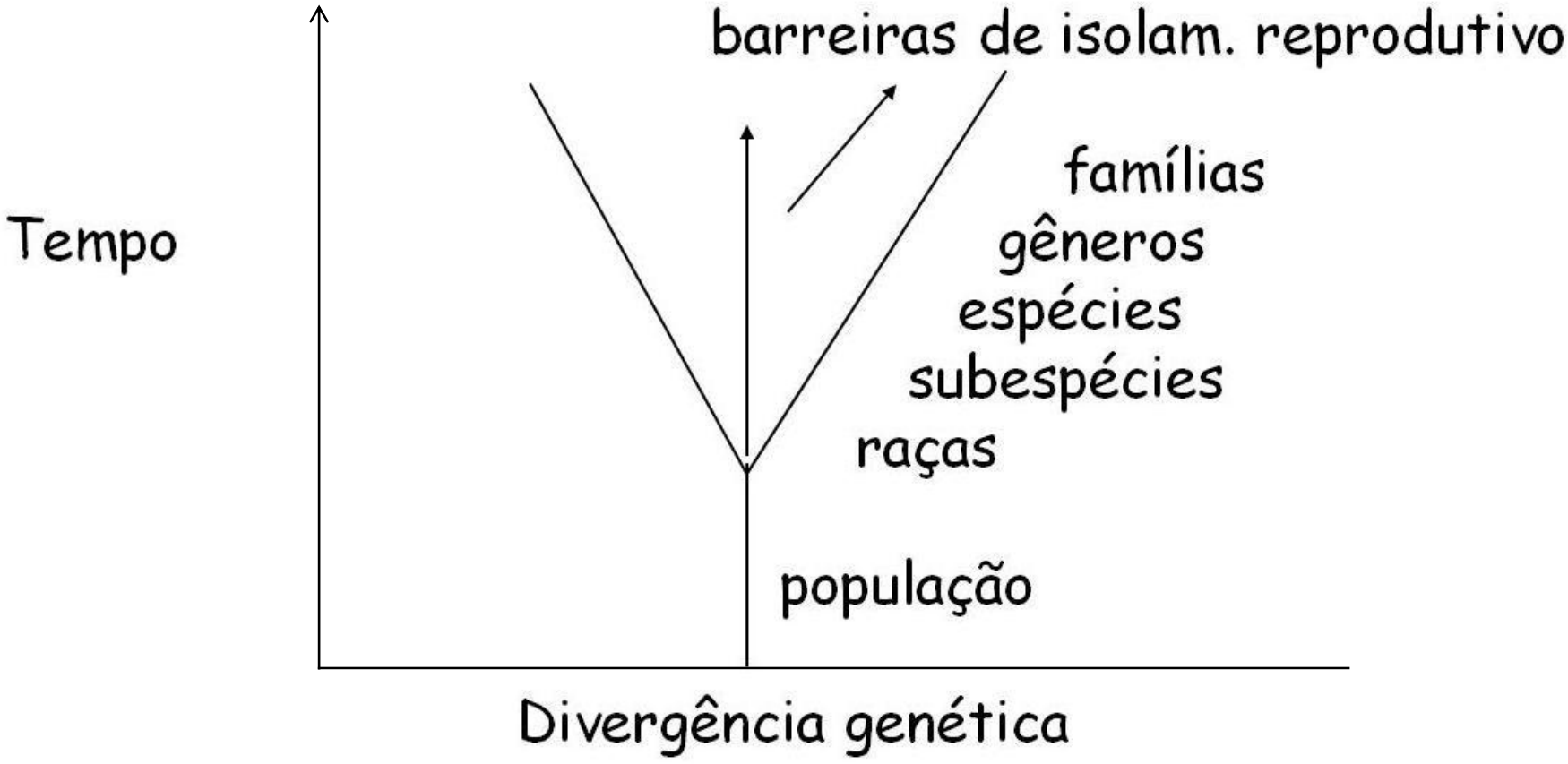
Especiação I:

Conceito de espécies
Mecanismos de Isolamento Reprodutivo

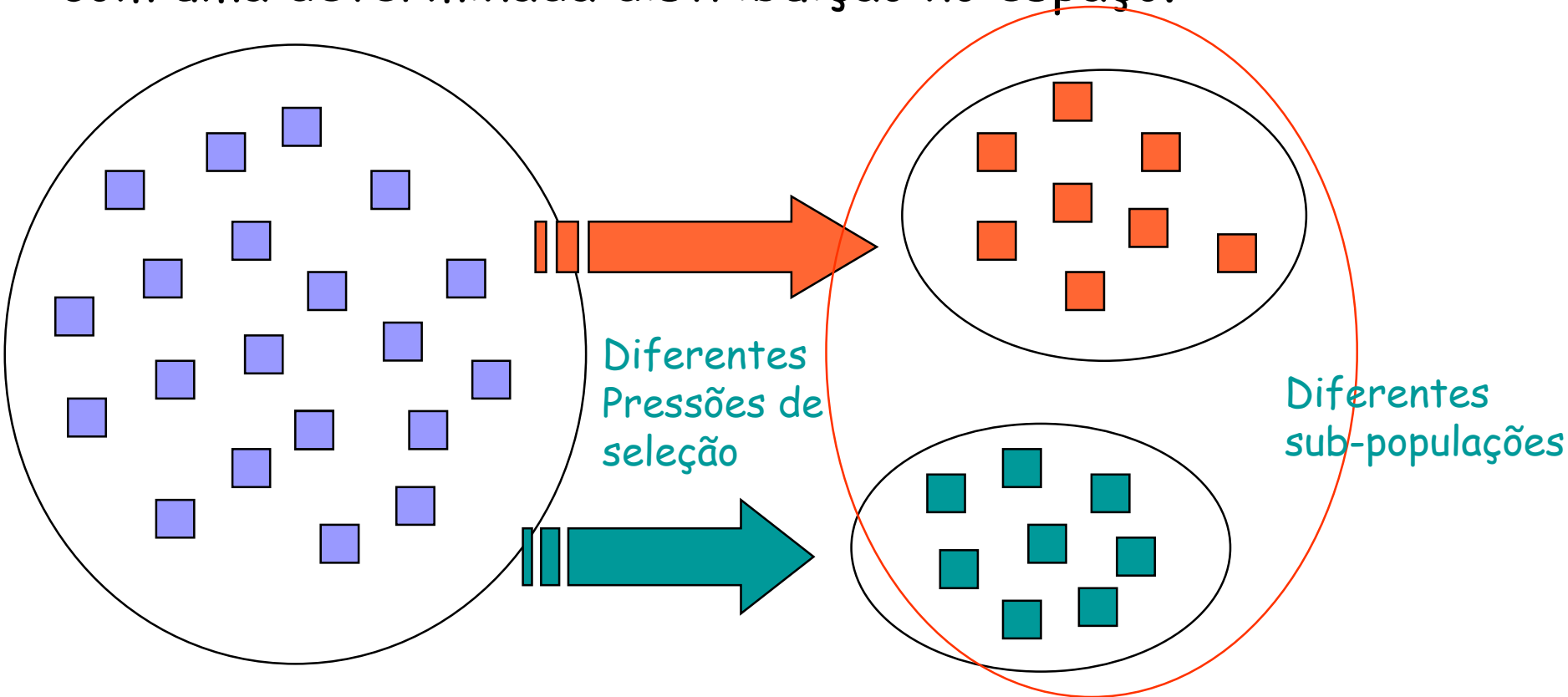
Especiação -> significa a evolução do isolamento reprodutivo entre duas populações (Ridley, 2006)



1. Conceito de espécie

- O que são raças e subespécies?

- Imaginemos uma população razoavelmente uniforme, com uma determinada distribuição no espaço.



1. Conceito de espécie

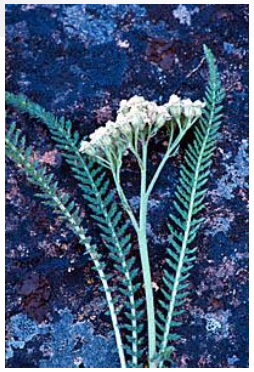
- Elas tendem a se cruzar mais dentro do que entre as *subpopulações*.

- Com o tempo vão se formando, mas não necessariamente, diferenças morfológicas ou fisiológicas, ou genéticas, e podemos chamar cada subpopulação de uma *raça*.

- *Raças* são populações geneticamente divergentes dentro da mesma espécie, com pequenas diferenças morfológicas, fisiológicas e genéticas.

