Especiação espontânea em populações espacialmente distribuídas e padrões de diversidade

Elizabeth M. Baptestini
Marcus A. M. de Aguiar

A origem das espécies é um assunto que tem fascinado tanto os pesquisadores quanto o público em geral. Em 1859 Charles Darwin deu passo fundamental para a solução desse problema com a publicação de seu famoso livro *On the Origin of Species*. A descoberta dos mecanismos de transmissão hereditária de características por Gregor Mendel e os subsequentes desenvolvimentos da teoria genética impulsionaram esses estudos, levando à formulação de vários mecanismos de formação de espécies – conhecidos como *especiação*. Apesar de todos esses avanços, ainda não somos capazes de compreender totalmente a origem e a dinâmica da enorme diversidade biológica existente em nosso planeta. Neste trabalho, discutimos um novo modelo de especiação baseado em premissas biológicas realistas e capaz de gerar grupos genética e espacialmente isolados, a partir de uma população inicial de indivíduos geneticamente idênticos. A dinâmica é baseada em acasalamento seletivo determinado por afinidade genética e proximidade espacial. O modelo, que não inclui qualquer tipo de barreira geográfica, interação ecológica ou seleção natural, é capaz de gerar padrões de diversidade compatíveis com padrões observados em espécies reais.

Espéciation spontannée en populations distribuées dans l'espace et patrons de diversité

L'origine des espèces est un sujet qui a toujours fasciné les scientifiques aussi bien que le public en général. En 1859 Charles Darwin a franchi le pas pour la solution de ce problème avec la publication de son oeuvre majeure – *On the Origin of Species*. Aussi la découverte des mécanismes de transmission des caractéristiques héréditaires par Gregor Mendel, de même que le développement de la théorie génétique qui lui a survenu ont représenté un grand essor dans ce champs, aboutissant à la formulation de plusieurs mécanismes de formation d'espèces – connus par le concept d'*espéciation*. Malgré tout ce progrès scientifique, nous ne sommes pas encore capables de comprendre entièrement l'origine et la dynamique de l'énorme diversité existante sur la planète. Dans ce contexte cet article propose la discussion d'un nouveau modèle d'espéciation, fondé sur des premisses biologiques réalistes, capables d'engendrer des groupes génétiquement et spacialement isolés, à partir d'une population initiale d'individus identiques du point de vue génétique. La dynamique à son tour est fondée sur l'accouplement sélectif determiné par l'affinité génétique et la proximité spatiale. Le modèle – qui n'inclut aucun type de barrière géografique ni d'intération écologique ou de sélection naturelle – est capable de générer des patrons de diversité compatibles avec des patrons observés chez les espèces dans la nature.

Introdução

Em 2009 comemoramos os 150 anos da publicação do livro *A origem das Espécies* de Charles Darwin e muito se tem falado a respeito de teoria da evolução. A seleção natural, proposta por Darwin, age de tal forma que indivíduos com características favoráveis têm mais chances de sobreviver e reproduzir-se do que aqueles com características menos favoráveis. Dessa forma, características hereditárias favoráveis tornam-se mais comuns em gerações sucessivas de uma população, enquanto que as desfavoráveis tornam-se menos comuns. Um exemplo clássico de seleção natural é a evolução das baleias. É curioso imaginar um mamífero que vive na água e que precisa ir à superfície para respirar. Os ancestrais da baleia viviam na terra, e esses animais evoluíram para viverem em um ambiente marinho, provavelmente devido à abundância de alimentos nesse habitat. Para se adaptarem ao novo ambiente esses mamíferos passaram por mudanças notáveis, como por exemplo, seu nariz, que deixou de se localizar na face e foi para a parte superior da cabeça.

A formação de uma nova espécie, a *especiação*, pode implicar a transformação completa de uma espécie em outra, processo conhecido como *anagênese* – como no caso das baleias –, ou a divisão de uma espécie em outras, chamada de *cladogênese*. Neste trabalho vamos discutir um tipo particular de cladogênese em que uma única espécie ancestral se ramifica dando origem a outras espécies. Antes de falar sobre a especiação e como ela se dá vale a pena definir o conceito de *espécie*.

