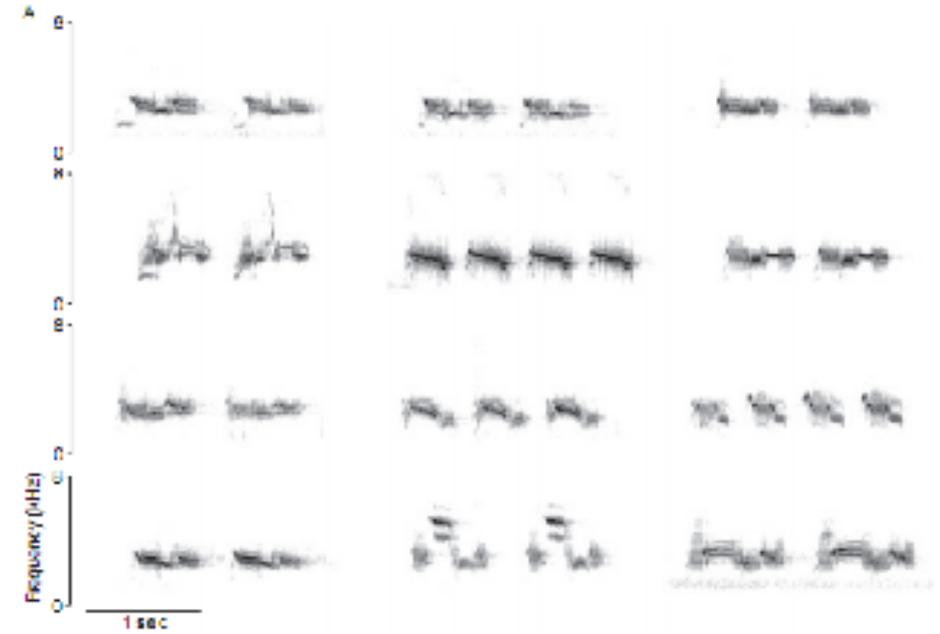
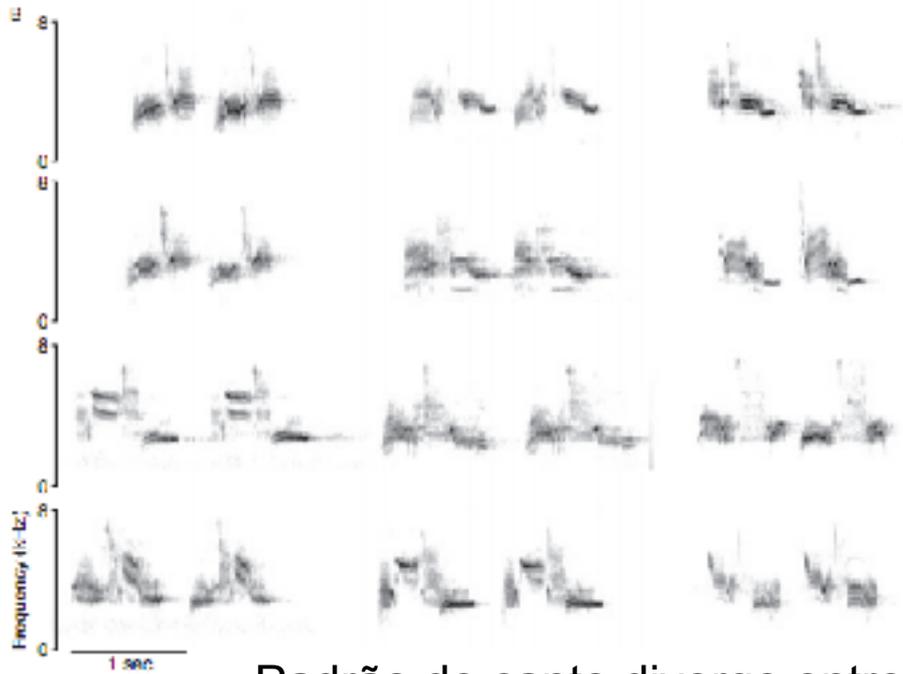


Bico grande



Acasalamento preferencial em função do tamanho do bico





Padrão de canto diverge entre populações com tamanhos de bico diferentes

Seleção sobre alimentação indiretamente afeta canto que leva ao isolamento sexual.

