

# Especiaçãoção e suas bases genéticas

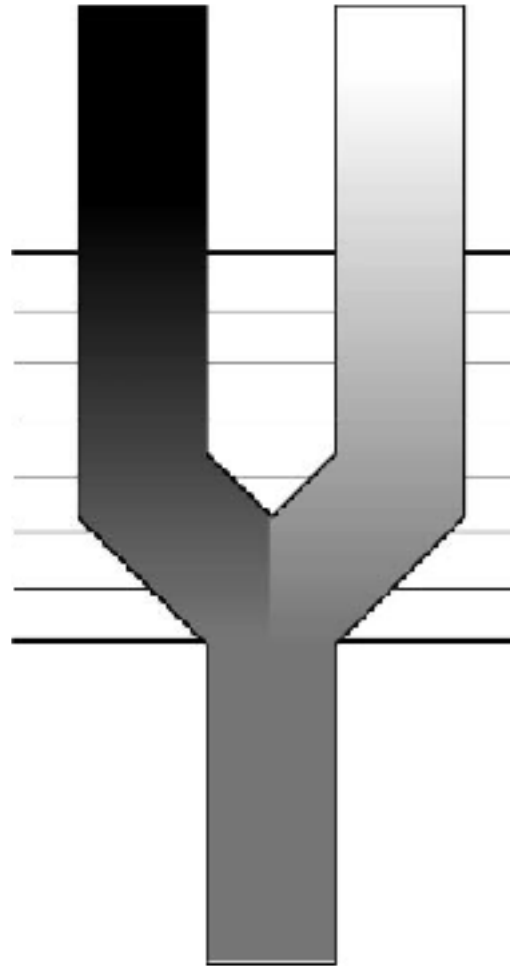
Diogo Meyer

BIO-0208

2017

Ridley, capítulo 14

# Especiaçãoção



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

# Especiação: as principais perguntas

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

Quantos genes?

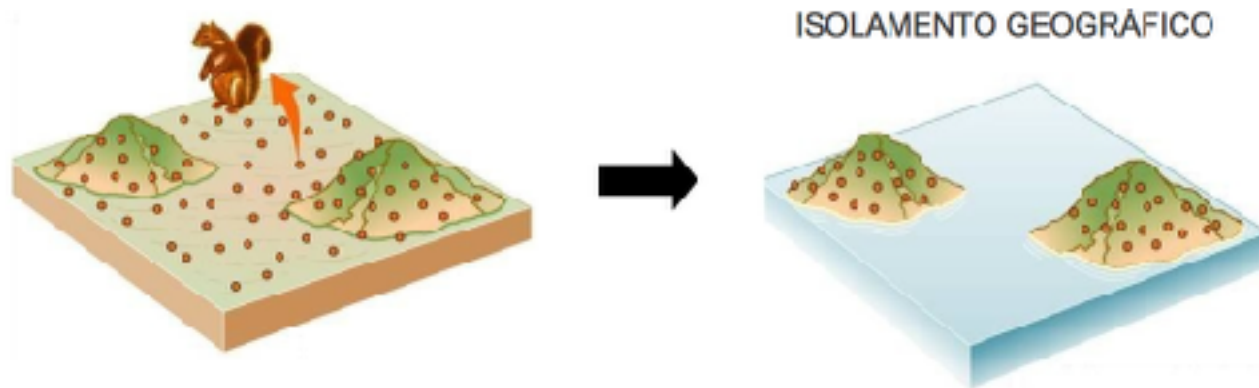
Quais genes?

Como isolam?

Deriva ou seleção?

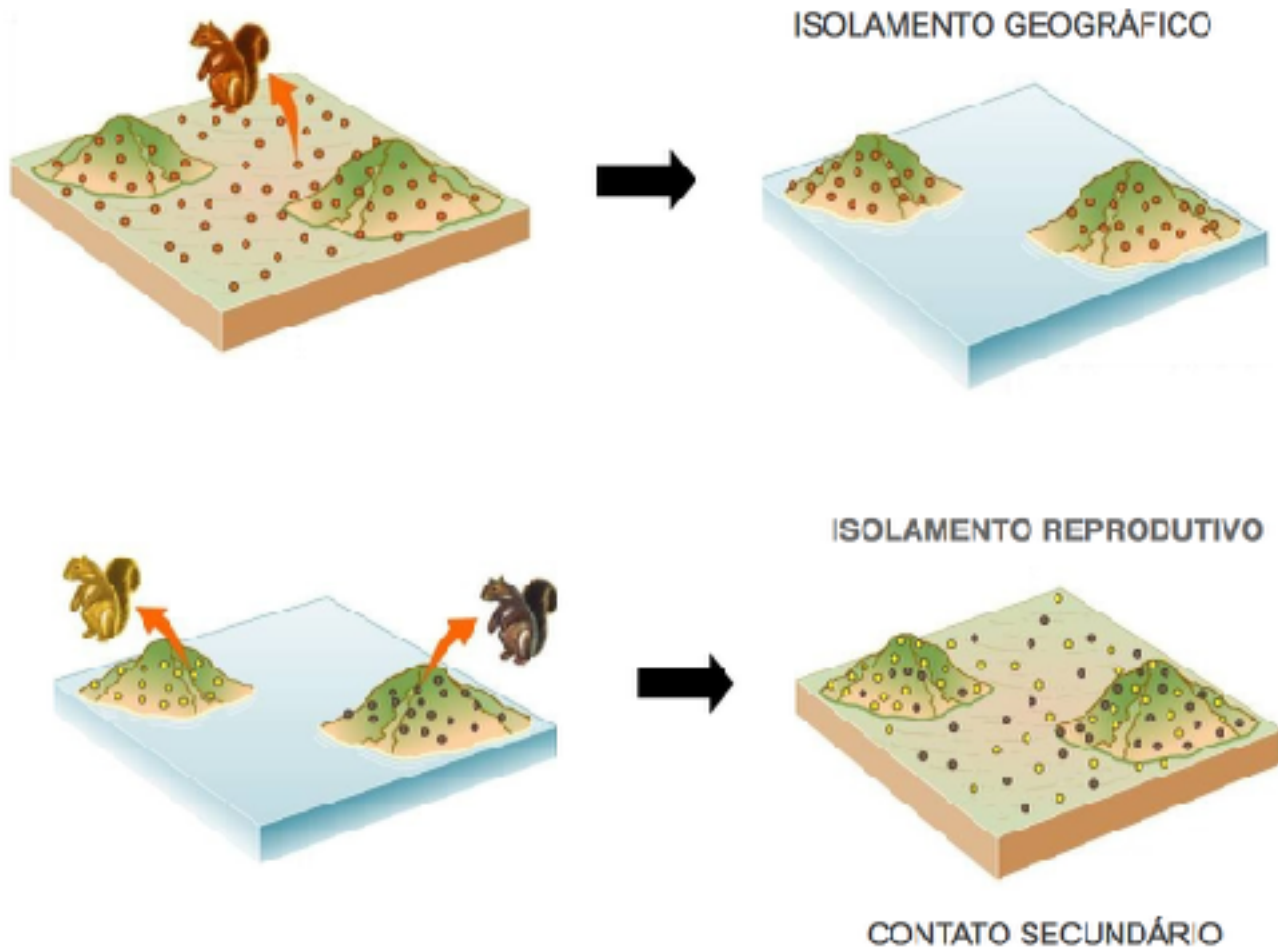
# Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