Justin Ramsey

Assistant Professor

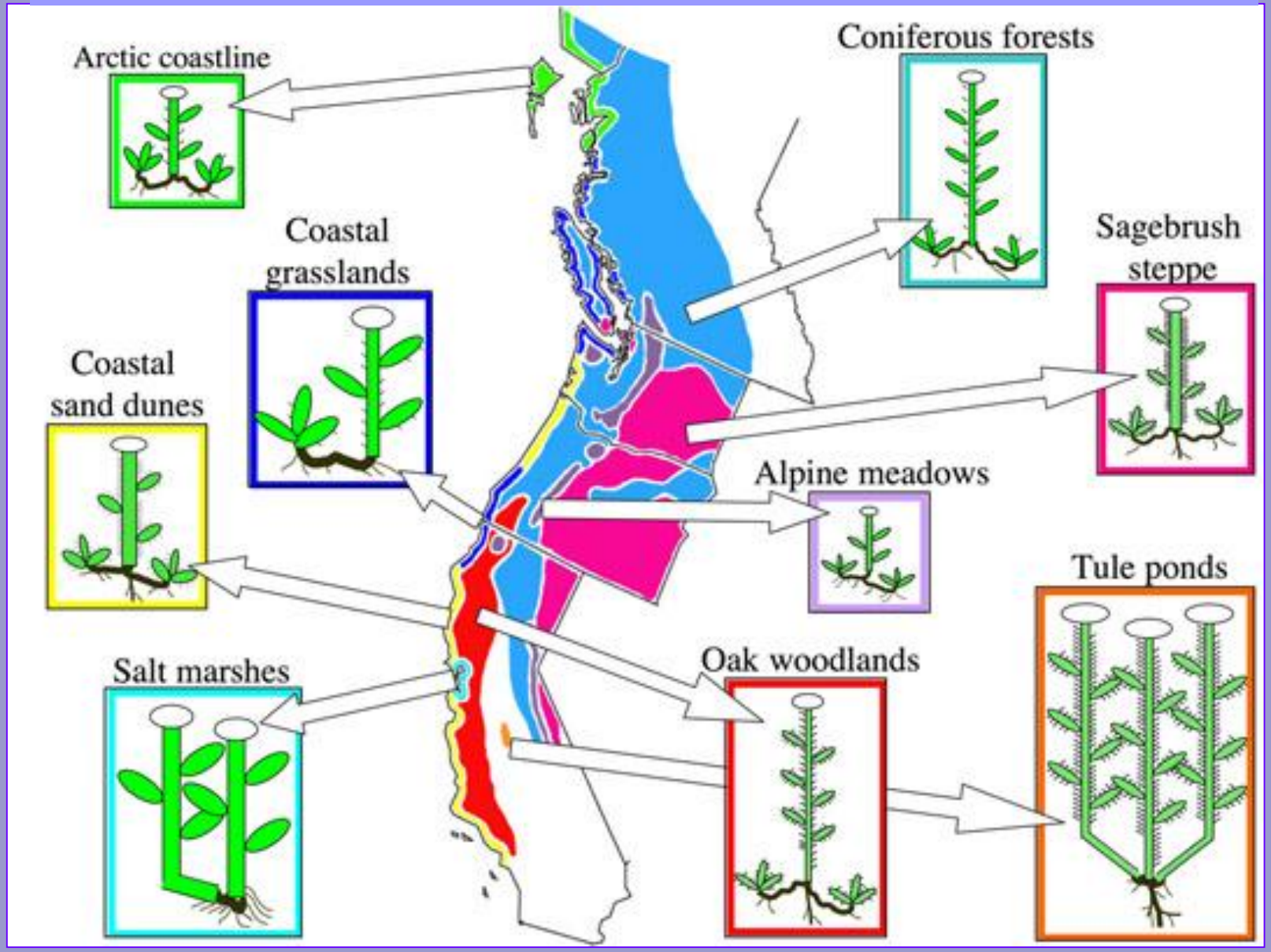


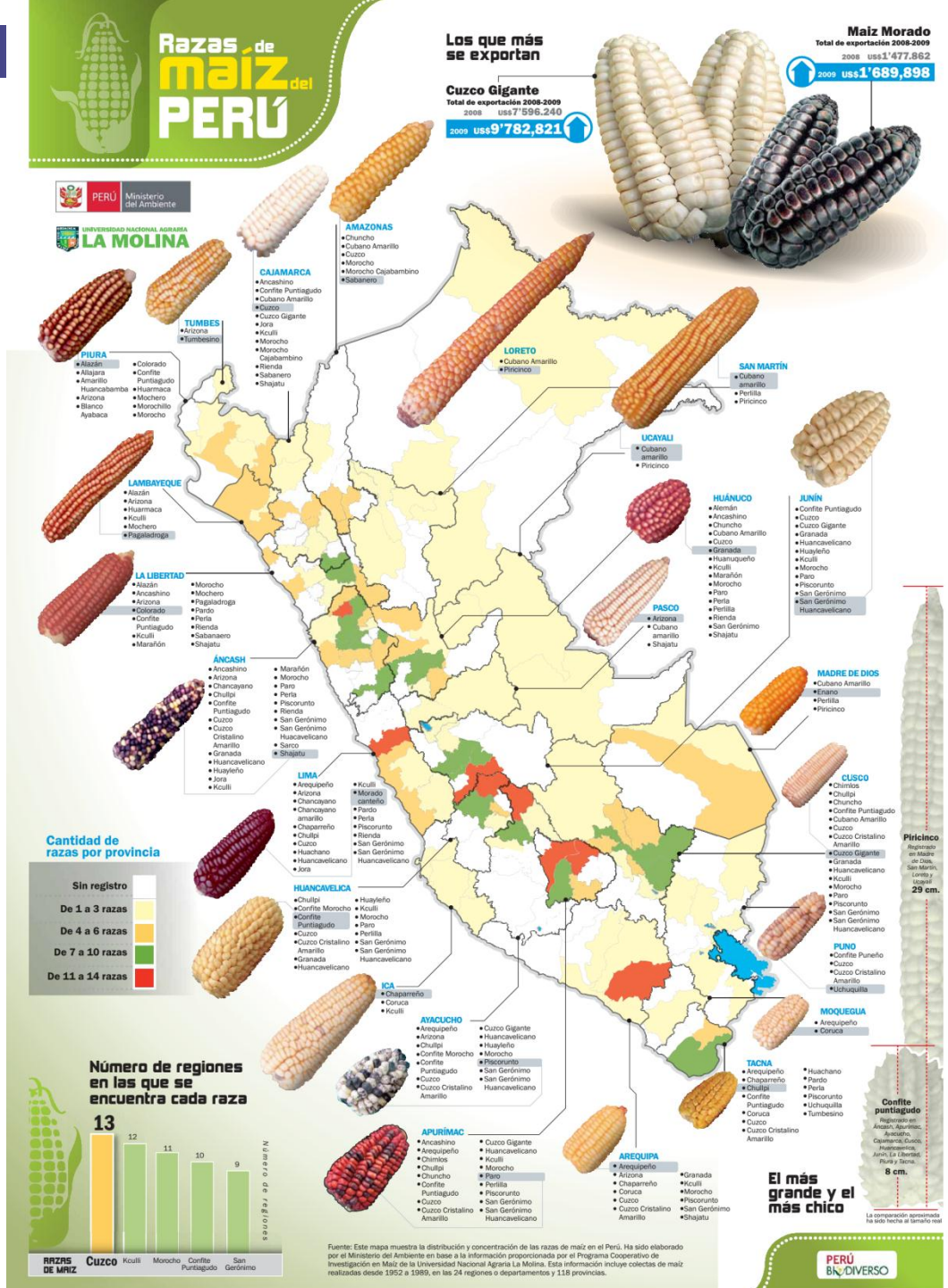
University of Washington

Photo copyright by Lee Dittmann

Estudando as raças ecológicas de *Achillea borealis*

Raças ecológicas de *Achillea borealis* (Asteraceae) na região noroeste dos EUA




Razas de maíz del PERÚ
PERÚ Ministerio del Ambiente
UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA
Los que más se exportan
Cuzco Gigante
Total de exportación 2008-2009
2008 US$7'596.240
2009 US$9'782,821
Maiz Morado
Total de exportación 2008-2009
2008 US$1'477.862
2009 US$1'689,898
AMAZONAS
Chuncho
Cubano Amarillo
Cuzco
Morocho
Morocho Cajabambino
Sabanero
CAJAMARCA
Ancashino
Confite Puntiagudo
Cubano Amarillo
Cuzco
Cuzco Gigante
Jora
Kculli
Morocho
Morocho Cajabambino
Rienda
Sabanero
Shajatu
TUMBES
Arizona
Tumbesino
PIURA
Alazán
Alajara
Amarillo Huancabamba
Arizona
Blanco Ayabaca
Colorado
Confite Puntiagudo
Huarmaca
Mochero
Morochillo
Morocho
LORETO
Cubano Amarillo
Piricinco
SAN MARTÍN
Cubano amarillo
Perilla
Piricinco
UCAYALI
Cubano amarillo
Piricinco
LAMBAYEQUE
Alazán
Arizona
Huarmaca
Kculli
Mochero
Pagaladroga
HUÁNUCO
Alemán
Ancashino
Chuncho
Cubano Amarillo
Cuzco
Granada
Huanuqueño
Kculli
Marañón
Morocho
Paro
Perla
Perilla
Rienda
San Gerónimo
Shajatu
JUNÍN
Confite Puntiagudo
Cuzco
Cuzco Gigante
Granada
Huancavelicano
Huayleño
Kculli
Morocho
Paro
Piscorunto
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
LA LIBERTAD
Alazán
Ancashino
Arizona
Colorado
Confite Puntiagudo
Kculli
Marañón
Morocho
Mochero
Pagaladroga
Pando
Perla
Rienda
Sabanaero
Shajatu
PASCO
Arizona
Cubano amarillo
Shajatu
ÁNCASH
Ancashino
Arizona
Chancayano
Chullpi
Confite Puntiagudo
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Granada
Huancavelicano
Huayleño
Jora
Kculli
Marañón
Morocho
Paro
Perla
Piscorunto
Rienda
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
Sarco
Shajatu
MADRE DE DIOS
Cubano Amarillo
Enano
Perillita
Piricinco
LIMA
Arequipeño
Arizona
Chancayano
Chancayano amarillo
Chaparreño
Chullpi
Cuzco
Huachano
Huancavelicano
Jora
Kculli
Morado canteño
Pardo
Perla
Piscorunto
Rienda
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
CUSCO
Chimilos
Chullpi
Chuncho
Confite Puntiagudo
Cubano Amarillo
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Cuzco Gigante
Granada
Huancavelicano
Kculli
Morocho
Paro
Piscorunto
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
Piricinco
Registrado en Madre de Dios, San Martín, Loreto y Ucayali
29 cm.
Cantidad de razas por provincia
Sin registro
De 1 a 3 razas
De 4 a 6 razas
De 7 a 10 razas
De 11 a 14 razas
HUANCAVELICA
Chullpi
Confite Morocho
Confite Puntiagudo
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Granada
Huancavelicano
Huayleño
Kculli
Morocho
Paro
Perillla
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
PUNO
Confite Puneño
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Uchuquilla
ICA
Chaparreño
Coruca
Kculli
MOQUEGUA
Arequipeño
Coruca
AYACUCHO
Arequipeño
Arizona
Chullpi
Confite Morocho
Confite Puntiagudo
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Cuzco Gigante
Huancavelicano
Huayleño
Morocho
Piscorunto
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
TACNA
Arequipeño
Chaparreño
Chullpi
Confite Puntiagudo
Coruca
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Huachano
Pardo
Perla
Piscorunto
Uchuquilla
Tumbesino
Confite puntiagudo
Registrado en Ancash, Apurímac, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huancavelica, Junín, La Libertad, Piura y Tacna.
8 cm.
APURÍMAC
Ancashino
Arequipeño
Chimilos
Chullpi
Chuncho
Confite Puntiagudo
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Cuzco Gigante
Huancavelicano
Kculli
Morocho
Paro
Perillla
Piscorunto
San Gerónimo
San Gerónimo Huancavelicano
AREQUIPA
Arequipeño
Arizona
Chaparreño
Coruca
Cuzco
Cuzco Cristalino Amarillo
Granada
Kculli
Morocho
Piscorunto
San Gerónimo
Shajatu
Número de regiones en las que se encuentra cada raza
13
12
11
10
9
Número de regiones
RAZAS DE MAIZ
Cuzco
Kculli
Morocho
Confite Puntiagudo
San Gerónimo
El más grande y el más chico
La comparación aproximada ha sido hecha al tamaño real
Fuente: Este mapa muestra la distribución y concentración de las razas de maíz en el Perú. Ha sido elaborado por el Ministerio del Ambiente en base a la información proporcionada por el Programa Cooperativo de Investigación en Maíz de la Universidad Nacional Agraria La Molina. Esta información incluye colectas de maíz realizadas desde 1952 a 1989, en las 24 regiones o departamentos y 118 provincias.
PERÚ BIODIVERSO

Raças de Milho da América do Sul – atualizando a diversidade do Brasil e Uruguai

Flaviane M. Costa; Natália C. Almeida e Silva; Rafael Vidal; Elizabeth A. Veasey

- No Brasil a diversidade de raças de milho foi descrita por Cutler (1946), ampliada por Brieger et al. (1958) e complementada por Paterniani e Goodman (1977).

- Os autores identificaram 15 raças e 19 sub-raças.

- As características morfológicas da espiga e do grão foram essenciais para a classificação de raças.

Projeto: Milhos das Terras Baixas da América do Sul – atualizando a diversidade de raças do Brasil e Uruguai

Rede Colaborativa de Pesquisa

Amazônia

CPI - Acre
AMAAIAC - AAFis
FUNAI
EMBRAPA

Cerrado/Pantanal

UFGD
Banco Comunitário de Sementes
UEM
FUNAI

Associação dos Guardiões das Sementes Crioulas de Ibarama-RS

Pampa/Mata Atlântica

EMATER
Guardiões Mirins
UFSM
Prefeitura Municipal
SFT Tala

UDELAR/FAGRO

USP/ESALQ
UFSC
Udelar/CUT
Udelar/CUR
Bio-Uruguay
Udelar/CURE
Red de Semillas Criollas

Pampa (N, S, L)/Uruguai

Caatinga

Rede Sementes da Paixão
ASPTA
EMBRAPA

Mata Atlântica/Cerrado

UFV
Movimento Slow Food

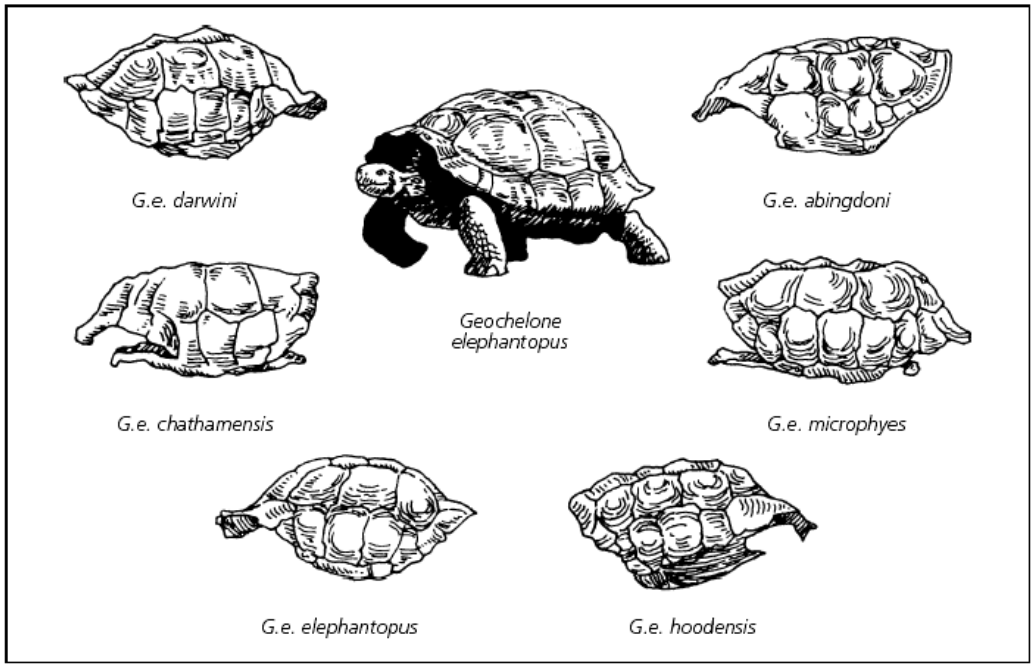
- Gestores do Projeto
- Regiões de Coleta
- Parceiros e colaboradores do Projeto

CCB 1100

1. Conceito de espécie

➢ *Subespécie* → agrupamento de populações dentro de uma espécie que compartilham uma distribuição geográfica ou habitat únicos, e que são distinguíveis de outras populações em várias características com base genética.