Isolamento pode ser também ecológico

Genes de efeito grande distinguem morfologias dessas espécies próximas

M. lewisii

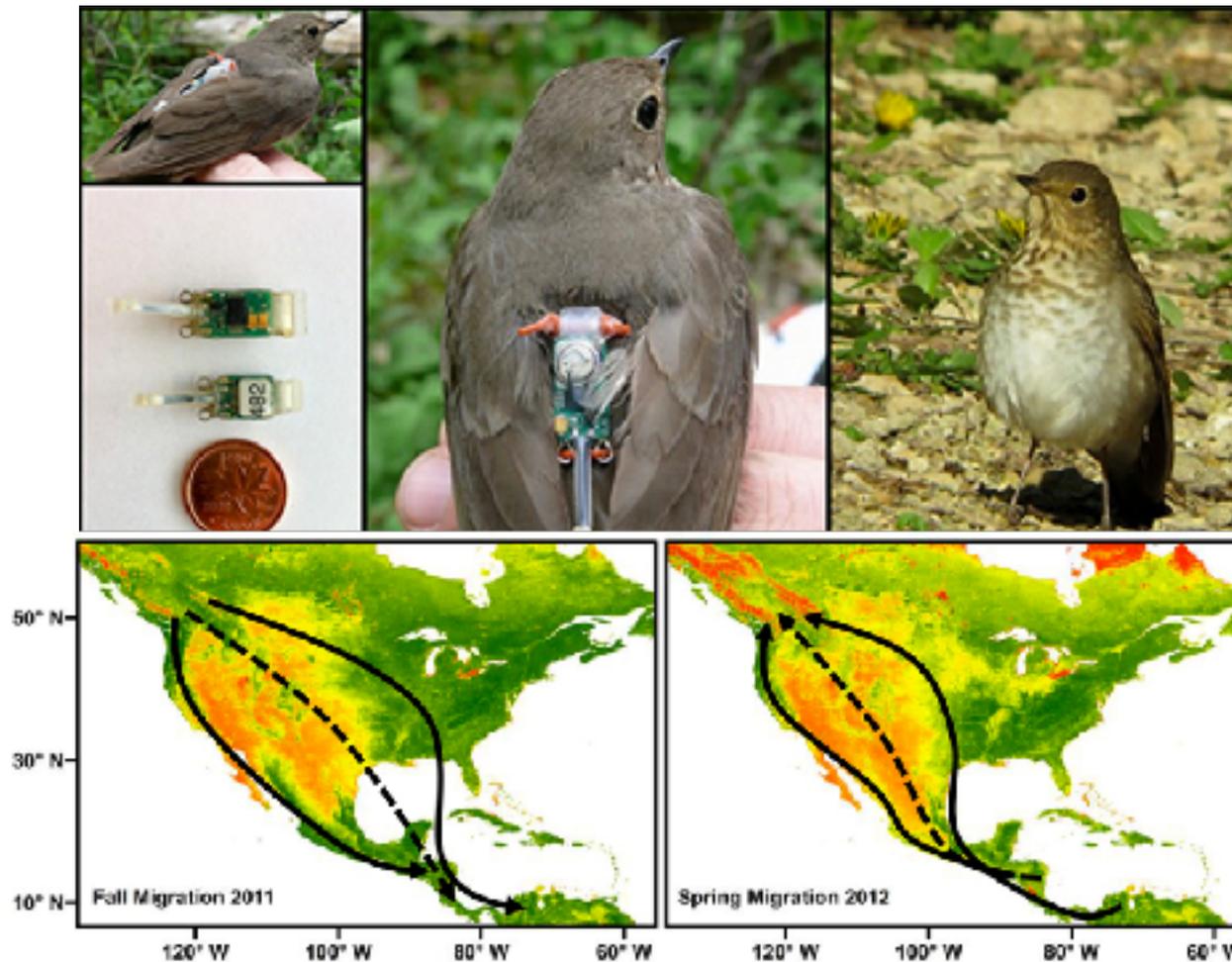


M. cardinalis



Isolamento pós-zigótico extrínseco: híbrido menos apto

Híbrido inferior: swainson's thrush



Map: Routes of parent sub-species solid black. Hybrid route indicated with dashed line, traversing areas with little insect life, vegetation or water. Kira Delmore.

Isolamento pós-zigótico intrínseco: híbrido inviável em *Mimulus guttatus*

Quais as bases genéticas do isolamento reprodutivo?