Podemos facilmente rotular um elefante e uma formiga como pertencentes a espécies diferentes, pois ambos pertencem a grupos com fronteiras claramente demarcadas. O reconhecimento dessas fronteiras muitas vezes é fácil, e conseguimos classificar como espécies diversos tipos de plantas e de animais, mas outras vezes os indivíduos de duas espécies possuem tantas características em comum que essa classificação torna-se muito difícil. No século XX, o grande evolucionista Enst Mayr propôs a seguinte definição: uma espécie é formada por um conjunto de indivíduos que são fisiologicamente capazes de, real ou potencialmente, cruzarem entre si e produzir descendentes férteis, encontrando-se isolados reprodutivamente de outros conjuntos semelhantes. O comportamento é a característica primária na determinação das fronteiras de uma espécie. Note que a

definição de Mayr não pode ser aplicada a organismos que se reproduzem assexuadamente, pois seus descendentes não são produzidos por cruzamento.

Descobrir quando e como uma nova espécie se desenvolveu é um desafio fascinante. A formação de uma nova espécie está associada diretamente a modificações do genoma de uma população. Quando existe livre fluxo de genes entre as várias populações de uma espécie, o conjunto genético formado pelos indivíduos mantém-se mais ou menos uniforme. No entanto, se o fluxo genético entre conjuntos de indivíduos for interrompido, essas subpopulações irão lentamente acumulando diferenças genéticas, por mutação, recombinação genética e seleção. As diferenças acumuladas podem levar a uma situação que já não permita o cruzamento entre indivíduos dessas populações. Nesse momento obtêm-se duas espécies diferentes, por isolamento reprodutivo. Uma vez formada a nova espécie, a divergência entre ela e a espécie ancestral torna-se praticamente irreversível e cada vez mais acentuada.

Tipos de especiação

A forma como o fluxo genético entre os grupos de indivíduos de uma mesma espécie torna-se restrito é o fator que irá determinar o tipo de especiação que eventualmente ocorrerá.[1] Por exemplo, se o fluxo genético é nulo temos a especiação alopátrica, em que grupos ficam isolados geograficamente, impedindo a troca genética pela reprodução sexual. No outro extremo temos a especiação simpátrica, em que o fluxo é total e mesmo assim surgem grupos que se tornam diferentes da espécie ancestral, formando então novas espécies. Especiações em que ocorrem fluxos genéticos parciais são chamadas peripátrica e parapátrica. Vamos falar com mais detalhes das especiações alopátrica e simpátrica.

[1] COYNE, Jerry A. & ORR, H. Allen. *Speciation*. Sunderland (MA): Sinauer Associates Inc., 2004.
GAVRILETS, Sergey; LI, Hai & VOSE, Michael D. Patterns of Parapatric Speciation. *Evolution*, 54:1126-1134, 2000.

Especiação alopátrica

É o modo mais conhecido de especiação. Primeiro, uma população se divide em subpopulações de forma a impedir o contato direto entre elas; a partir daí cada subpopulação passa por processos independentes de evolução, até se tornarem tão diferentes entre si que indivíduos de um grupo tornam-se incapazes de cruzar com indivíduos do outro grupo e deixar descendentes férteis. O isolamento de subpopulações pode ocorrer de diversas maneiras, através de mudanças climáticas ou pelo aparecimento de cadeias de montanhas ou rios.

Um exemplo clássico de especiação alopátrica aconteceu com os pássaros conhecidos como Tentilhões de Darwin, espécie encontrada pelo biólogo em Galápagos, durante a famosa viagem do navio Beagle. São aproximadamente 14 espécies de tentilhões vivendo nas diferentes ilhas no arquipélago de Galápagos. Darwin observou que, apesar da forte semelhança entre as várias espécies, cada uma possuía forma característica de bico, devido às diferenças de alimentação e hábitat ocupado por cada espécie. O isolamento nas ilhas impede a migração e o fluxo de genes entre as espécies, favorecendo a estabilização de características genéticas peculiares.

Especiação simpátrica

O grande evolucionista Ernst Mayr defendia que a especiação simpátrica só era possível teoricamente, mas não acontecia na natureza. Esse ponto de vista foi aceito durante muitos anos. Porém, tem crescido o número de evidências de que a especiação simpátrica pode ocorrer sob certas circunstâncias. Na especiação simpátrica, diferentes espécies surgem de uma população ancestral no mesmo espaço onde coabitam, através do processo de acasalamento seletivo. Embora existam evidências em insetos, peixes e aves, a especiação simpátrica tem sido difícil de quantificar empiricamente.