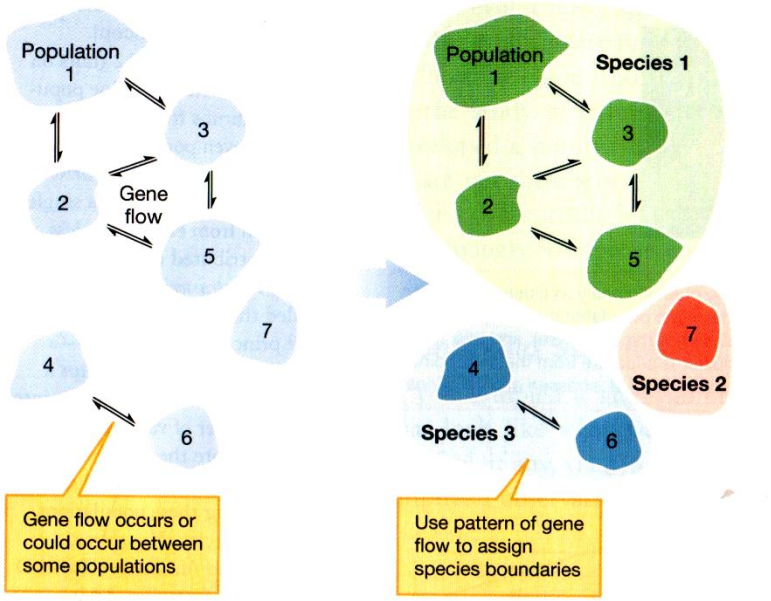
→ Já atingiram um grau de diferenciação maior, mas ainda se cruzam entre si.



1.1 Conceito biológico de espécies

- Mayr (1963) "*espécies são grupos de populações naturais que intercruzam e estão reprodutivamente isoladas de outros grupos desse tipo*";

- Explica por que os membros de uma espécie se assemelham entre si e diferem dos de outras espécies;



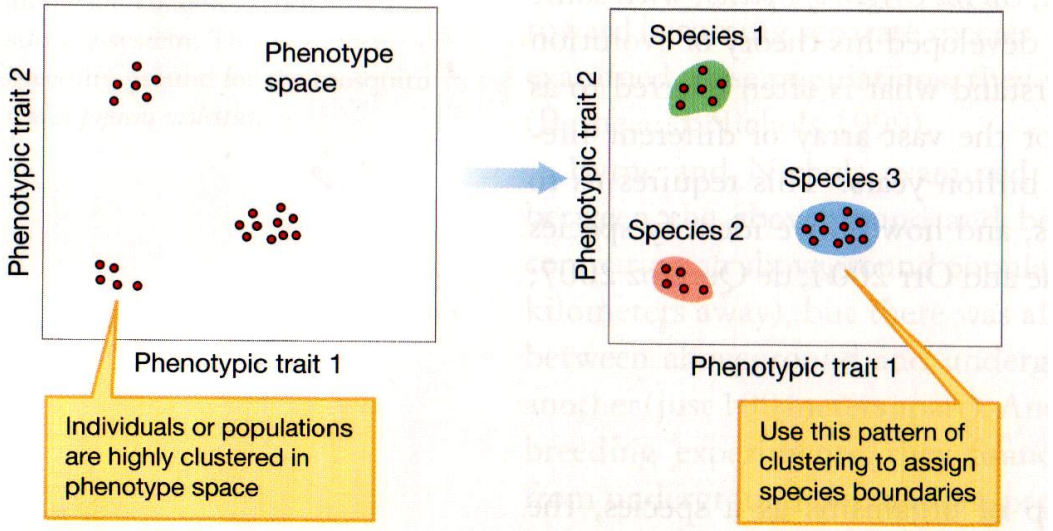
1.2 Conceito fenético ou tipológico de espécie

- O conceito de espécie de Lineu é um *conceito tipológico*. O que se faz é descrever um *tipo*. Qualquer coisa semelhante aquele tipo é a mesma espécie e qualquer coisa diferente é uma outra espécie.

"um conjunto de seres vivos em que os indivíduos possuem grandes semelhanças morfológicas, apresentando um padrão morfológico comum e típico daquele conjunto".

1.2 Conceito fenético ou tipológico de espécie

- Espera-se que quanto maior a divergência morfológica maior a divergência genética => correlação entre populações diferentes morfologicamente e existências de barreiras à troca de genes.



- Muito dessa classificação é válida. Mas é diferente do *conceito biológico de espécie*.

1.2 Conceito fenético ou tipológico de espécie

- A taxonomia, na prática, continua sendo tipológica.

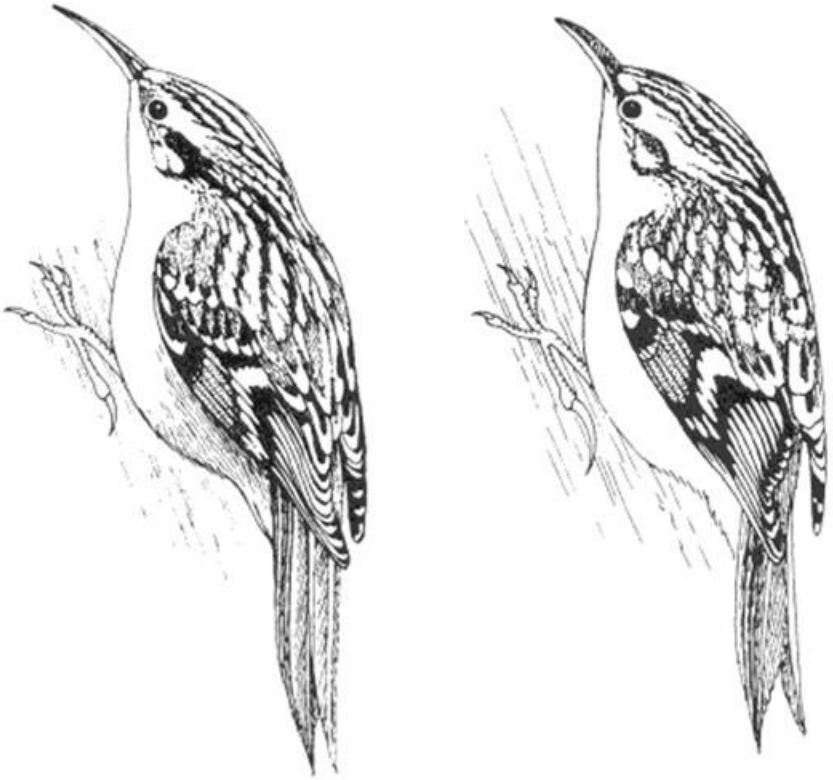
- Mas podemos usar o *conceito biológico de espécies* para interpretar fenômenos evolutivos → *espécies crípticas:*

Sturnella neglecta

Sturnella magna

Muito semelhantes morfológicamente,
mas não se cruzam → espécies biológicas!

Espécies crípticas (sibling species)



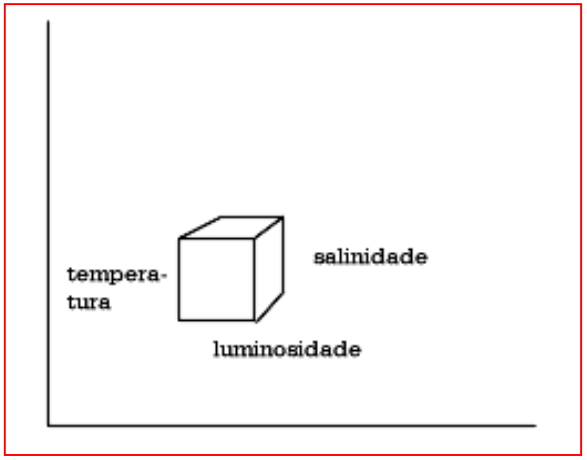
Certhia brachydactyla *C. familiaris*

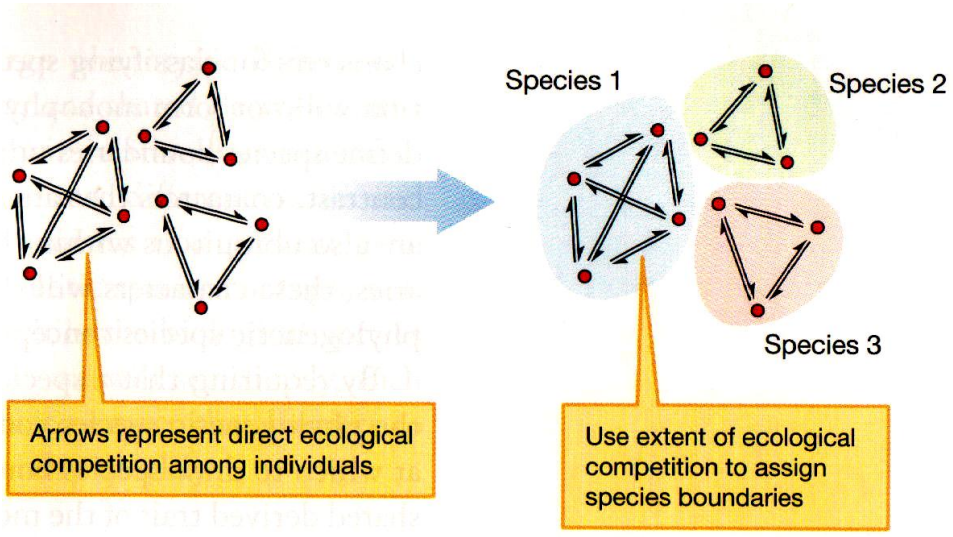
Mto semelhantes morfologicamente, mas diferem em padrões de comportamento e preferências ecológicas

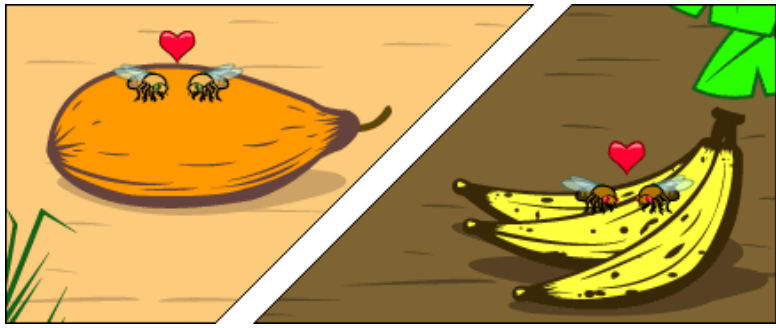
1.3 Conceito ecológico de espécie

- Este conceito define a espécie como "o conjunto de indivíduos que exploram o mesmo nicho"

- O conjunto de recursos e *habitats* explorados pelos membros de uma espécie forma seu *nicho ecológico*







1.3 Conceito ecológico vs conceito biológico de espécie

Figura 14.9 Desenho que ilustra a seleção disruptiva em uma espécie de planta, provocada pela atividade de mineração. Nos arredores das minas, são selecionadas duas linhagens de planta, uma mais desenvolvida, adaptada a solos não-contaminados, e outra menor, adaptada a solos contaminados.

Restrições ao fluxo gênico entre populações de *Agrostis tenuis* que habitam diferentes nichos ecológicos
→Seleção natural favorecendo esta restrição

O conceito biológico de espécies constitui a definição Legal utilizada pelo Endangered Species Act (Lei das Espécies Ameaçadas) -> legislação emblemática da Biodiversidade nos Estados Unidos.

→Isolamento reprodutivo -> critério significativo
→ confirma a ausência de fluxo gênico.

Quais os problemas deste conceito ?????