População com cobre



População sem cobre



Híbridos inviáveis

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

Incompatibilidades genéticas intrínsecas 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 intrínsecas no híbrido

- O problema:

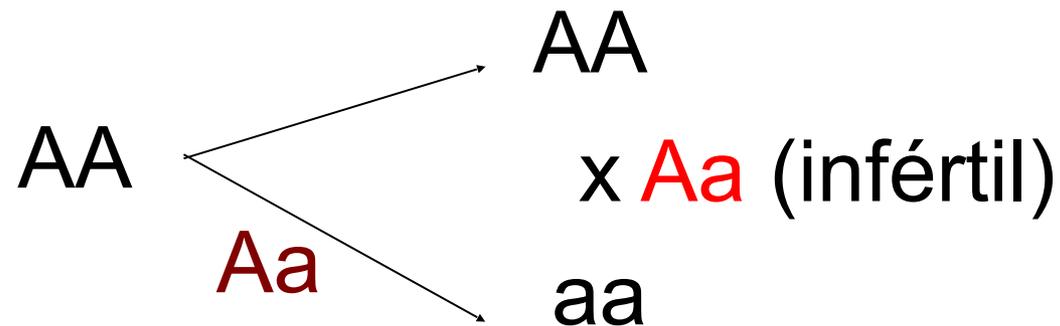
AA

x Aa (infértil)

aa

Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



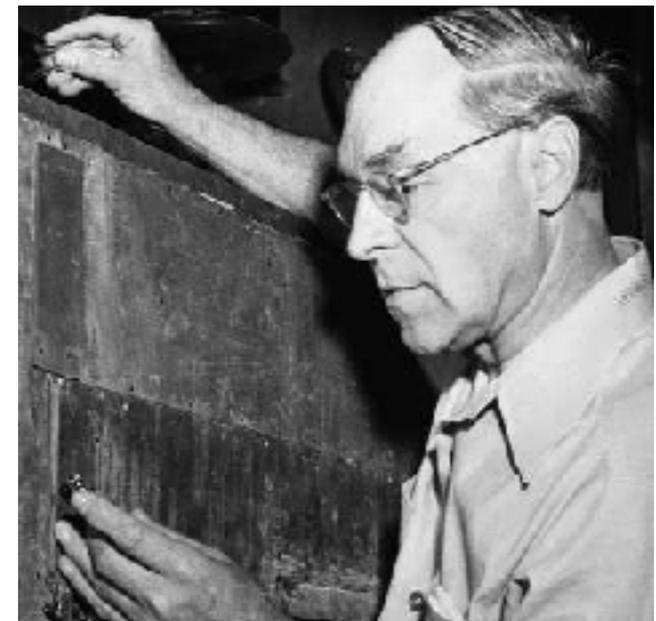
O desafio genético

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

T. Dobzhansky (1936)

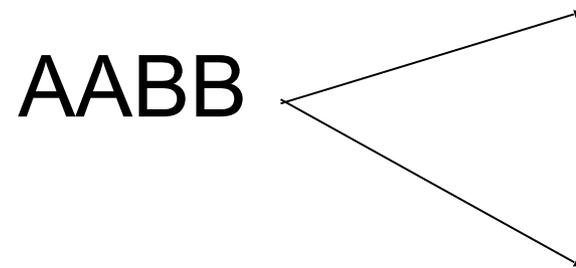


H. Muller (1940)



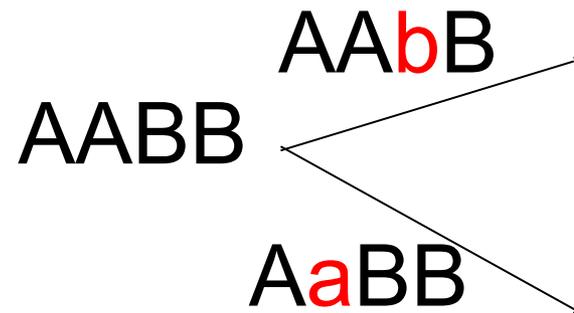
A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