# Especiação: um modelo simples

Como surge o isolamento reprodutivo?



# Especiaçãoção: um modelo simples

O que é isolamento reprodutivo?

## ISOLAMENTO REPRODUTIVO

ISOLAMENTO SEXUAL

HÍBRIDOS INVIÁVEIS

ISOLAMENTO DE HABITAT

ISOLAMENTO TEMPORAL

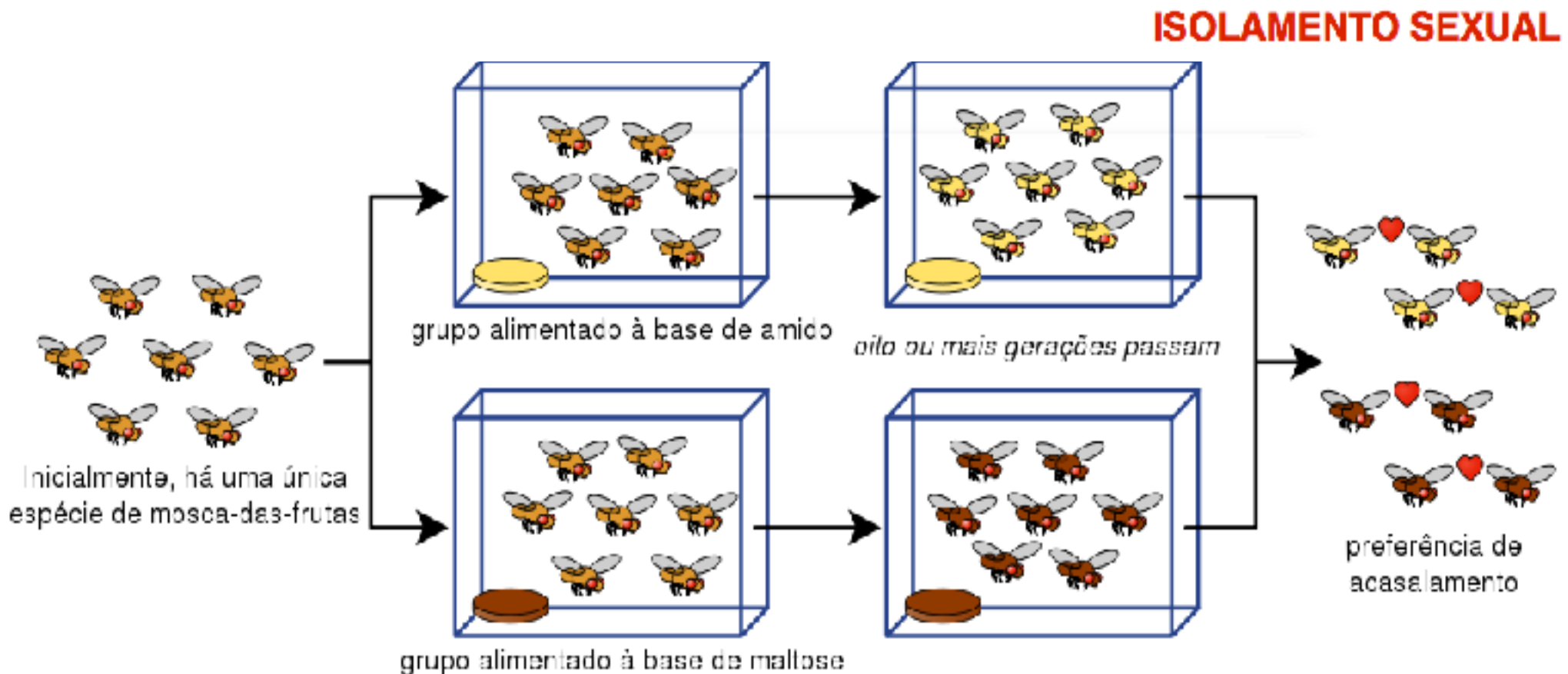
ISOLAMENTO GAMÉTICO



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

**BARREIRAS AO FLUXO GÊNICO**

# Especiação no laboratório: isolamento e seleção



# 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

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



# Especiaçãoção no laboratório

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

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

# 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 é um subproduto da seleção divergente**

# Qual é a base genética do isolamento?

- Nesses casos não houve seleção para o isolamento
- O isolamento é um subproduto da seleção divergente