-> Irrelevante para espécies de reprodução assexuada

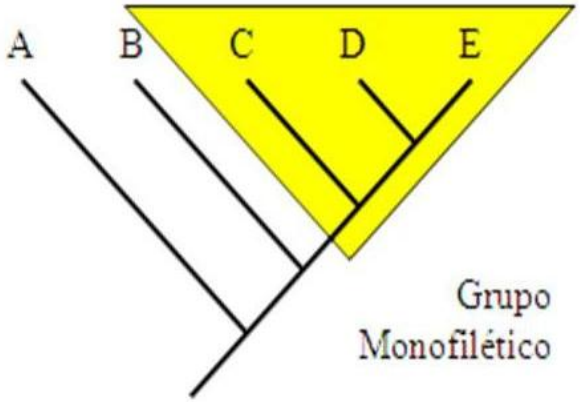
-> Não pode ser testado em espécies fósseis

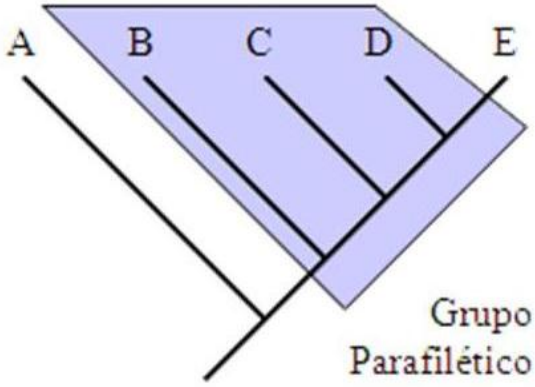
-> Populações vizinhas mas que não se sobrepõem (não se tem meios de saber se são ou não EB)

1.4 Conceito filogenético de espécie

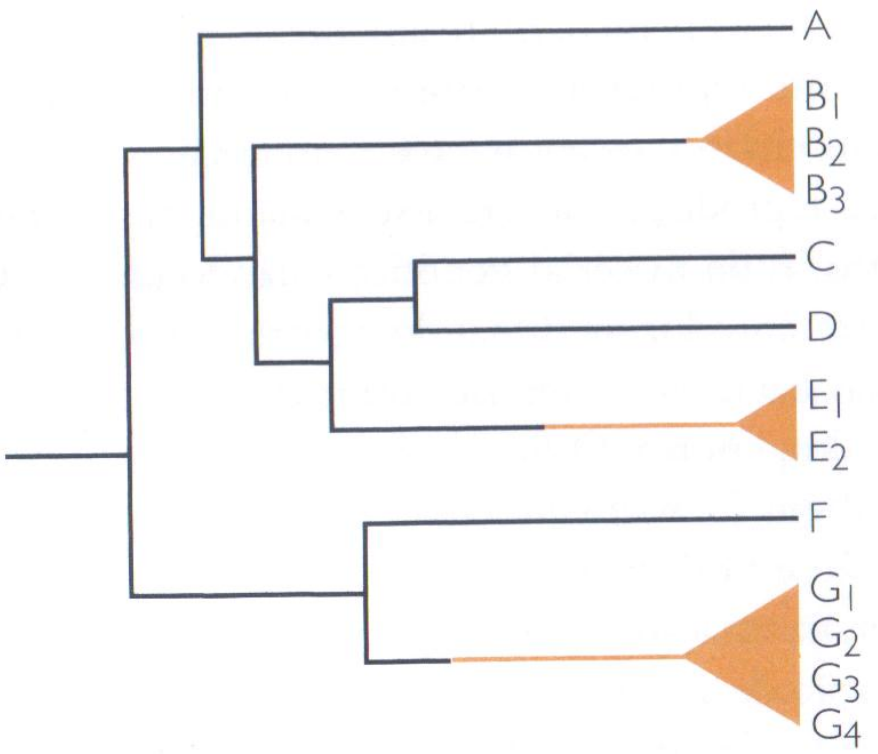
(Cracraft, 1989)

"Os indivíduos que pertencem a uma espécie contém todos os descendentes de uma única população de ancestrais, ou seja, são monofiléticos. Define-se espécie então como "o menor agrupamento diagnosticável de organismos individuais, dentro dos quais há um padrão de ancestralidade e descendência".





1.4 Conceito filogenético de espécie



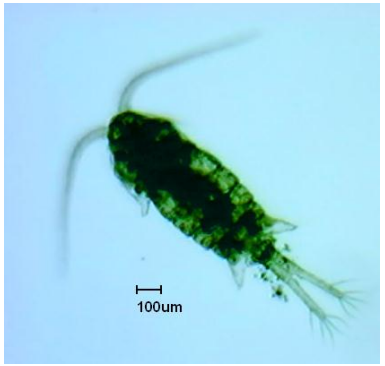
Os taxons marcados de A a G nas pontas desta filogenia representam espécies diferentes.

Os grupos indicados por G1, G2, etc, representam populações da mesma espécie.

Exemplos do uso dos diferentes conceitos:

Ex1: Diversificação dos copépodes marinhos

→ Pequenos crustáceos extremamente abundantes ao redor do mundo

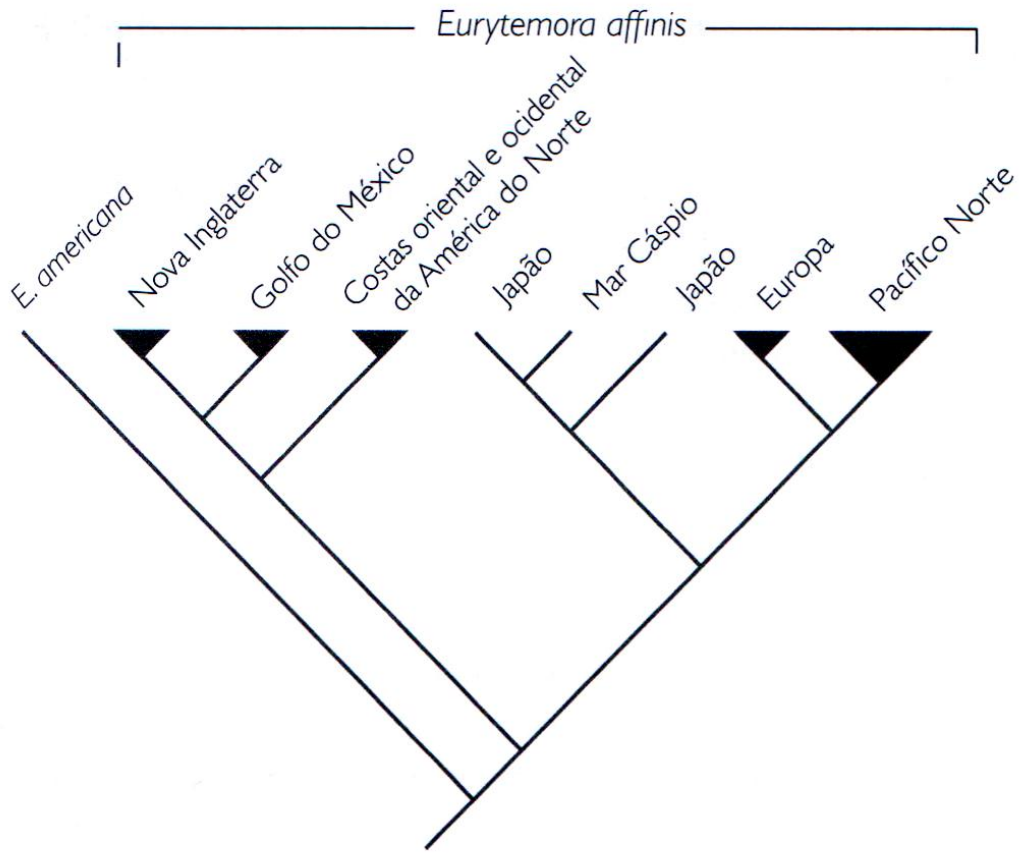


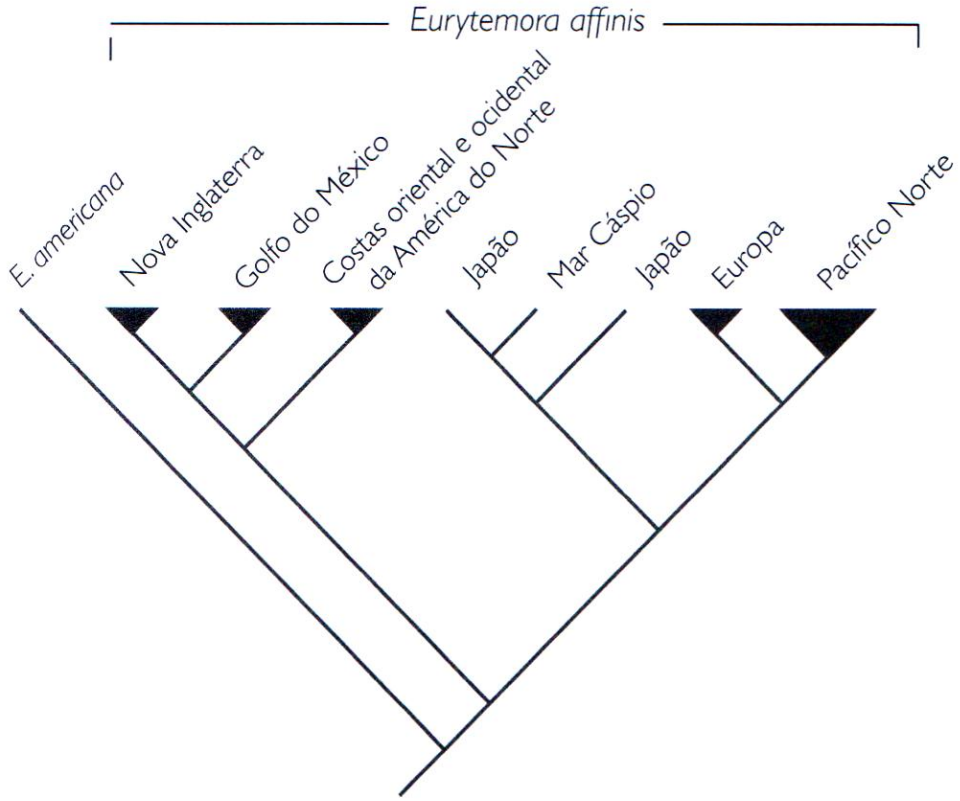
→Espécie *Eurytemora affinis* -> importante nos maiores estuários do mundo

→ Apesar de ser encontrada nas costas da Ásia, Europa e América do Norte, foi classificada como uma única espécie pelo conceito morfológico de espécie.

→ Carol Eunmi Lee (2000) -> coletou 38 populações de vários locais e testou o CBE, quanto à capacidade de se cruzar e produzir prole fértil.

Testou também o CFE, sequenciando 2 genes e estimando as relações evolutivas das 38 pops.