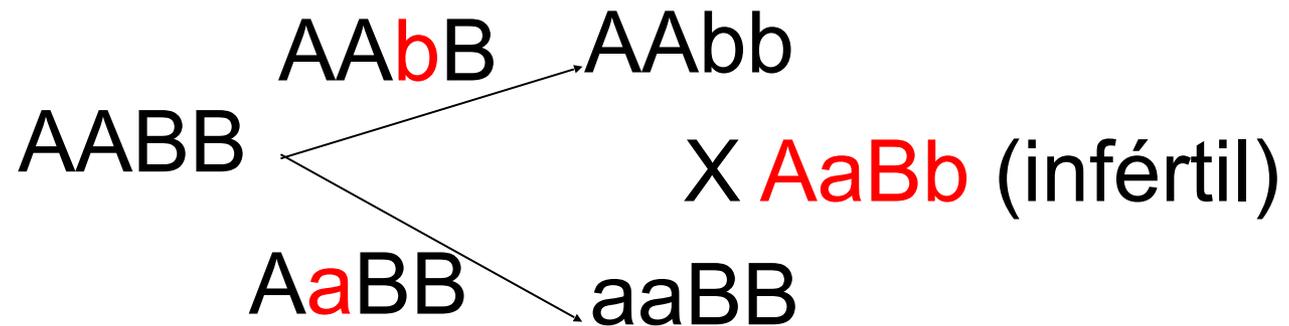
A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- 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 é o “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**

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9533126>

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



Espada



Xmrk-2 em *Xiphophorus*

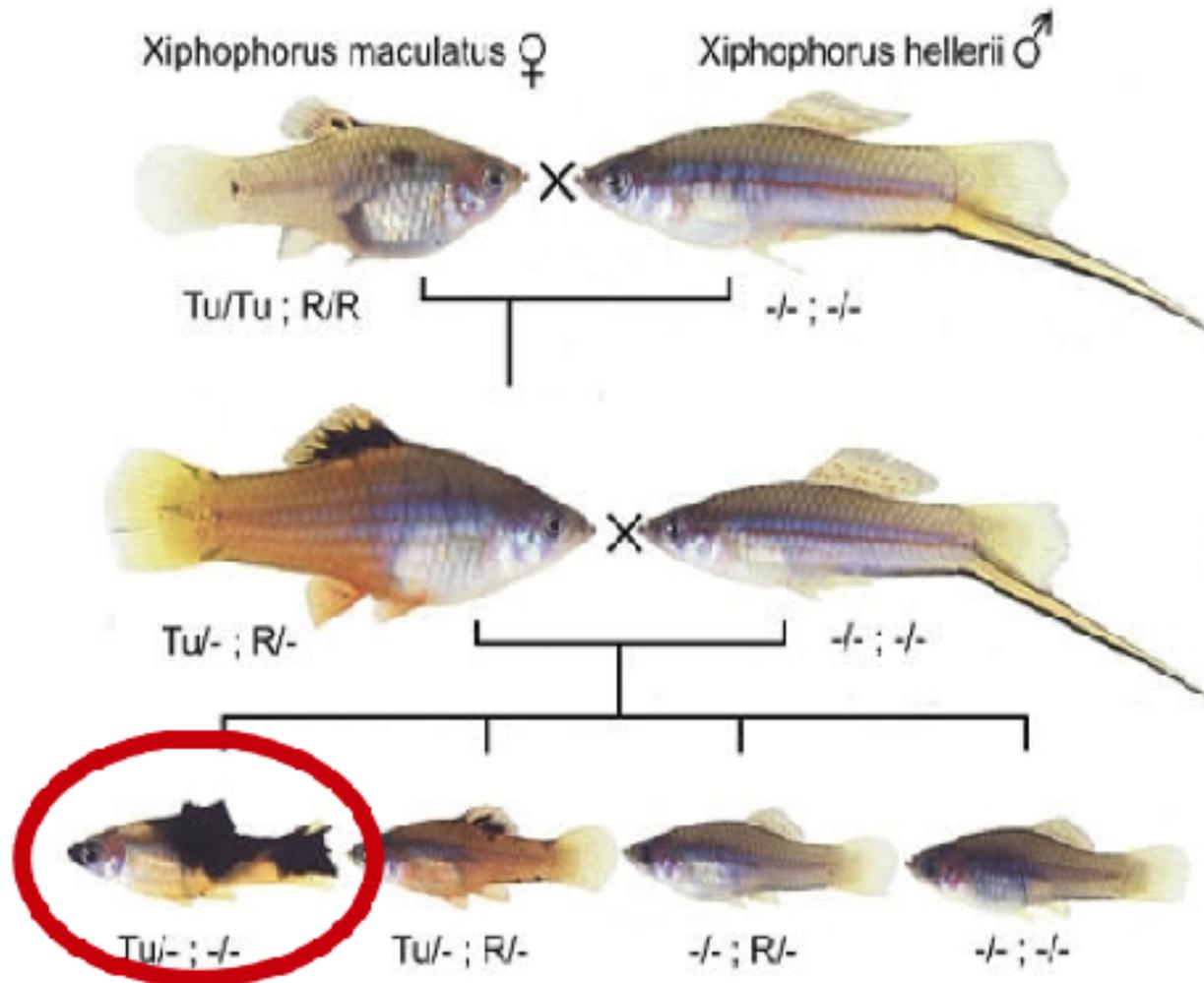
- **Plati:** tem *Xmrk2* (gene novo), e há também o repressor.
- **Espada:** não possui nenhum dos dois
- Em retrocruzamentos, alguns indivíduos recebem o *Xmrk2* mas não o repressor.