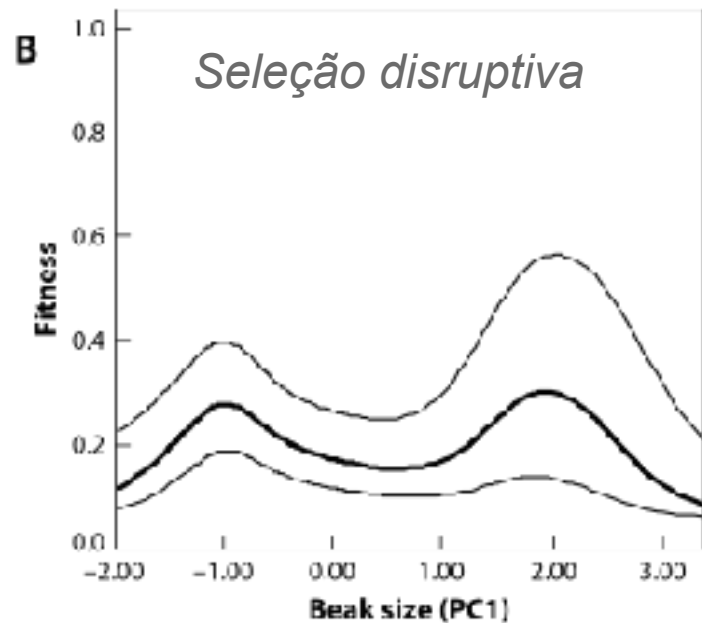
# Pleiotropia leva ao isolamento

*Geospiza fortis* em El Garrapatero

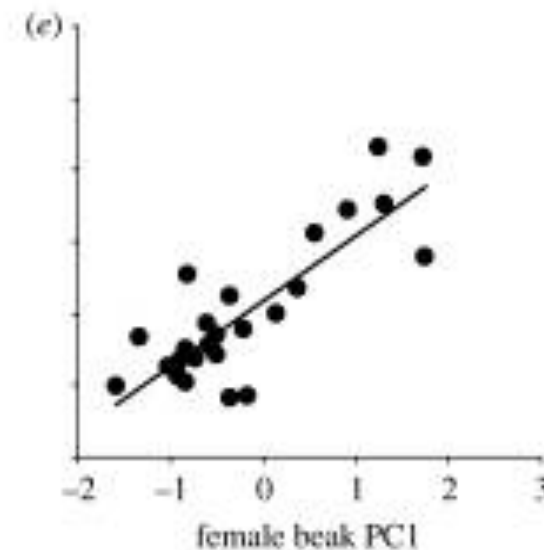
*Bico pequeno*

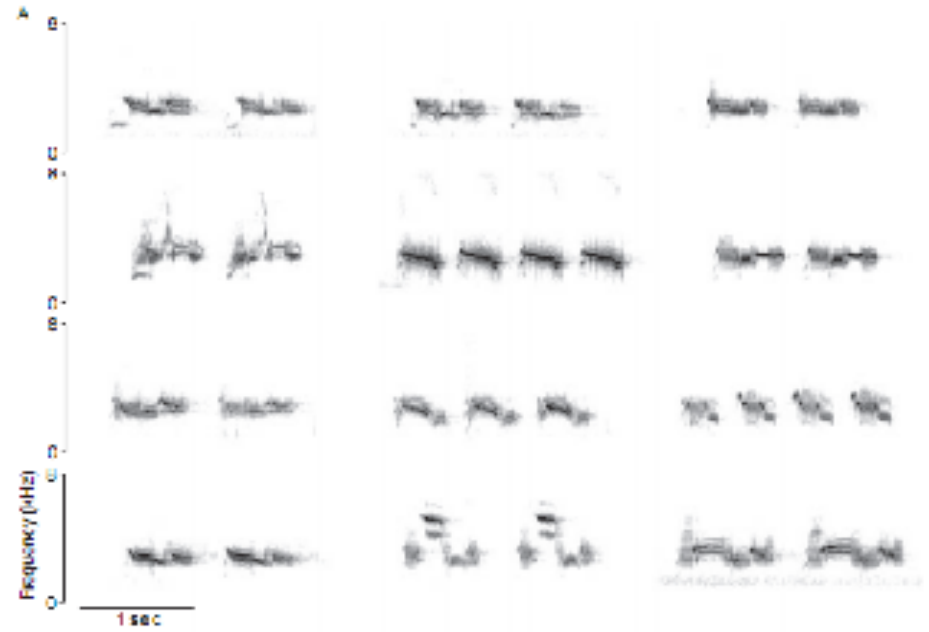
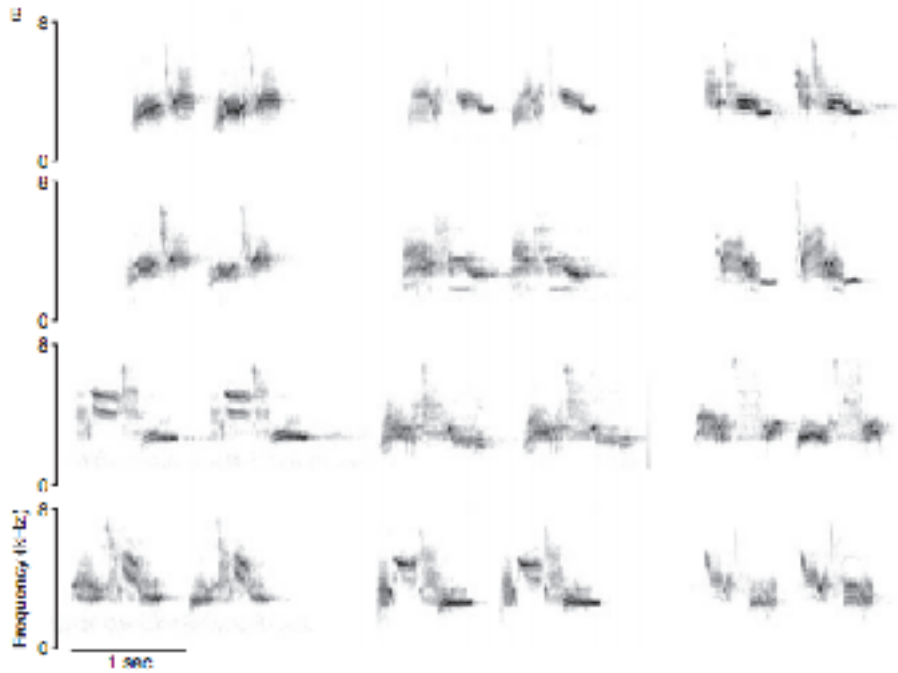