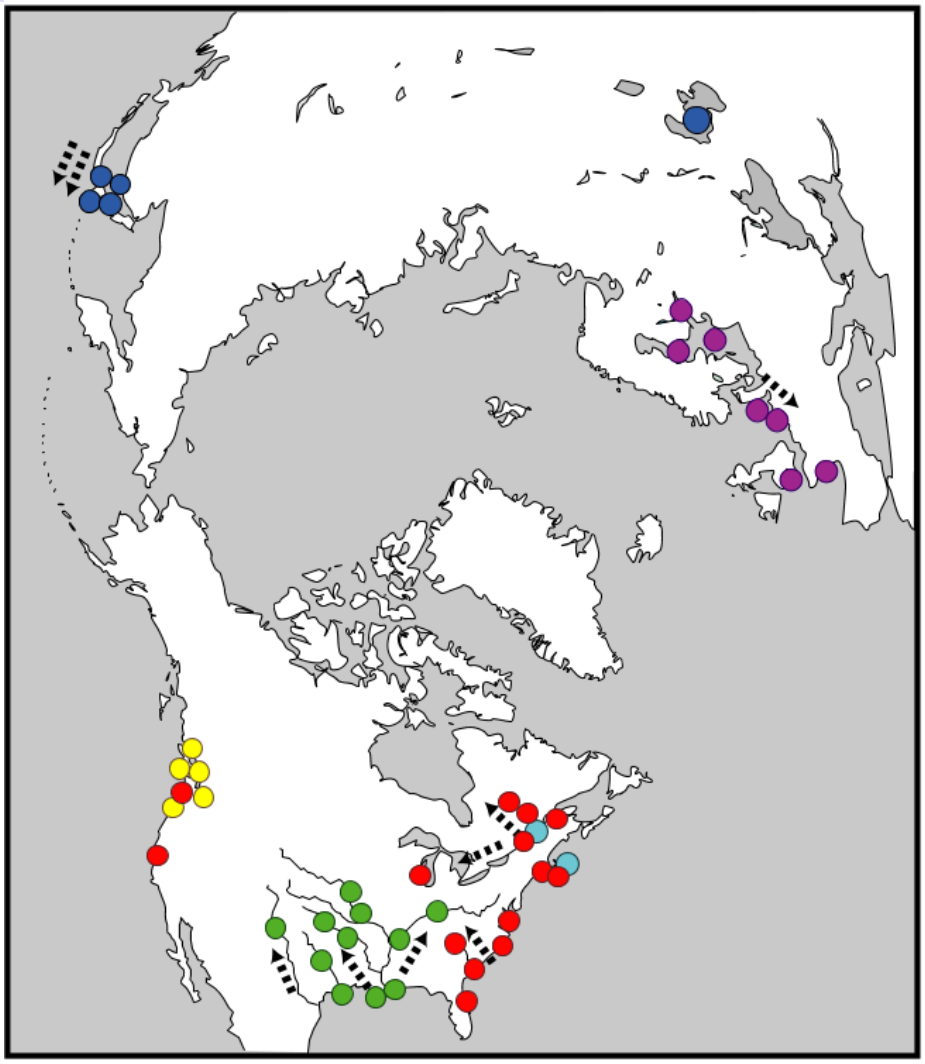




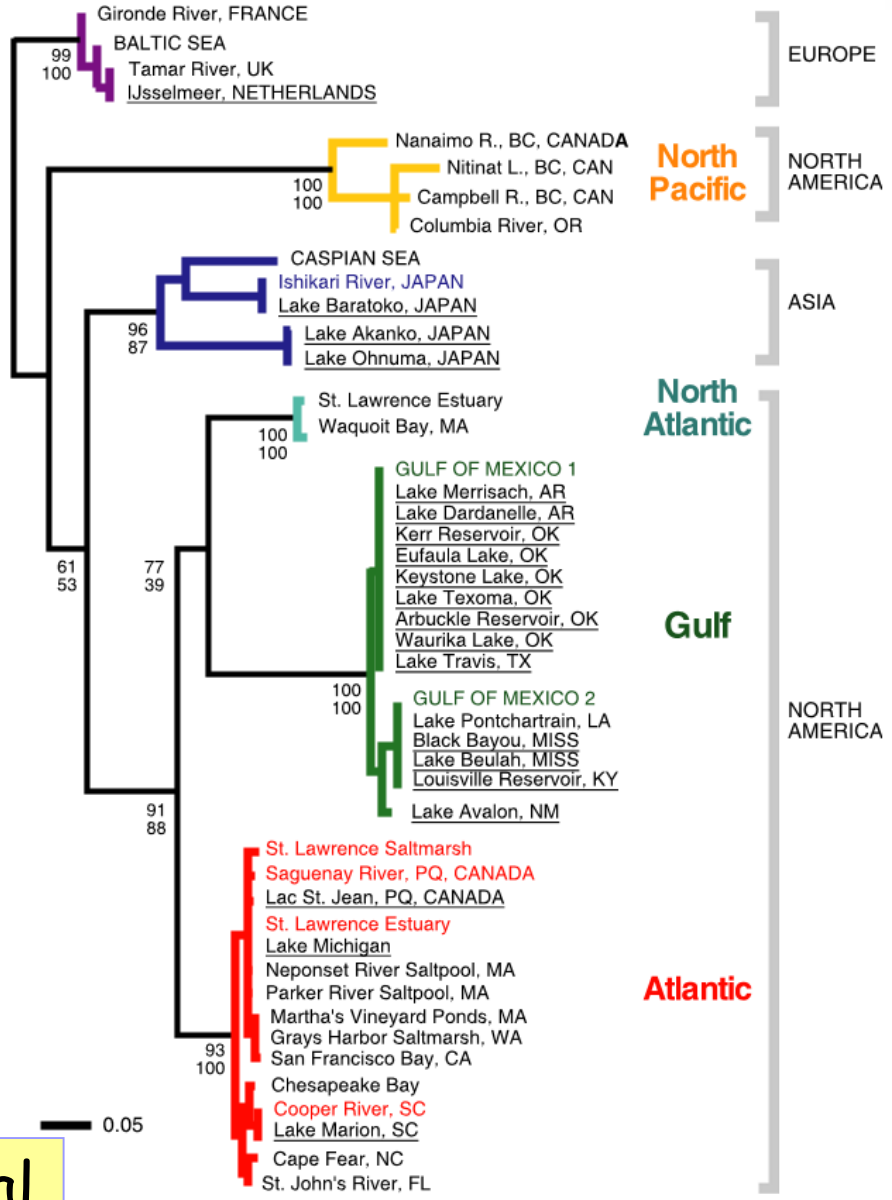
A filogenia mostrou claramente que há pelo menos 8 espécies diferentes, cada uma ocupando uma área geográfica distinta.

Os cruzamentos mostraram que populações de diferentes espécies filogenéticas são incapazes de produzir prole fértil-> estão isoladas reprodutivamente.

(A) Geographic pattern of invasions



(B) Phylogeography of invasions



652 pb do gene COI mitocondrial

Winkler et al. (2008) Mol. Ecol., 17: 415-430

Ex2: Qtas espécies de elefante vivem na África ??

Classificação inicial dos elefantes em duas espécies:

Loxodonta africana -> África

Elephas maximus -> Asiática

Roca et al. (2001) avaliaram 195 elefantes em 21 pops. do centro e do sul da África. Foram sequenciados 4 genes e a filogenia comprovou a existência de duas espécies africanas – pelo CFE:

Loxodonta cyclotis (florestas) e *L. africana* (savanas)

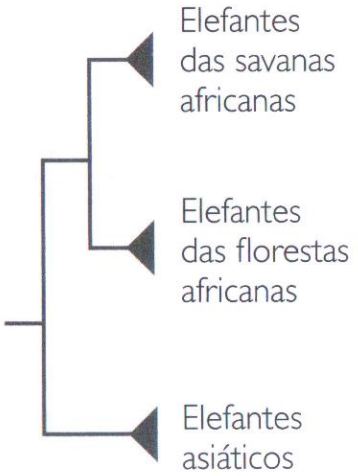
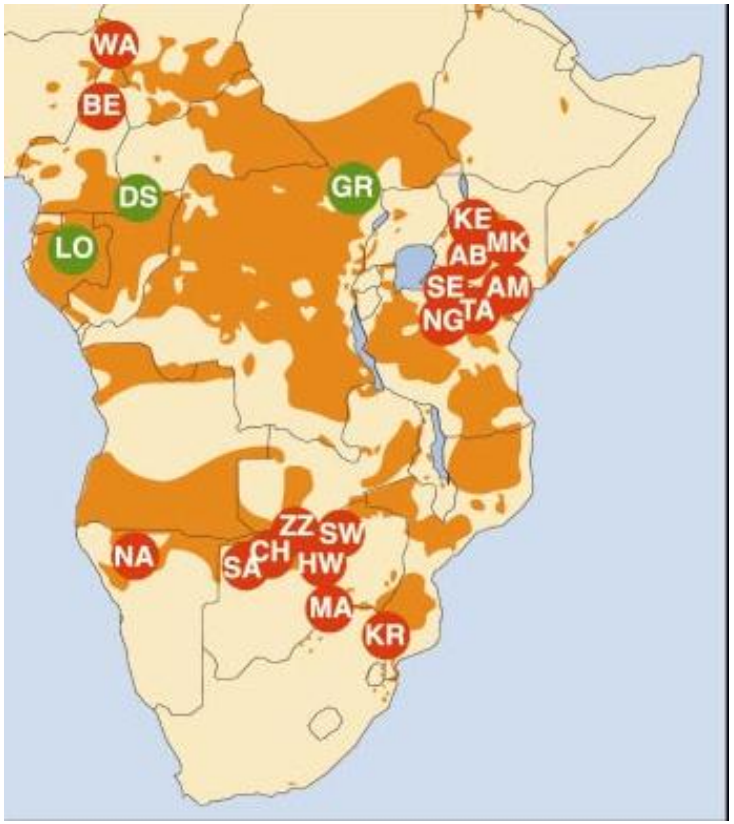


Figure 16-4a Evolutionary Analysis, 4/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Molecular Ecology (2002) 11: 2489-2498

Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations

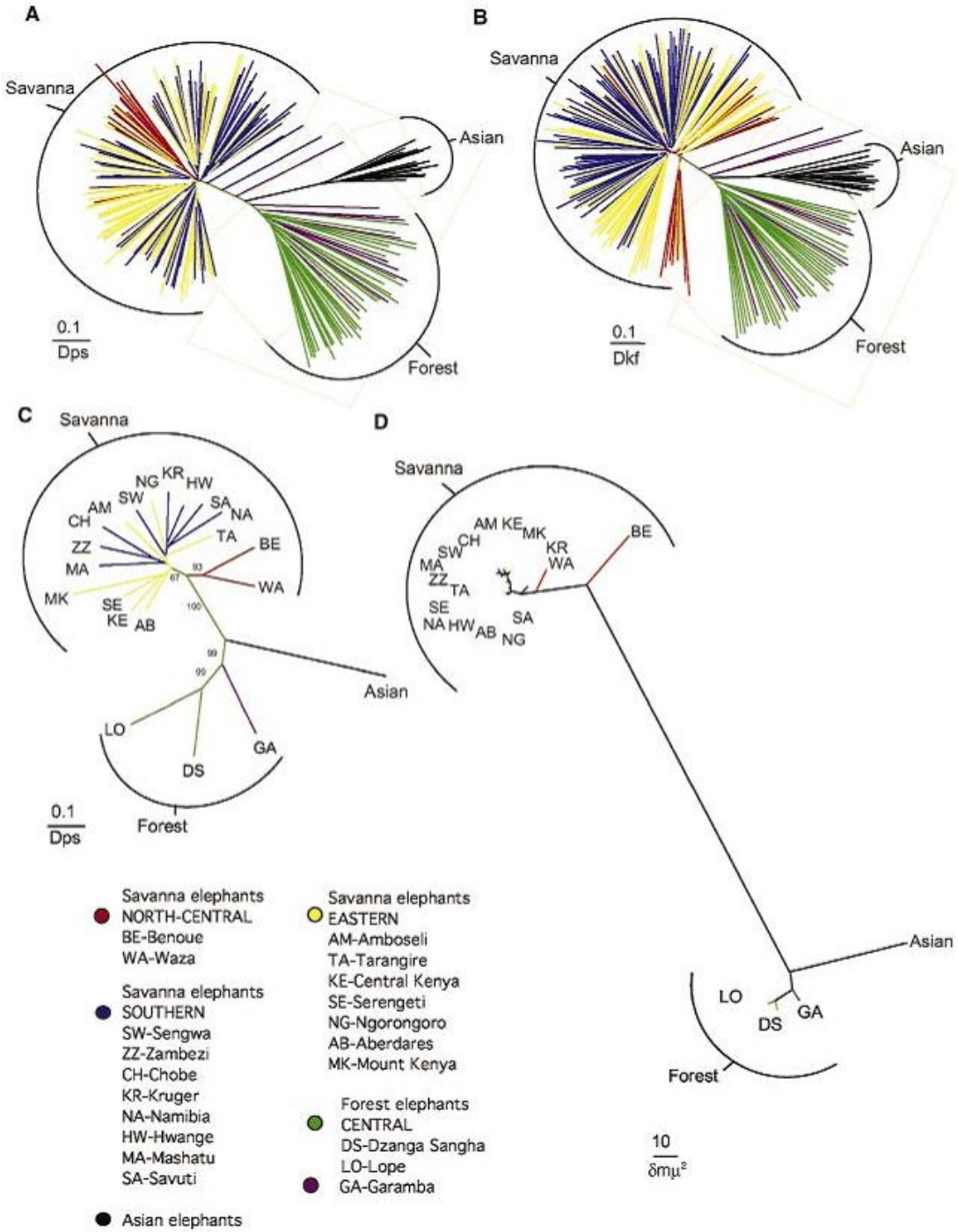
KENINE E. COMSTOCK,* NICHOLAS GEORGIADIS,† JILL PECON-SLATTERY,‡ ALFRED L. ROCA,‡ ELAINE A. OSTRANDER,* STEPHEN J. O'BRIEN*‡ and SAMUEL K. WASSER§