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.

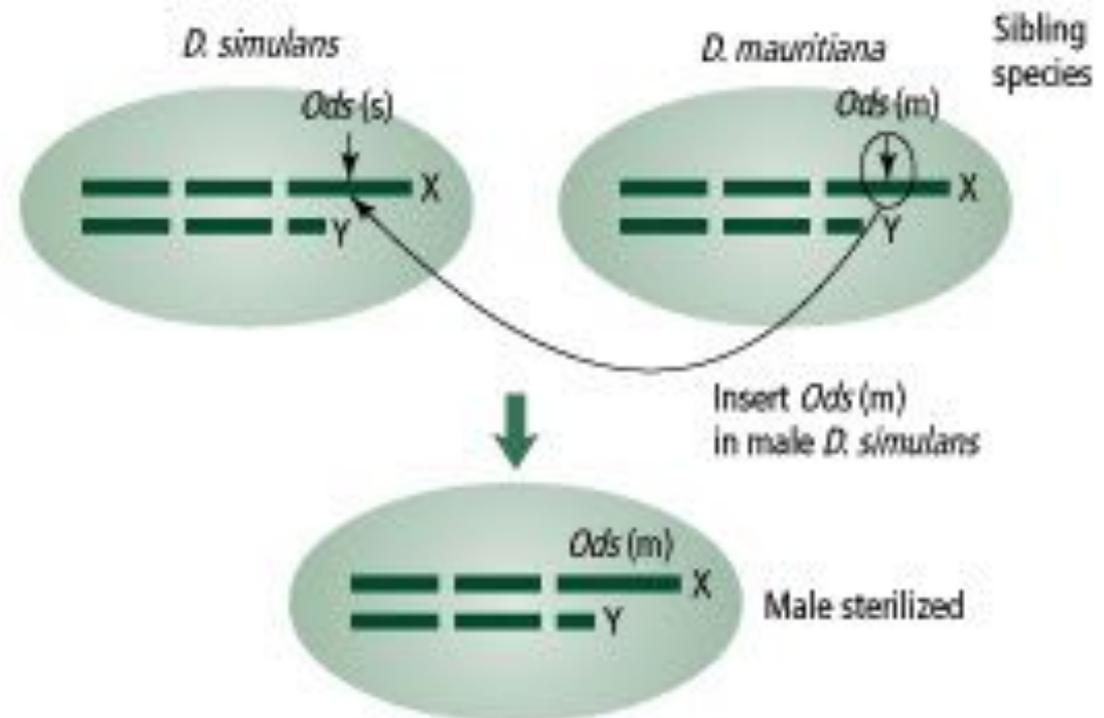
Xmrk-2 em *Xiphophorus*



O gene *OdsH* em *Drosophila*

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

Mecanismo chave:
seleção positiva em Ods



Conclusões sobre genes que contribuem para isolamento via D-M

- Podem realizar diversas funções
 - fatores de transcrição
 - oncogene
 - proteínas de membrana, proteínas de poro
- Isolamento surge como “subproduto” de sua função habitual

Resumo até aqui

- Seleção pode levar *indiretamente* a isolamento:
 - pré-zigótico (isolamento sexual, ecológico)
 - pós-zigótico (D-M, vários genes sob seleção)
- *Será que seleção pode diretamente favorecer isolamento?*

Seleção natural e especiação

No modelo D-M:

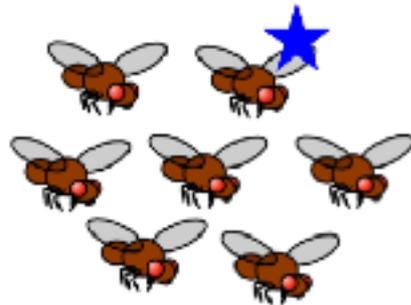
Não há seleção “para” isolamento. Ele aparece como subproduto

Em que situação a seleção favoreceria o isolamento?