*Bico grande*



*Acasalamento preferencial em função do tamanho do bico*

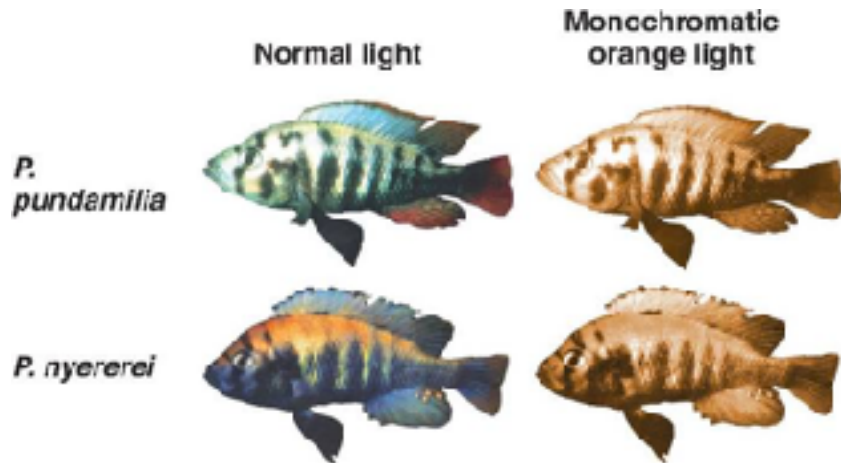




Padrão de canto diverge entre populações com tamanhos de bico diferentes

# Outros exemplos de isolamento sexual

## Cor em ciclídeos



## Feromônio em diferentes espécies de *Drosophila*



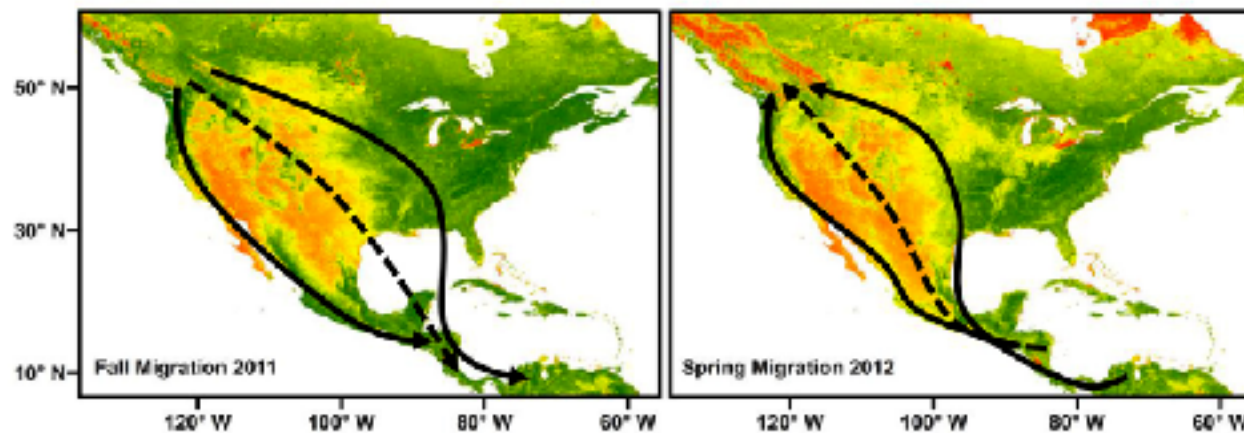
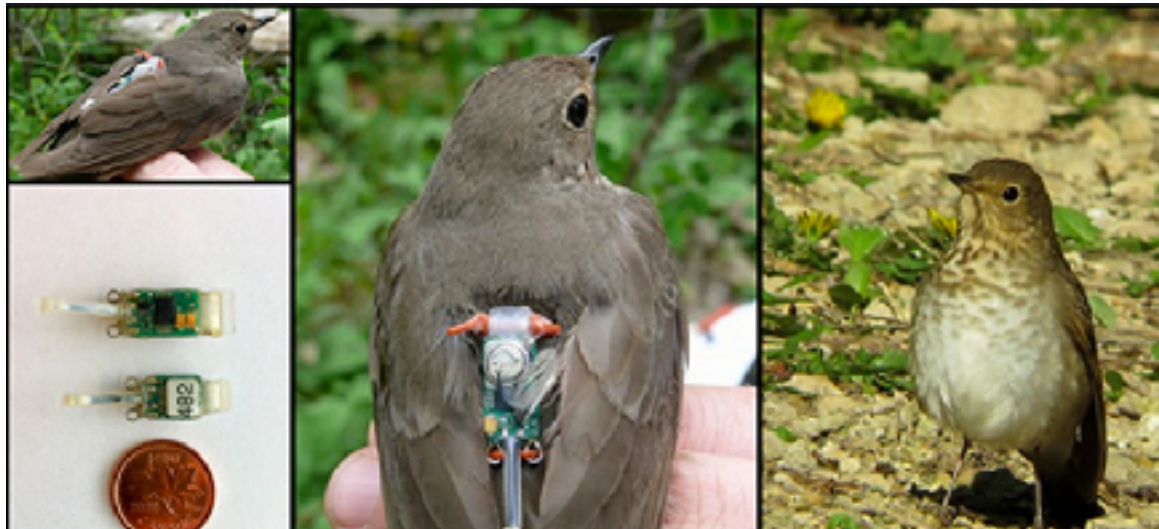
# Isolamento pode ser também ecológico

Divergência de polinizador: *Mimulus lewisii* (beija-flor e abelha)



# 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.

<https://news.ubc.ca/2014/07/22/mixed-genes-mix-up-the-migrations-of-hybrid-birds/>



# 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:

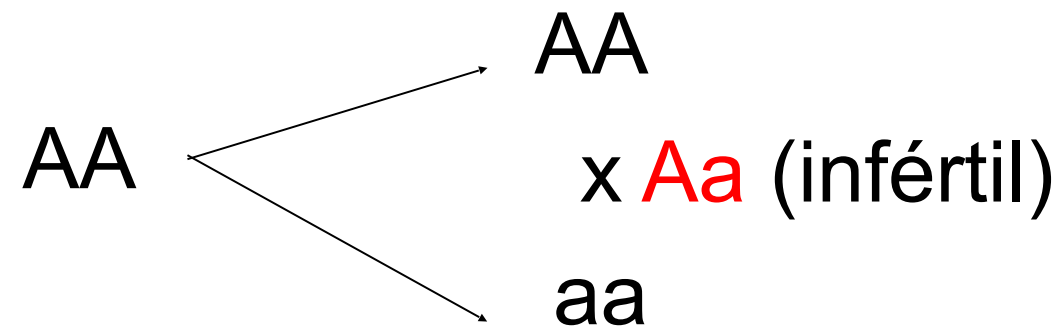
AA

x Aa (infértil)