16 locos SSR
20 populações

Verde -> pops de floresta

Vermelho -> pops de savana


A
Savanna
Asian
Forest
0.1
Dps
B
Savanna
Asian
Forest
0.1
Dkf
C
Savanna
NG KR HW
SW
AM
CH
SA NA
TA
BE
ZZ
MA
WA
MK
SE
KE AB
93
67
100
99
99
Asian
LO
GA
DS
Forest
0.1
Dps
D
Savanna
AM KE MK
CH
SW
KR
WA
BE
MA
ZZ TA
SE
NA HW AB
SA
NG
Asian
LO
DS
GA
Forest
10
δmμ²
Savanna elephants
NORTH-CENTRAL
BE-Benoue
WA-Waza
Savanna elephants
SOUTHERN
SW-Sengwa
ZZ-Zambezi
CH-Chobe
KR-Kruger
NA-Namibia
HW-Hwange
MA-Mashatu
SA-Savuti
Asian elephants
Savanna elephants
EASTERN
AM-Amboseli
TA-Tarangire
KE-Central Kenya
SE-Serengeti
NG-Ngorongoro
AB-Aberdares
MK-Mount Kenya
Forest elephants
CENTRAL
DS-Dzanga Sangha
LO-Lope
GA-Garamba

MOLECULAR ECOLOGY

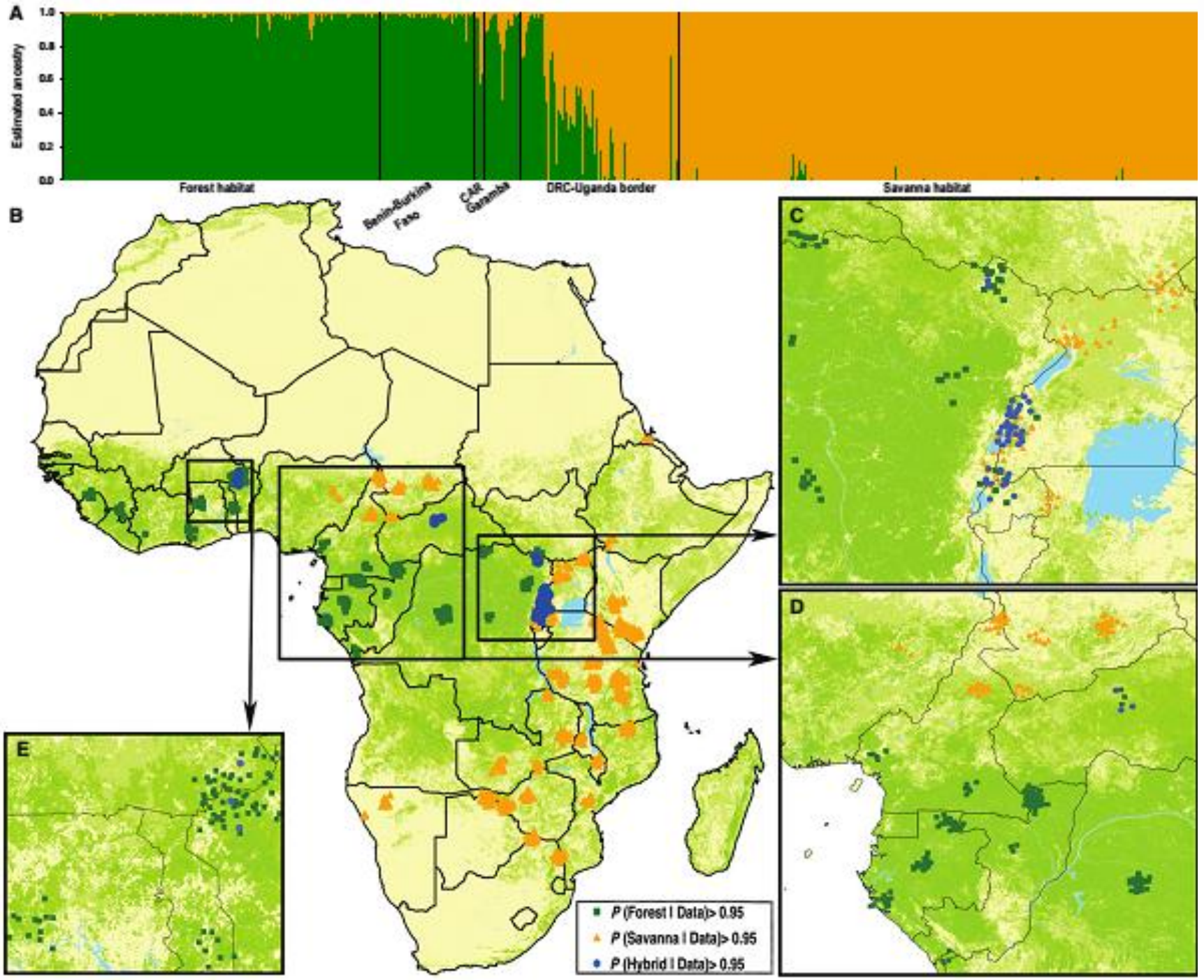
Molecular Ecology (2015) **24**, 6134–6147 doi: 10.1111/mec.13472

New evidence for hybrid zones of forest and savanna elephants in Central and West Africa

SAMRAT MONDOL,*[a,1] IDA MOLTKE,†[a,2] JOHN HART,‡ MICHAEL KEIGWIN,§ LISA BROWN,¶ MATTHEW STEPHENS† and SAMUEL K. WASSER*

→1369 amostras de elefantes
→79 locais na África
→Marcadores:

16 locos microssatélites
DNA mitocondrial
Cromossomos Y


A
Estimated ancestry
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0.0
Forest habitat
Benin/Burkina Faso
CAR Gabamba
DRC-Uganda border
Savanna habitat
B
C
D
E
P (Forest | Data)> 0.95
P (Savanna | Data)> 0.95
P (Hybrid | Data)> 0.95

2. Mecanismos de Isolamento Reprodutivo

2.1 Mecanismos pré-zigóticos: impedem a fecundação e a formação do zigoto.

2.1.1 Isolamento ecológico ou por habitat

2.1.2 Isolamento sazonal ou temporal

2.1.2 Isolamento etológico ou sexual ou comportamental

2.1.3 Isolamento mecânico

2.1.4 Isolamento por polinizadores diferentes

2.1.5 Isolamento gamético

2. Mecanismos de Isolamento Reprodutivo

2.2 Mecanismos pós-zigóticos: a fecundação ocorre e zigotos híbridos são formados, mas estes são inviáveis, ou dão origem a híbridos fracos ou estéreis.

2.2.1 Inviabilidade do híbrido

2.2.2 Esterilidade do híbrido

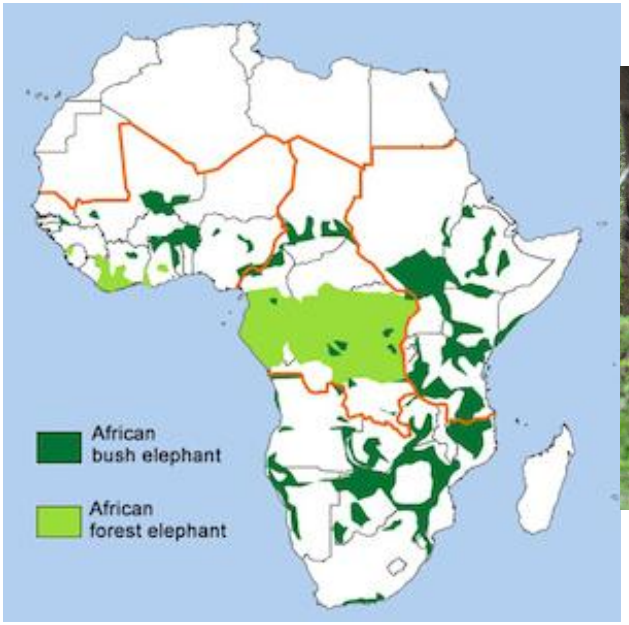
2.2.3 Desmoronamento do híbrido

2.1.1 Isolamento ecológico ou por habitat

-> Os membros de duas espécies semelhantes não se cruzam pelo fato de viverem em habitats diferentes, embora vivam na mesma região.

Ex: Elefantes da África (florestas vs savanas)

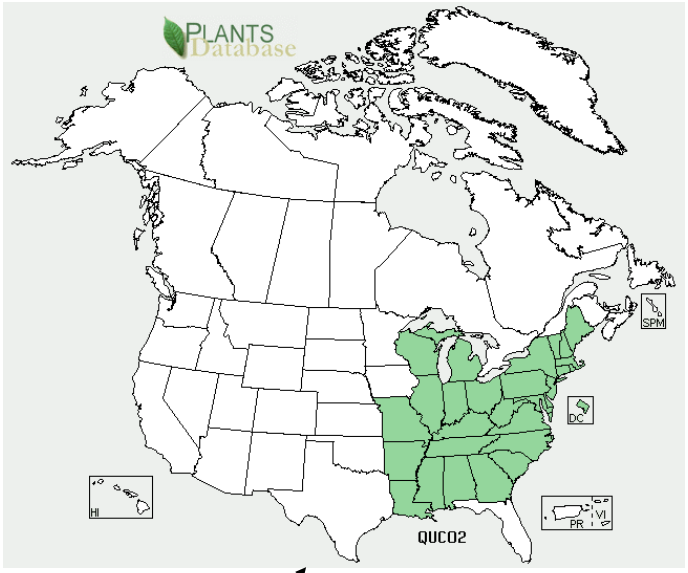
savanas



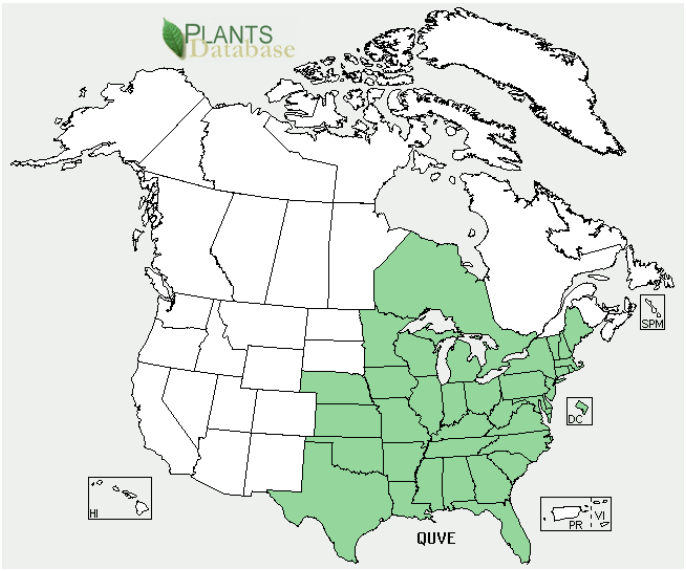
florestas

2.1.1 Isolamento ecológico ou por habitat

- Distribuição de carvalho nos EUA.



- *Quercus coccinae*



Quercus velutina

2.1.1 Isolamento ecológico ou por habitat

Q. coccinea -> solos ácidos, encharcados

Q. velutina -> solos secos, pH mais elevado

2.1.2 Isolamento sazonal ou temporal

-> Duas espécies semelhantes não se cruzam porque apresentam maturidade sexual em épocas diferentes.