Um exemplo clássico de que – acredita-se – a especiação tenha ocorrido de forma simpátrica é o dos peixes ciclídeos.[2] Estudos feitos com 300 espécies de ciclídeos encontradas no Lago Vitória na África indicam existência de um mesmo ancestral, que teria vivido há aproximadamente 12,5 milhões anos atrás.

Um possível exemplo de especiação em curso é o que vem ocorrendo com uma espécie de pássaro em Camarões, na África.[3] Os pássaros dessa espécie colocam seus ovos nos ninhos de outras espécies de pássaros. Quando os filhotes tornam-se adultos, incorporam certas características, como o padrão de canto e outros hábitos, dos seus pais adotivos. Embora esses novos pássaros ainda possam acasalar entre si, já existem diferentes raças e as fêmeas, ao se acasalarem, têm preferência pelos machos com o mesmo padrão de canto que elas emitem.

Um novo mecanismo de especiação

Existem na natureza entre 10 e 100 milhões de espécies.[4] Essa incrível variedade nos leva a considerar que a alopatria talvez não seja o único mecanismo possível de

[2] SEEHAUSEN, Ole. *et al*. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455:620-626, 2008. KIRKPATRIC, Mark. Fish found in flagrant delicto. *Nature*, 408:289-299, 2000.

[3] PENNISI, Elizabeth. Speciation Standing In Place. *Science*, 331:1372-1374, 2006.

[4] MAY, R. How many species? *Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, 330:293-301, 1990; 345:13-20, 1994.

especiação. Em particular, a especiação simpátrica parece não ser tão rara como pensava Mayr.

Modelos de especiação simpátrica geralmente envolvem a segregação pela adaptação a nichos discretos ou a uma distribuição contínua de recursos, em que a seleção associa traços ecológicos a caracteres de acasalamento.[5] Em um trabalho recente,[6] que discutiremos aqui em detalhes, propusemos um modelo de especiação que não se baseia em suposições ecológicas, mas apenas na auto-organização da população em conjuntos reprodutivamente isolados devido ao acasalamento preferencial. Resumidamente, o processo ocorre da seguinte forma: consideramos uma população cujos membros são geneticamente idênticos e estão distribuídos de maneira uniforme no espaço. Com o passar das gerações, aparecem variações genéticas devido a mutações e recombinação. Durante a reprodução, a escolha de um parceiro para o acasalamento envolve uma distância espacial e uma distância genética entre indivíduos: o parceiro é selecionado aleatoriamente de uma região em torno do indivíduo que irá se acasalar, mas os dois genomas devem ser suficientemente similares para que a reprodução ocorra. O tamanho dessa região espacial e a máxima diferença genética para que a reprodução seja viável são parâmetros importantes do modelo. Mostramos que este acoplamento entre distâncias espaciais e genéticas pode levar à formação espontânea de domínios geográficos na população, bem como ao isolamento sexual de subpopulações no espaço dos genomas, apesar da ausência de barreiras, gradientes na distribuição de recursos ou seleção natural.

Um exemplo do mecanismo que consideramos nesse modelo ocorre com as "espécies em anel", em que as diferenças genéticas são progressivas ao longo de uma cadeia de indivíduos. Isso faz com que os indivíduos localizados nos extremos da população sejam diferentes a tal ponto que não possam mais se acasalar, como acontece com populações de *Phylloscopus trochiloides*.[7] Durante a última era glacial, quando a Sibéria se dividiu em pequenos focos de floresta, as populações dessa ave foram confinadas ao sul da área em que viviam anteriormente. Quando a floresta voltou a se expandir, as aves teriam seguido para o norte circundando o planalto tibetano por dois caminhos diferentes, pelo leste e pelo oeste. A partir da localização de um anel contínuo de populações de *Phylloscopus trochiloides* em torno do Planalto Tibetano, os cientistas descobriram variações graduais nos padrões de canto, na morfologia e nos marcadores genéticos de 15 populações da ave.

[5] BAPTESTINI, Elizabeth M.; AGUIAR, Marcus A. M. de; BOLNICK, Daniel & ARAÚJO, M. S. The shape of the competition and carrying capacity kernels affects the likelihood of disruptive selection. *Journal of Theoretical Biology*, 259:5-11, 2009.
DIECKMANN, Ulf & DOEBELI, Michael. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400:354-357, 1999.

[6] AGUIAR, M. A. M. de; BARANGER, M.; BAPTESTINI, E. M.; KAUFMAN, L. & BAR-YAM, Y. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, 460:384, 2009.