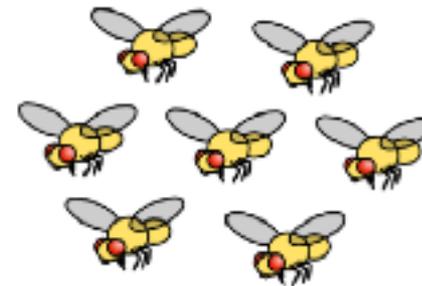
Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

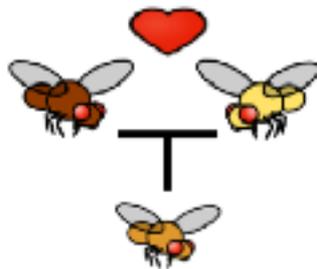
ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

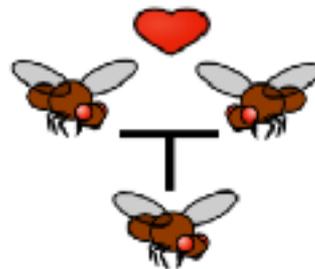


POPULAÇÃO B



APTIDÃO REDUZIDA

OU



APTIDÃO ALTA



APTIDÃO ALTA

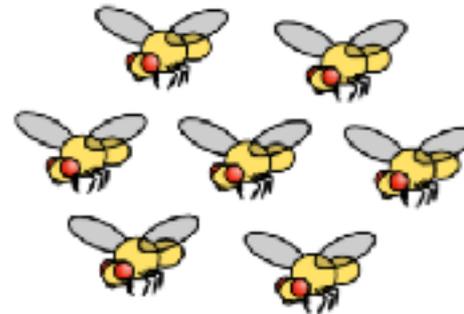
Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