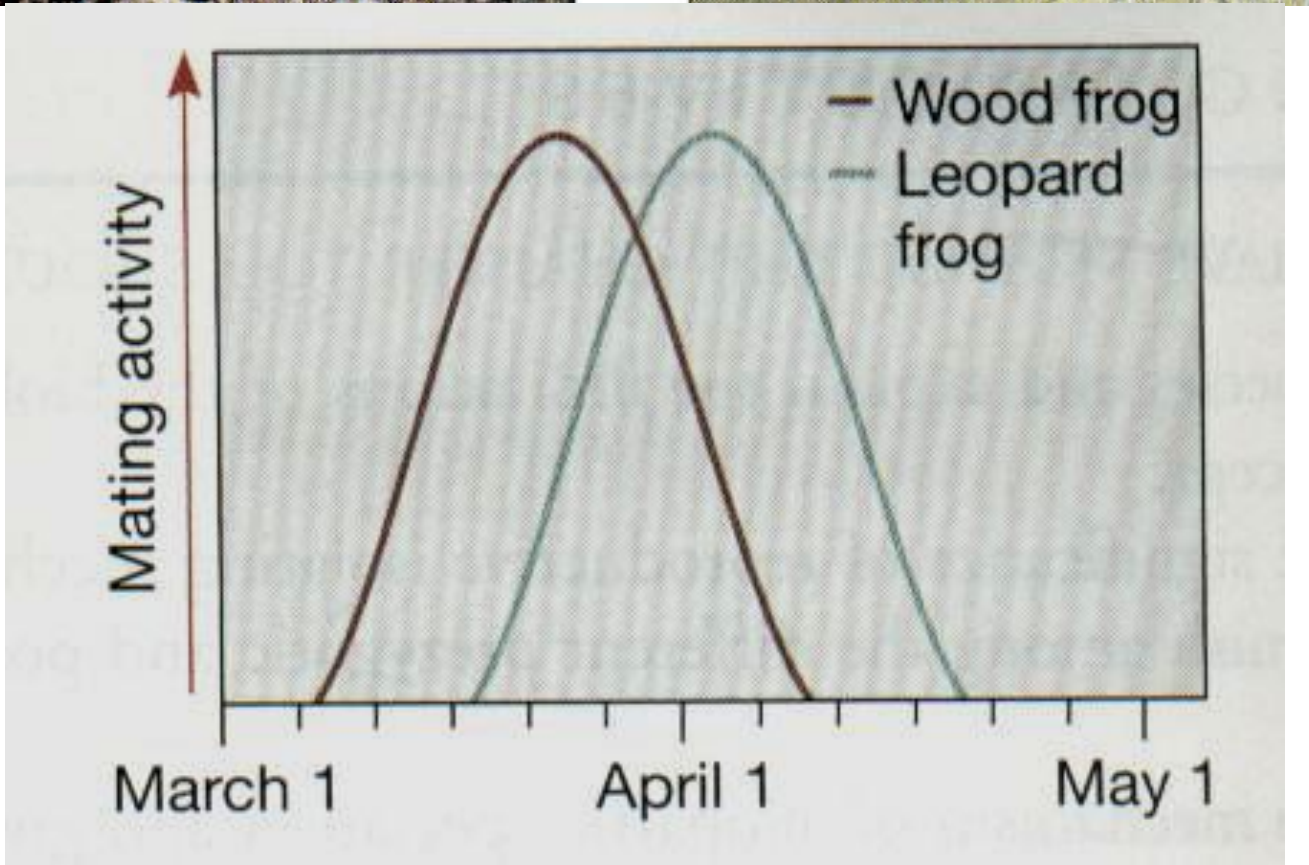
-> Duas espécie do gênero *Pinus* ocorrem em simpatria na costa central da California, mas estão isoladas reprodutivamente porque *P. radiata* floresce em fevereiro e *P. attenuata* floresce em fins de abril.

2.1.2 Isolamento sazonal ou estacional

-> Rãs que ocorrem na mesma região, leste do Canadá e Estados Unidos, mas:

-> (a) *Rana sylvatica* se acasala no final de março ou início de abril (temperatura da água ≅ 7,2°C),

-> (b) rã leopardo (*R. pipiens*) se acasala em meados de abril (temperatura da água ≅ 12,8°C).


Wood frog
Leopard frog
Mating activity
March 1
April 1
May 1

2.1.3 Isolamento etológico ou sexual

-> Espécies isoladas por comportamentos de corte diferentes e incompatíveis antes do acasalamento.

- Espécies de rã (*Rana sylvatica* e *R. pipiens*)

- Os machos possuem sons específicos que atraem as fêmeas somente da mesma espécie.

2.1.3 Isolamento etológico ou sexual

Cada espécie constrói seu ninho de forma a atrair as fêmeas de sua espécie, ou possui um comportamento de corte para atrair fêmeas de sua espécie.

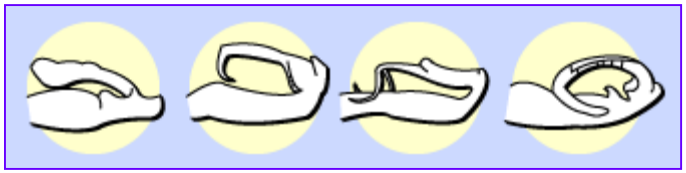
https://www.youtube.com/watch?v=v_BurGW2rPU

https://www.youtube.com/watch?v=W7QZnwKqopo

https://www.youtube.com/watch?v=E9tdloS_A-4

2.1.4 Isolamento mecânico

- Em animais, por diferenças de tamanho e forma dos órgãos genitais que impedem a cópula.



- Diferenças na morfologia floral são parcialmente responsáveis pelo isolamento reprodutivo dessas espécies de *Mimulus*.

2.1.5 Isolamento por polinizadores diferentes

Ex1: Espécies do mesmo gênero que florescem na mesma época mas são polinizadas por insetos diferentes que têm atividades diferentes -> um com hábito noturno e outro com hábito diurno.

Ex2: Espécies do mesmo gênero que florescem na mesma época mas são polinizadas por espécies que se atraem por diferentes odores

Ecology and Evolution. 2017;7:6023–6034.

DOI: 10.1002/ece3.3147

ORIGINAL RESEARCH

WILEY Ecology and Evolution Open Access

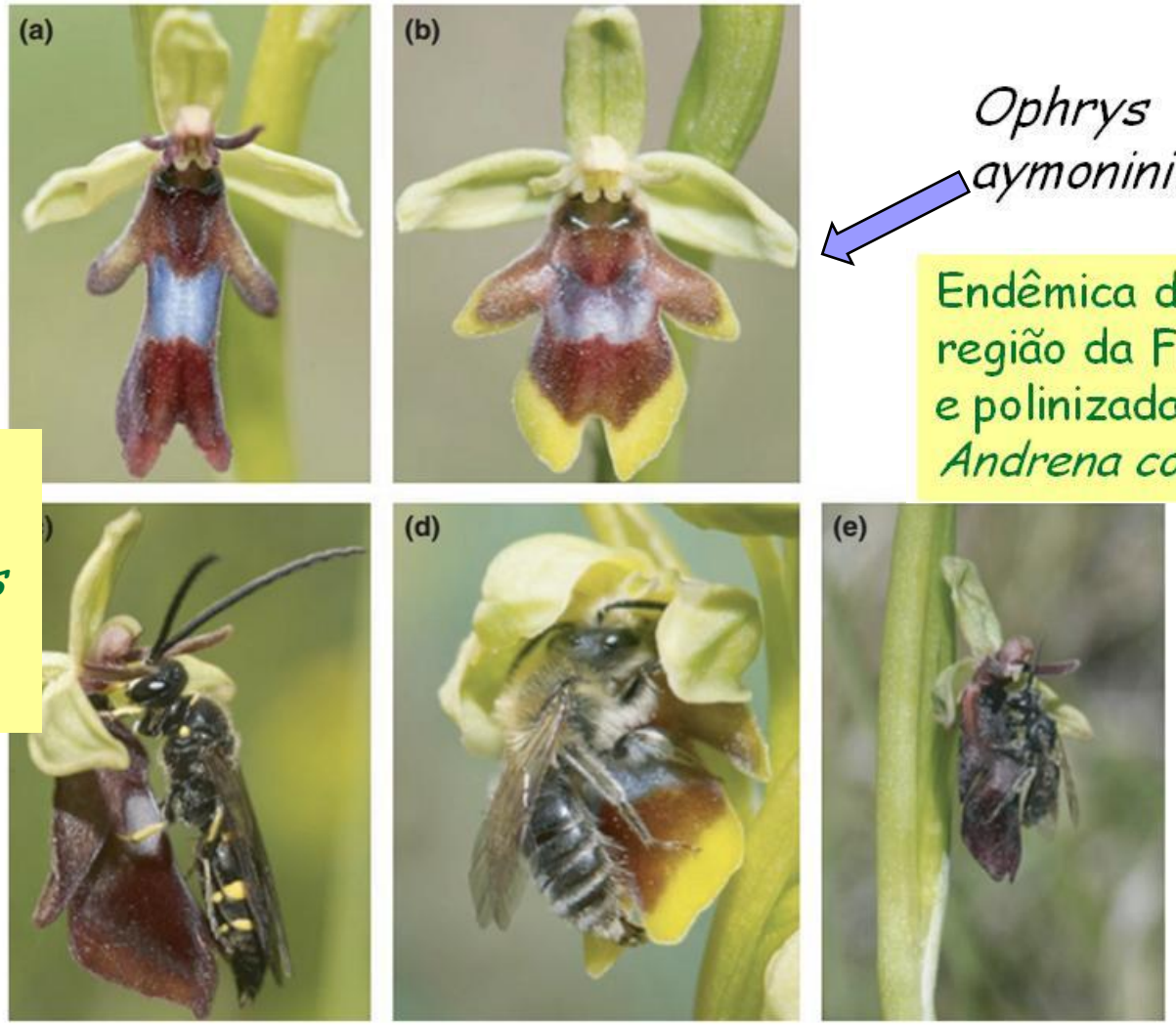
Floral scent and species divergence in a pair of sexually deceptive orchids

Daniel D. L. Gervasi[1] | Marc-Andre Selosse[2,3] | Mathieu Sauve[2] | Wittko Francke[4] | Nicolas J. Vereecken[5] | Salvatore Cozzolino[6] | Florian P. Schiestl[1]

Ecology and Evolution. 2017;7:6023–6034.

Ophrys insectifera

Ampla distribuição, polinizada pelas vespas *Argogorytes mystaceus* e *A. fargeii*

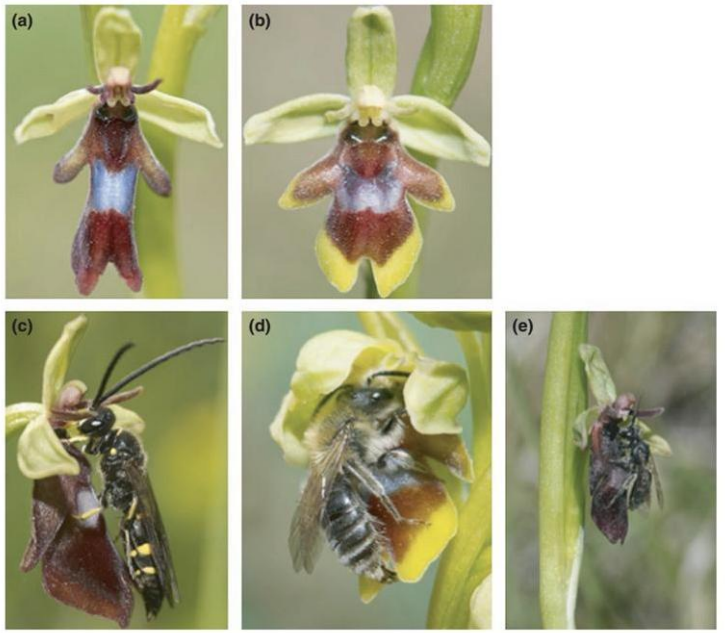


Ophrys aymoninii

Endêmica de uma região da França e polinizada por *Andrena combinata*

Ambas ocorrem em simpatria na França

Conclusões do estudo:



Embora ocorram em simpatria, ambas estão isoladas reprodutivamente.