aa

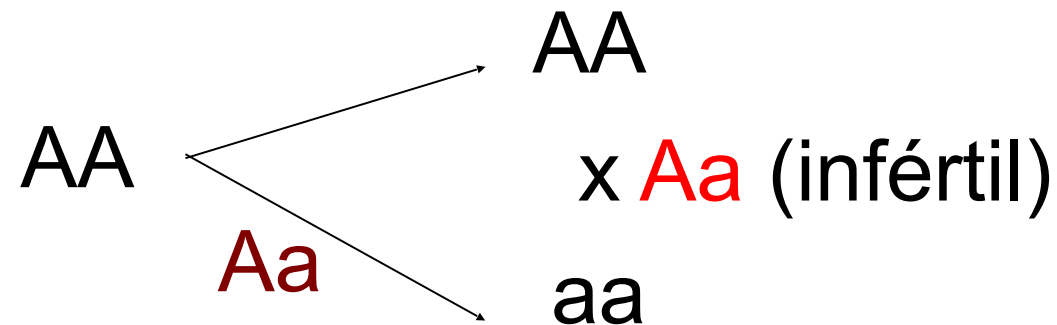
# Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



# Como surge o isolamento reprodutivo (IR)?

- O problema:



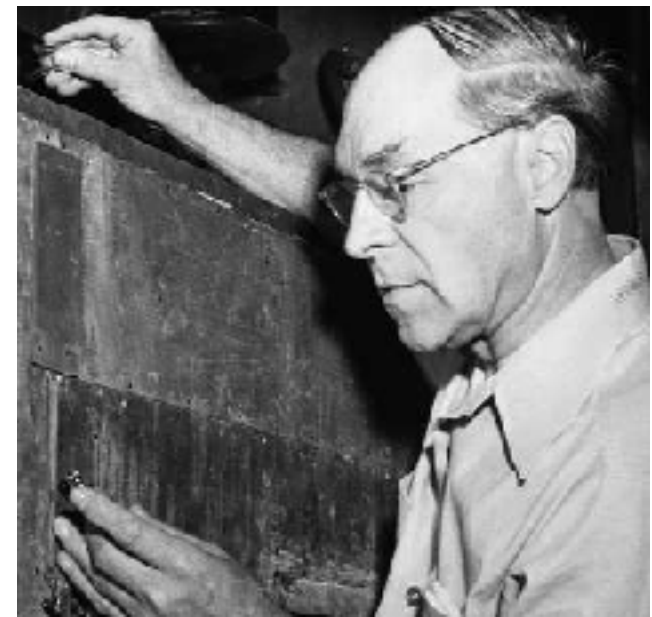
# O desafio genético

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

T. Dobzhansky (1936)

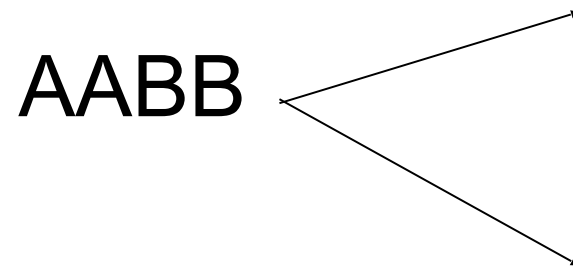


H. Muller (1940)



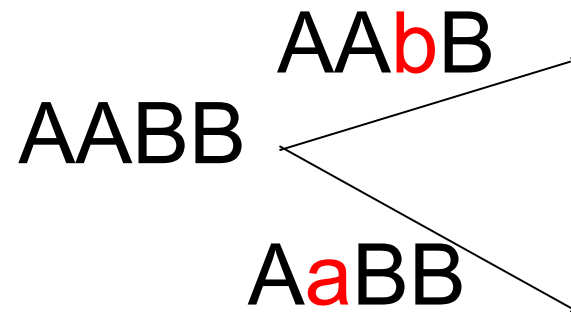
# A solução: o modelo Dobzhansky-Muller (D-M)

- A solução:



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

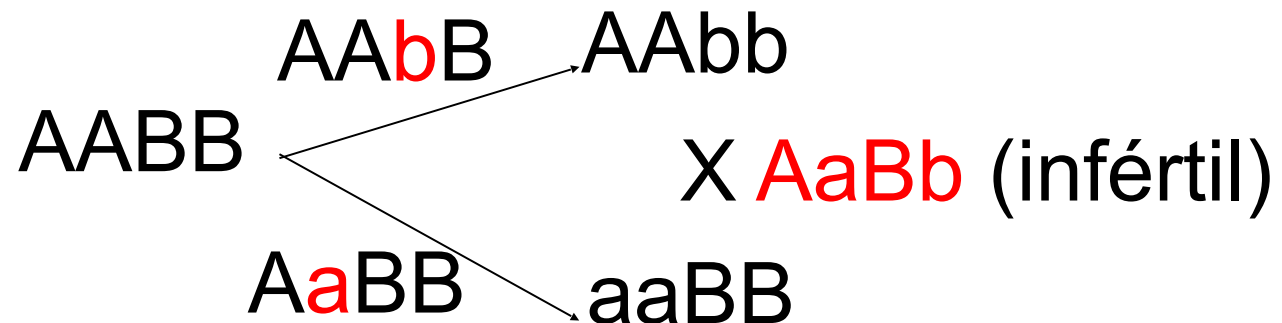
- A solução:





# 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

# 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*

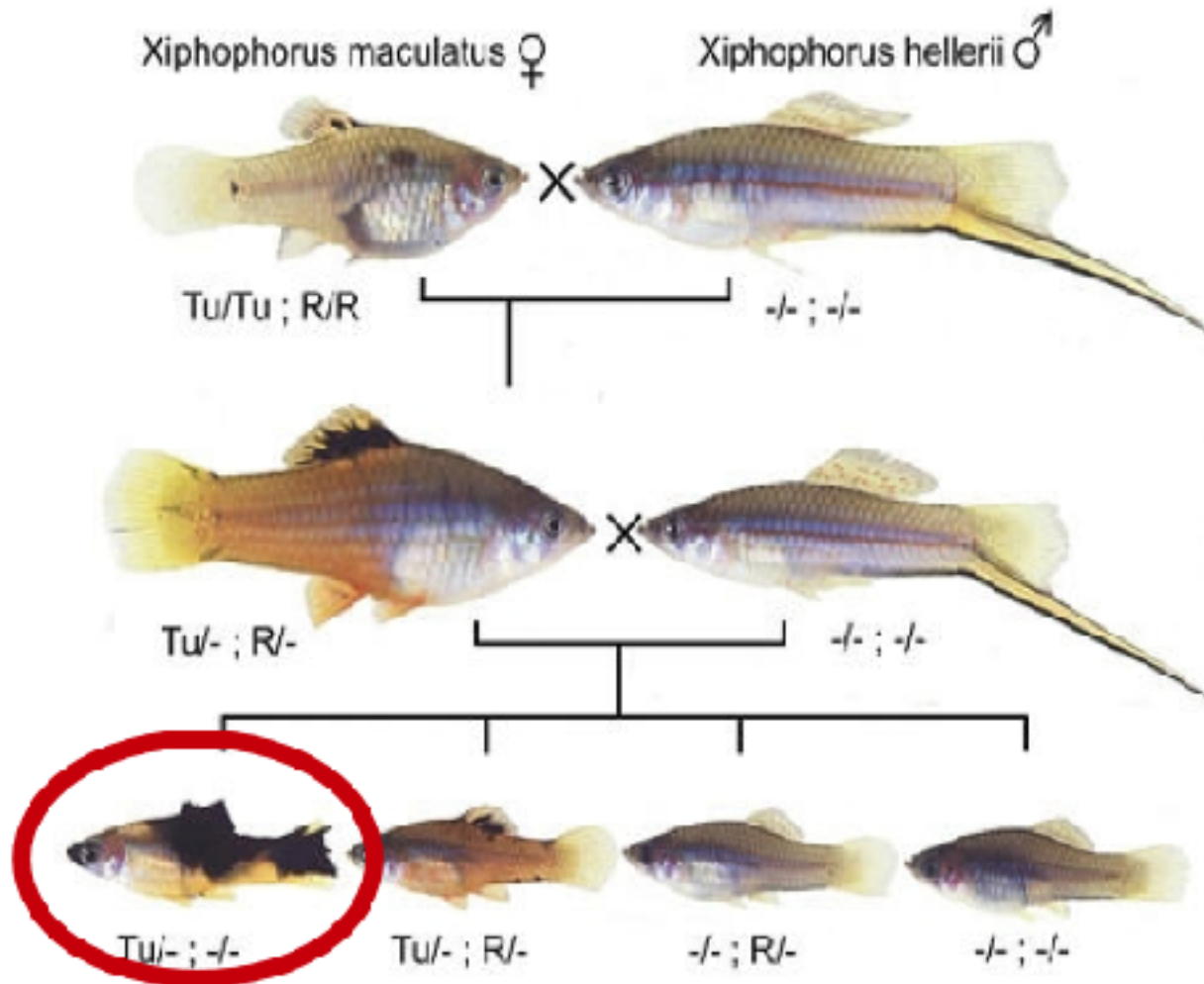
- Plati: *tem Xmrk2* (gene novo, oncogene), e há também o repressor.
- Espada: não possui nenhum dos dois
- Em retrocruzamentos, alguns indivíduos recebem o *Xmrk2* mas não o repressor.

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*

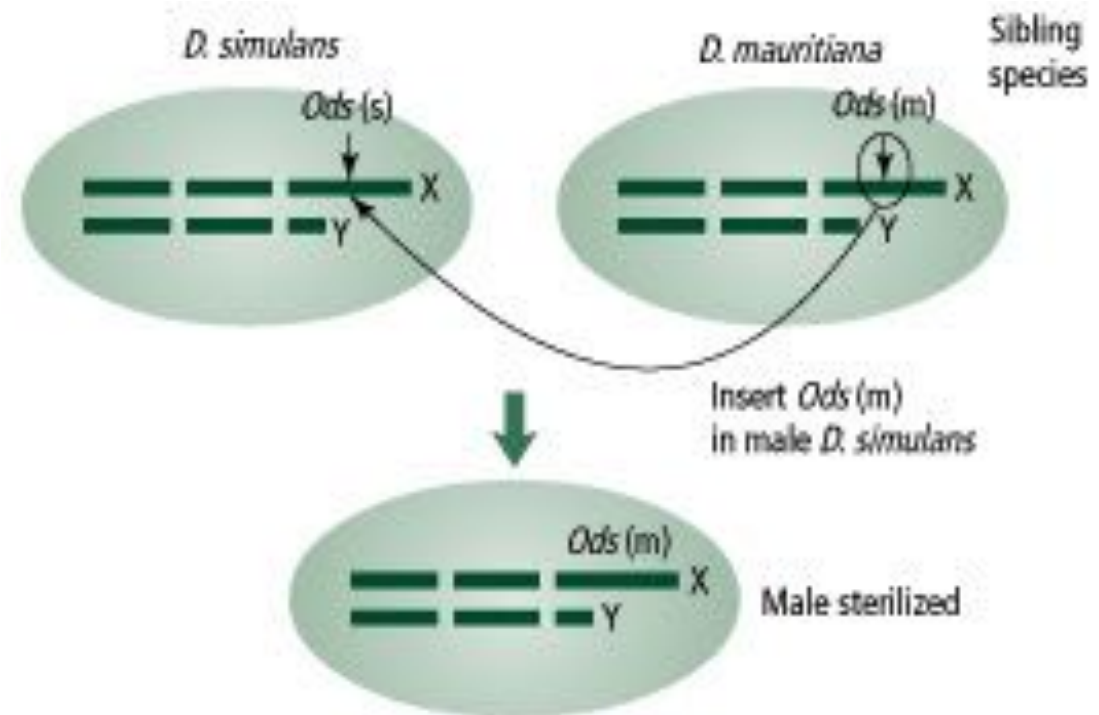


# O gene *OdsH* em *Drosophila*

- 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 reprodutivo 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?