[7] IRWIN, Darren; BENSCH, Staffan & PRICE, Trevor D. Speciation in a ring. *Nature*, 409:333-337, 2001.
KLICKA, J. & ZINK, R. M. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277:1666-1669, 1997.

Descrição do modelo

Nosso modelo permite que uma população inicialmente homogênea se divida espontaneamente em grupos espacialmente e geneticamente isolados. Dois ingredientes que controlam o acasalamento são fundamentais para esse processo: a distância espacial S e a distância genética G entre os parceiros.

O parâmetro S restringe o acasalamento somente aos pares de indivíduos cuja distância espacial seja menor ou igual a S. Embora todos os indivíduos de uma mesma espécie possam acasalar entre si, lançamos a hipótese de que eles preferem fazê-lo com parceiros mais próximos. No entanto, o vínculo espacial, tão somente, não é capaz de bloquear o fluxo genético, pois dois indivíduos A e B, que estejam situados a uma distância maior do que S, podem trocar material genético via um indivíduo intermediário C, que esteja localizado a uma distância intermediária menor que S, entre A e B. No modelo, o espaço físico é descrito por uma rede bi-dimensional de tamanho $L \times L$ com condições periódicas de contorno, representando uma região espacial grande e sem barreiras. Os indivíduos são alocados nos sítios da rede. Embora cada sítio possa suportar mais de um indivíduo, em geral a densidade populacional nas nossas simulações é baixa, o que não acontece com frequência. Além disso, os filhos, ao nascerem, podem dispersar com taxa D e ocupar sítios vizinhos ao do pai, que morre para dar lugar ao filho. O número total de indivíduos na população é mantido constante.

A distância genética G é a diferença máxima permitida entre os genomas de dois indivíduos para que eles possam se acasalar. Ela permite que os indivíduos se reconheçam como sendo de uma mesma espécie e produzam descendentes férteis. A incompatibilidade genética entre dois indivíduos pode ser interpretada como a ineficiência do macho em atrair a fêmea (por serem diferentes), diferenças estruturais nos órgãos sexuais, dificuldade do esperma em fecundar o óvulo e, até mesmo, a produção de descendentes inviáveis.

Modelamos o genoma de cada indivíduo por uma sequência de B genes com dois alelos cada ou, posto de outra forma, com B loci onde cada locus pode assumir os valores 0 ou 1 (ou *a* e *A*, na linguagem genética usual). O número total de diferentes genomas é 2^B e a representação do genoma de um indivíduo i é dada por: $g^i = (\sigma_1^i, \sigma_2^i, \sigma_3^i, ..., \sigma_B^i)$, com $\sigma_k^i = 0$ ou 1. A distância entre os indivíduos i e j no

espaço dos genomas é definida como: $d_{ij} = \Sigma|\sigma_k^i - \sigma_k^j|$, que é o número de alelos diferentes em cada genoma.

Nós iniciamos as simulações com uma única espécie, na qual todos os indivíduos possuem genomas idênticos e estão distribuídos aleatoriamente no espaço. Todos os indivíduos da população têm uma chance de acasalar. No entanto, como não é comum na natureza que todos deixem descendentes, introduzimos uma probabilidade Q de que o indivíduo não se reproduza. Nesse caso, um indivíduo vizinho é escolhido para fazê-lo em seu lugar. Quando um indivíduo de fato é escolhido para se acasalar, observando-se os seguintes passos: primeiramente são selecionados todos os outros indivíduos que estejam dentro de seu raio espacial S e, dentre esses, os que possuem afinidade genética, isto é, todos os que possuem uma diferença genética $d \leq G$. Dentro desse conjunto é escolhido aleatoriamente um parceiro para a reprodução.

O fato de permitir que alguns indivíduos não se acasalem torna o modelo mais realista. Em populações naturais, indivíduos mais bem adaptados deixam mais descendentes. Como no caso do modelo não é possível distinguir quais os mais adaptados, isso é feito de maneira aleatória e o modelo é dito *neutro*.

Acontecendo, enfim, o acasalamento, o filho gerado ocupará sempre o lugar do primeiro indivíduo escolhido para acasalar e seu genoma será uma combinação do genoma dos pais. Dado que os genomas da "mãe" e do "pai" são respectivamente g^i e g^j, o genoma do filho é gerado por recombinação usando processos de crossover. No caso de usarmos apenas um crossover, escolhemos um ponto k para que ocorra a quebra do genoma em uma posição aleatória do genoma dos pais. Assim, temos a produção de dois novos genomas,

$$g^a = (\ \sigma_0^i\ ,...,\ \sigma_k^i\ ,\ \sigma_{k+1}^j\ ,...,\ \sigma_N^j\ )$$

$$g^b = (\ \sigma_0^j,...,\ \sigma_k^j\ ,\ \sigma_{k+1}^i\ ,...,\ \sigma_N^i)$$

onde cada locus tem ainda uma probabilidade ì de sofrer mutação. Um desses novos genomas é escolhido para ser o genoma do filho.