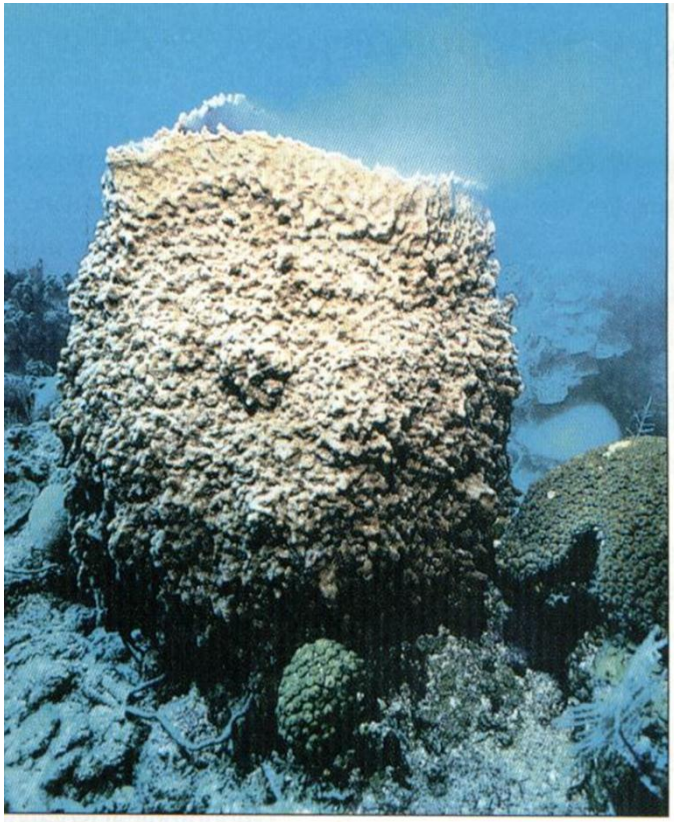
A única barreira ao fluxo gênico é o mecanismo pré-zigótico
→ Polinizadas por diferentes polinizadores

→ Função dos compostos presentes no néctar de cada espécie

→Não há outras barreiras (florescem na mesma época, produzem embriões viáveis quando polinizadas manualmente, etc..)

2.1.5 Isolamento gamético

- Diferenças químicas ou moleculares entre espécies causam o isolamento gamético, onde o ovo e o esperma de diferentes espécies são incompatíveis.



(*Xestonpongia nutz*)

- Esponja liberando uma nuvem de gametas na água. Se um desses gametas encontrar um gameta de outra espécie, não haverá união devido a diferenças bioquímicas.

2.2 Mecanismos de isolamento pós-zigóticos:

2.2.1 Inviabilidade do híbrido

2.2.2 Esterilidade do híbrido

2.2.3 Deterioração da geração F2

2.2 Mecanismos de Isolamento Pós-zigóticos

2.2.1 Inviabilidade do híbrido

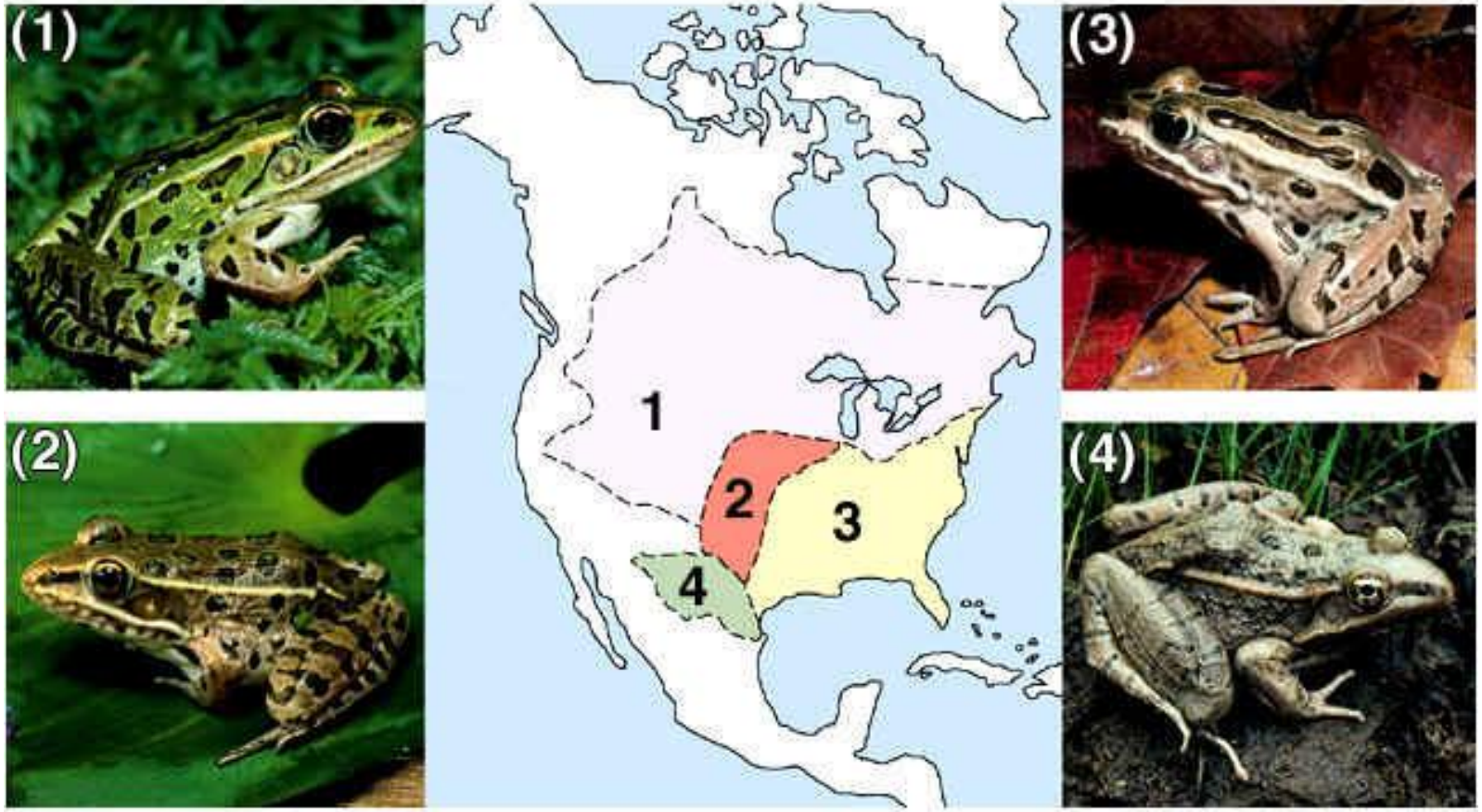
-> Os membros de duas espécies podem copular, o zigoto se forma, mas o embrião morre prematuramente, devido à incompatibilidade entre os genes maternos e paternos.

-> O F1 é inviável e será eliminado já antes do nascimento, ou então logo após o nascimento, por fraqueza, não se estabelecendo.

HYBRID INVIABILITY: When different species of irises are crossed, embryos often die before seeds are formed.

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Postzygotic Isolation in Leopard Frogs



1) *Rana pipiens*, 2) *R. blairi*, 3) *R. utricularia*, 4) *R. berlandieri* (embriões defeituosos)

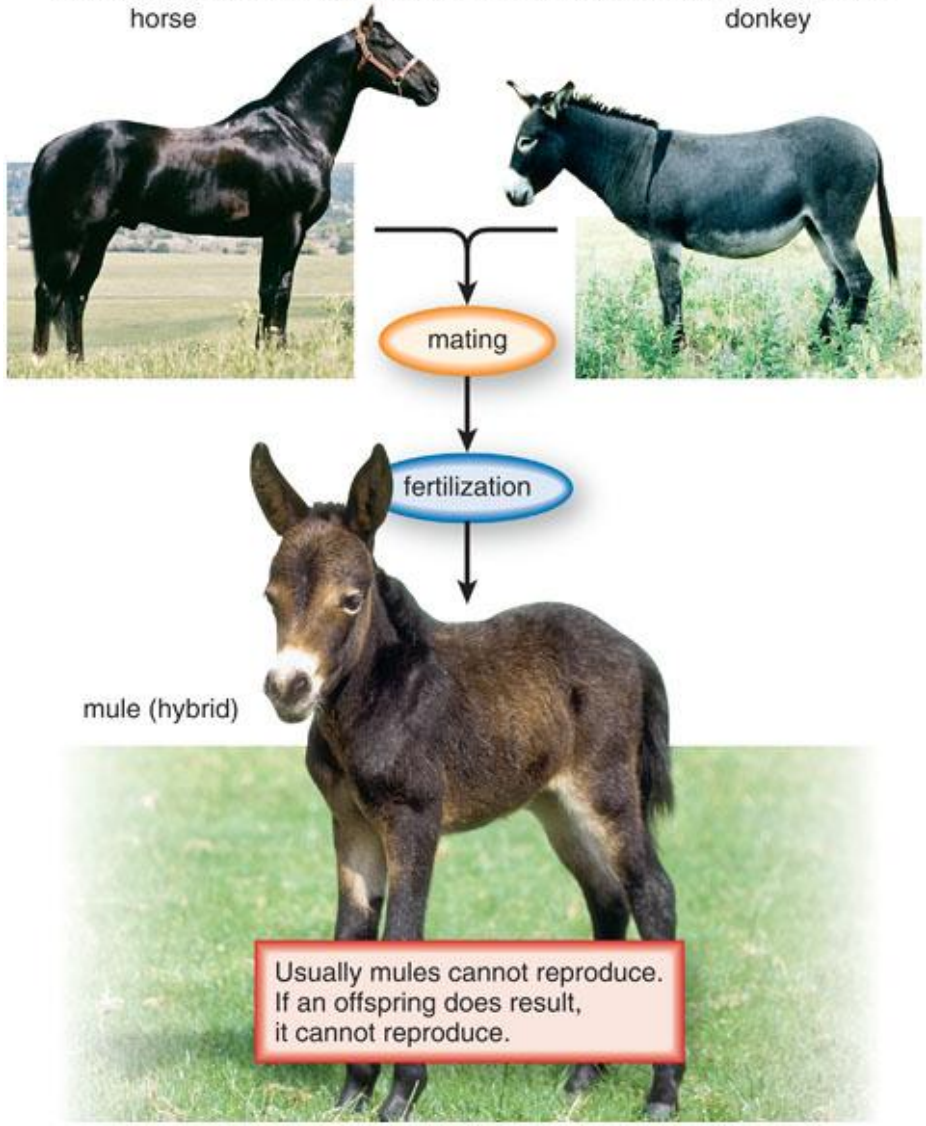
2.2.2 Esterilidade do híbrido

-> O híbrido entre duas espécies se forma, sendo até mais vigoroso do que os membros das espécies parentais, mas é estéril.

-> A esterilidade ocorre porque as gônadas se desenvolvem anormalmente ou porque a meiose é anormal.

Égua (2n=64)

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Jumento (2n=62)

Mula (2n = 63)

2.2.3 Desmoronamento do híbrido

-> A primeira geração de híbridos entre duas espécies (F1) é normal e fértil, porém seus filhos, a geração F2, são indivíduos fracos ou estéreis.

-> Devido à recombinação gênica incompatível, que ocorre na formação dos gametas que originam a geração F2.

FUKUOKA, S. & OKUNO, K. (1999)

Planta fraca do F2 (centro) observada na progênie do cruzamento entre Sasanishiki, um cultivar de arroz japones (esquerda) e o cultivar da Tailândia Col.No.15 (direita)

3. Considerações gerais sobre Mecanismos de Isolamento Reprodutivo

O isolamento reprodutivo entre espécies de plantas e animais geralmente não é fruto de um único mecanismo isolado, mas sim de várias barreiras tanto pré- como pós-zigóticas e suas complexas interações.

Ex: Espécies de rã (*Rana sylvatica* e *R. pipiens*)

Ex: *Drosophila pseudoobscura* e *D. persimilis*

Drosophila persimilis *Drosophila pseudoobscura*

-> populações isoladas por isolamento de habitat (ocorrem em ambientes diferentes);

-> por mecanismo temporal (atividade reprodutiva em épocas diferentes);

-> por isolamento de comportamento (o macho só fecunda as fêmeas da própria espécie);

-> isoladas também porque o híbrido entre elas é estéril;

-> quando o F1 é fértil ocorrem problemas no F2.

3. Considerações gerais sobre Mecanismos de Isolamento Reprodutivo

- De modo geral, os mecanismos pré-zigóticos são mais fracos no sentido de possibilitar a troca de genes e os mecanismos pós-zigóticos são os mecanismos efetivos, relacionados à esterilidade do híbrido.

- Tanto a seleção como a mutação podem desencadear os processos de mecanismos de isolamento e que podem levar no tempo à diferenciação de populações.

Referências bibliográficas:

Cap. 13 – Conceitos de espécie e variação intra-específica. In: Ridley, M. *Evolução*, 3ª ed., 2006.

Cap. 5 – O isolamento reprodutivo e a origem das espécies. In: Stebbins, G.L. *Processos de Evolução Orgânica*. 1970.

Cap. 15 – Species. In: Futuyma. *Evolution*. 2005.