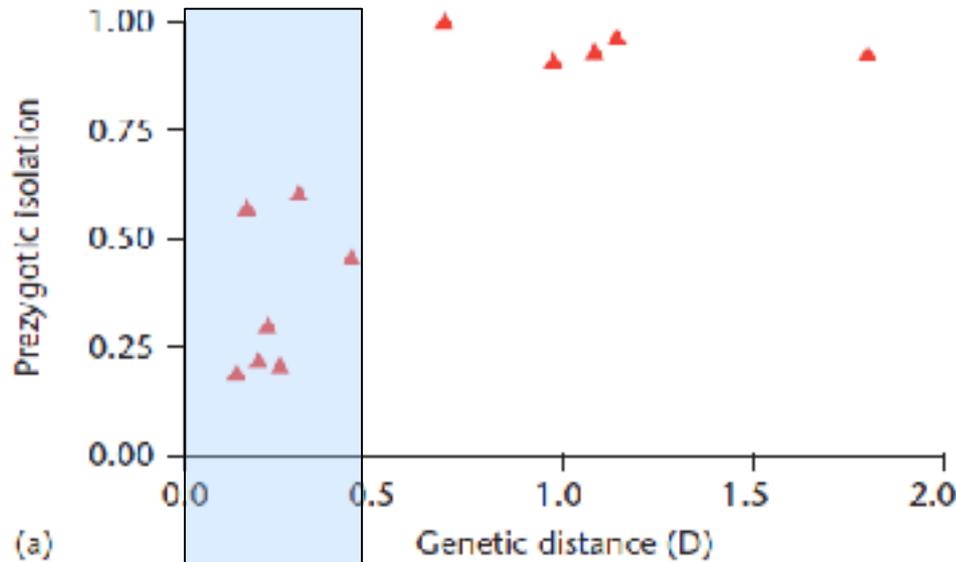


POPULAÇÃO B

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

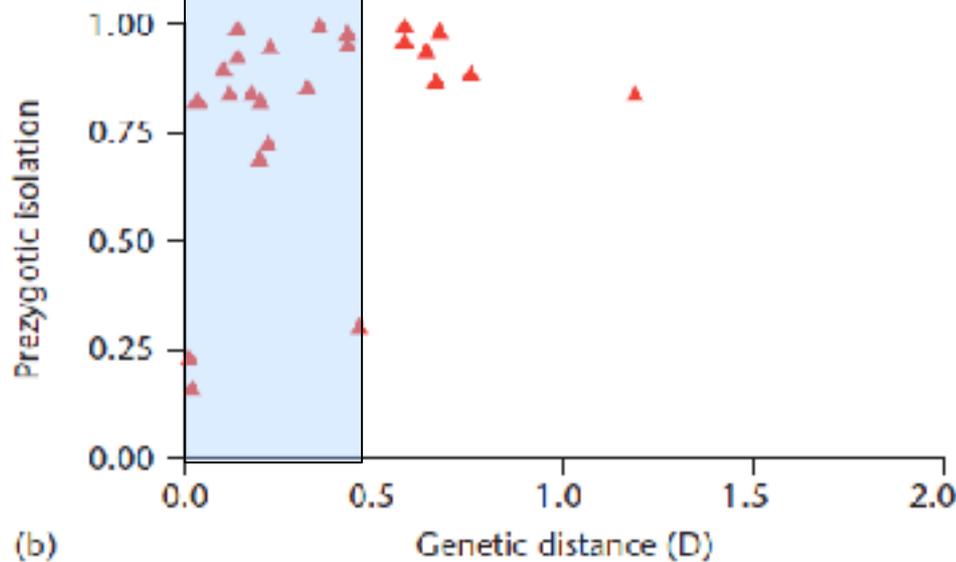
Reforço na natureza: isolamento entre espécies de *Drosophila*

Espécies que ocorrem em **alopatria**



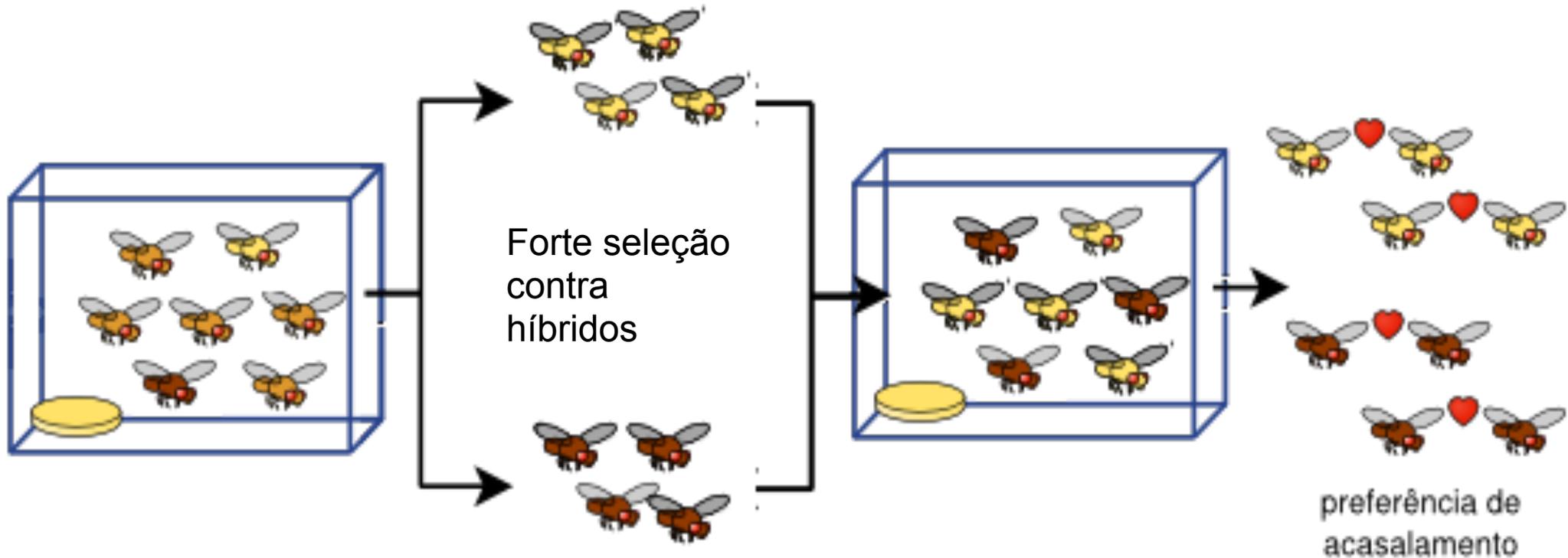
Cada triângulo: par de espécies comparado.