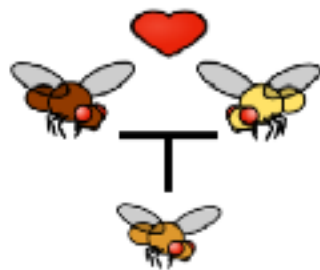
ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

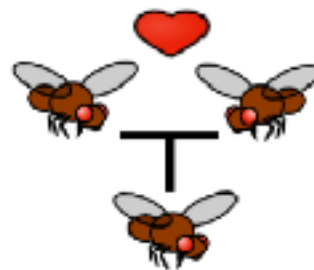


POPULAÇÃO B



APTIDÃO REDUZIDA

OU



APTIDÃO ALTA



APTIDÃO ALTA

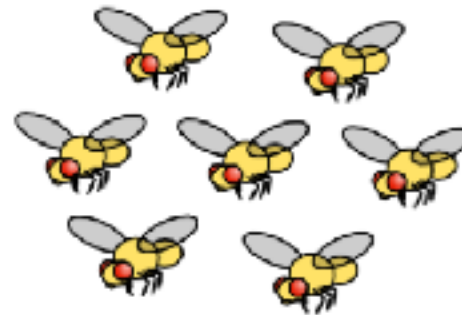
# Seleção diretamente sobre isolamento

A seleção pode favorecer diretamente o isolamento reprodutivo?

ACASALAMENTO PREFERENCIAL



POPULAÇÃO A

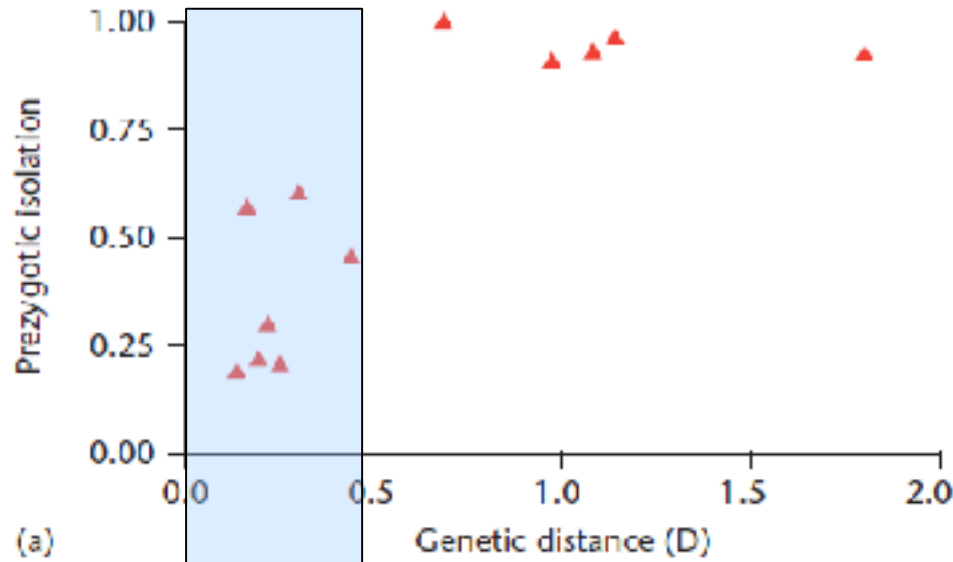


POPULAÇÃO B

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

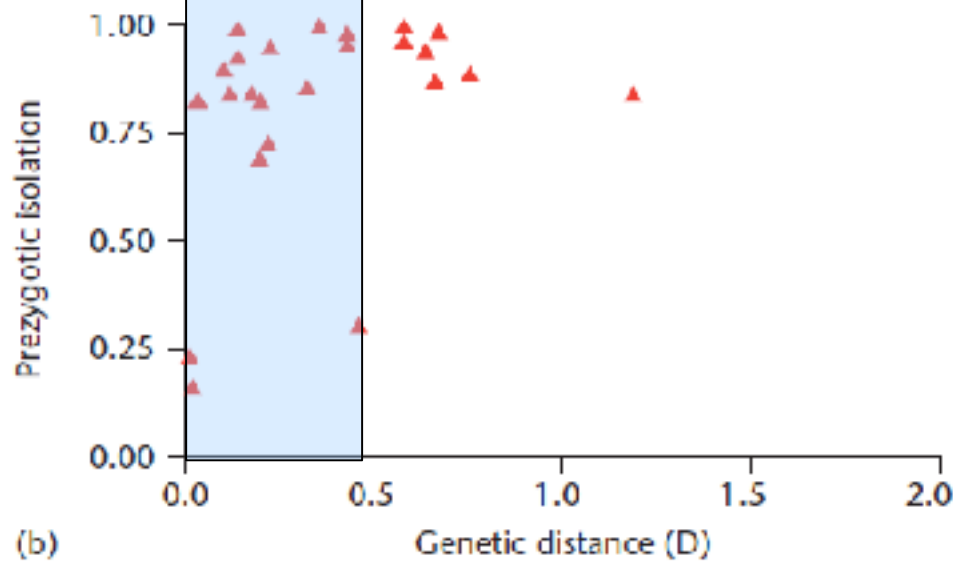
# Reforço na natureza: isolamento entre espécies de *Drosophila*

Alopatria



(a)