Espécies que ocorrem em **simpatria**



Especiaçãoção pode ocorrer sem
alopatria?

Especiaçãoção pode ocorrer sem alopatria?



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

Especiação simpátrica no laboratório

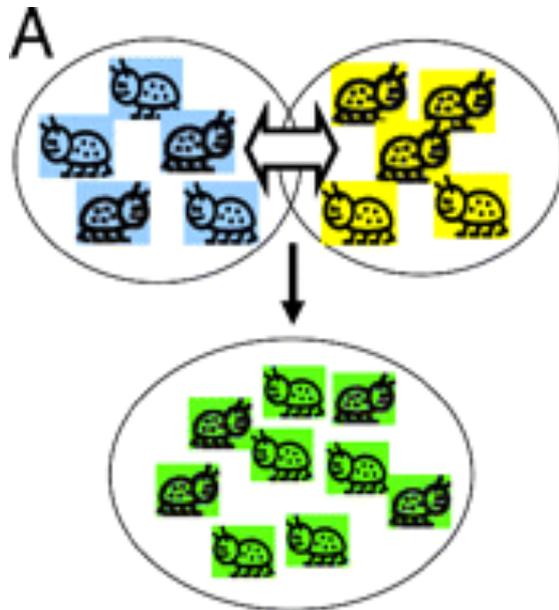
Resultados de experimentos com *Drosophila*:

- Seleção divergente e simpatria: 5/5

Teste genético para especiação em simpatria: “pea aphids”

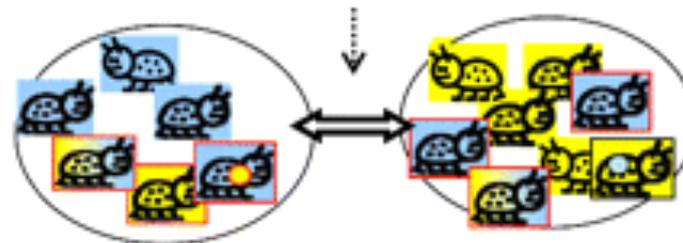


Efeito esperado do fluxo gênico



Processos que reverterem efeito do fluxo gênico

B Escolha de habitat (reduz migração)



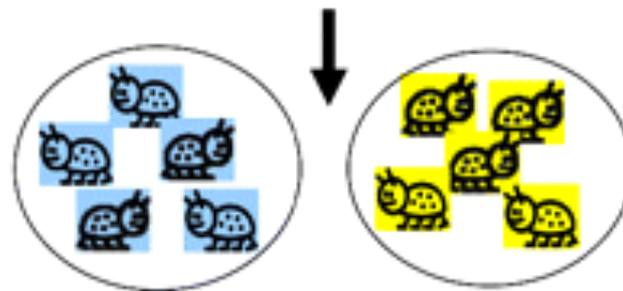
Then, **SELECTION AGAINST**

*migrants 

*F₁ 

*QTL recombinants 

restores phenotypic divergence



Diversidade de mecanismos de isolamento

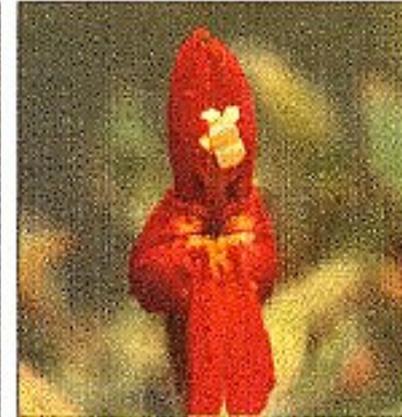
Pós-zigótico:
Híbrido inferior (swainson's thrush)



Pré-zigótico: divergência de polinizador:
Mimulus lewisii e isolamento sexual



abelha



beija-flor

Pós-zigótico: Híbrido inviável



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

Pós-zigótico em simpatria: divergência de habitat no 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 (oncogenes, fatores de transcrição, etc) podem contribuir para isolamento. **Epistasia** é essencial.
4. Migração homogeniza populações. Com migração ou simpatria, só haverá isolamento reprodutivo com **seleção forte**. Seleção pode evitar híbridos se eles forem desvantajosos.