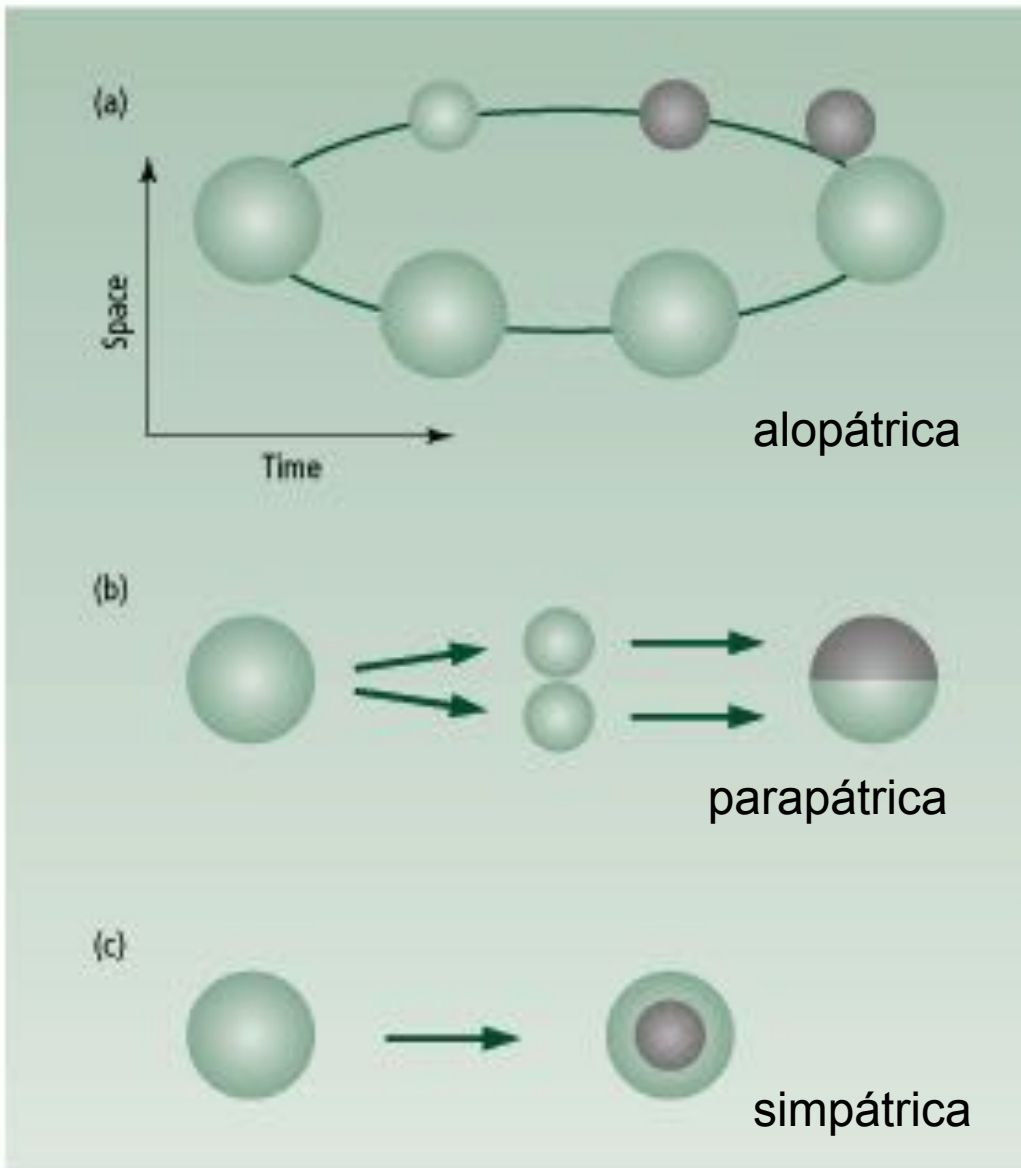
Simpatria



(b)

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

# Especiaçãoção pode ocorrer sem alopatria?

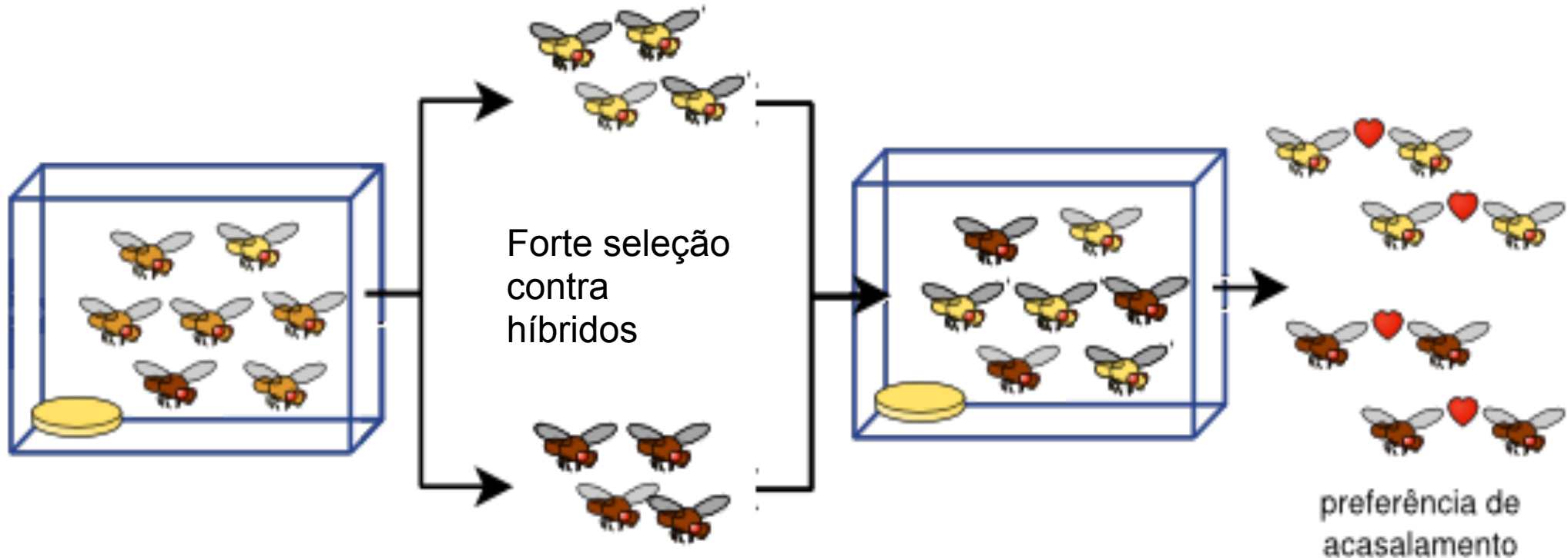


1. **D-M** gera isolamento pós-zigótico
2. **Pleiotropia** gera isolamento pré-zigótico
3. **Reforço** “completa” o isolamento

- Requer condições semelhantes ao do reforço

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

# 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”



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

Hawthorne e Via, 2001

# Diversidade de mecanismos de isolamento

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



Pré-zigótico: divergência de polinizador: *Mimulus lewisii*



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 podem contribuir para isolamento. **Epistasia** é essencial.
4. Migração homogeniza populações. Com migração, só haverá isolamento reprodutivo com **seleção forte**.