Nenhuma das restrições de acasalamento, espacial ou genética, leva sozinha à especiação. No entanto, quando ambas estão presentes, pode ocorrer especiação, dependendo dos valores de S e G e dos demais parâmetros, como densidade de indivíduos e taxa de mutação, conforme vemos na figura 1.

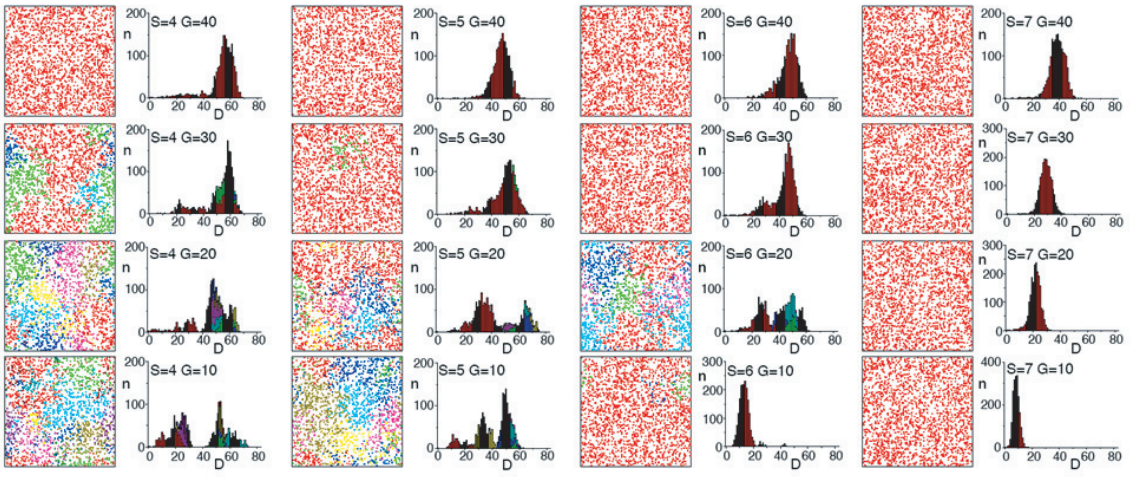

Figura 1: Populações após 1000 gerações para diferentes valores de S e G. Foram simulados 2000 indivíduos em uma rede espacial de tamanho 128 x 128 com taxa de mutação 0.001 e Q=0.3. Cada indivíduo é representado por um ponto e diferentes cores indicam diferentes espécies. Os histogramas mostram a distância genética de cada indivíduo da população em relação a um indivíduo de referência, escolhido ao acaso.

Em cada quadro, apresentamos a distribuição espacial dos indivíduos (pontos) pertencentes a cada espécie (representadas por cores diferentes) e o respectivo histograma no espaço dos genomas. Esses histogramas mostram a distância genética de todos os indivíduos em relação a um indivíduo de referência, escolhido aleatoriamente. Na figura correspondendo a S=6 e G=30, por exemplo, existe apenas uma espécie. No entanto, o histograma evidencia que há indivíduos dessa espécie com distância genética maior do que G=30 do indivíduo de referência. Isso acontece porque existem indivíduos com genonas intermediários que garantem o fluxo genético, mesmo que indireto, entre esses indivíduos. Nesse caso, a população constitui uma única espécie.

A dinâmica de especiação que ocorre no nosso modelo é ilustrada na figura 2. Após 400 gerações, a única espécie inicial se divide em duas e, a partir daí, novas espécies vão surgindo. Cada espécie é geneticamente isolada das outras. O número total de espécies varia ao longo do tempo, isto é, algumas delas com muitos indivíduos podem se dividir, enquanto que outras com poucos indivíduos podem ser extinguir. Apesar das espécies não serem homogeneamente distribuídas, elas tendem a ocupar diferentes regiões no espaço, com certa sobreposição em suas fronteiras. Os histogramas mostram para cada distribuição espacial a correspondente distribuição no espaço dos genomas.

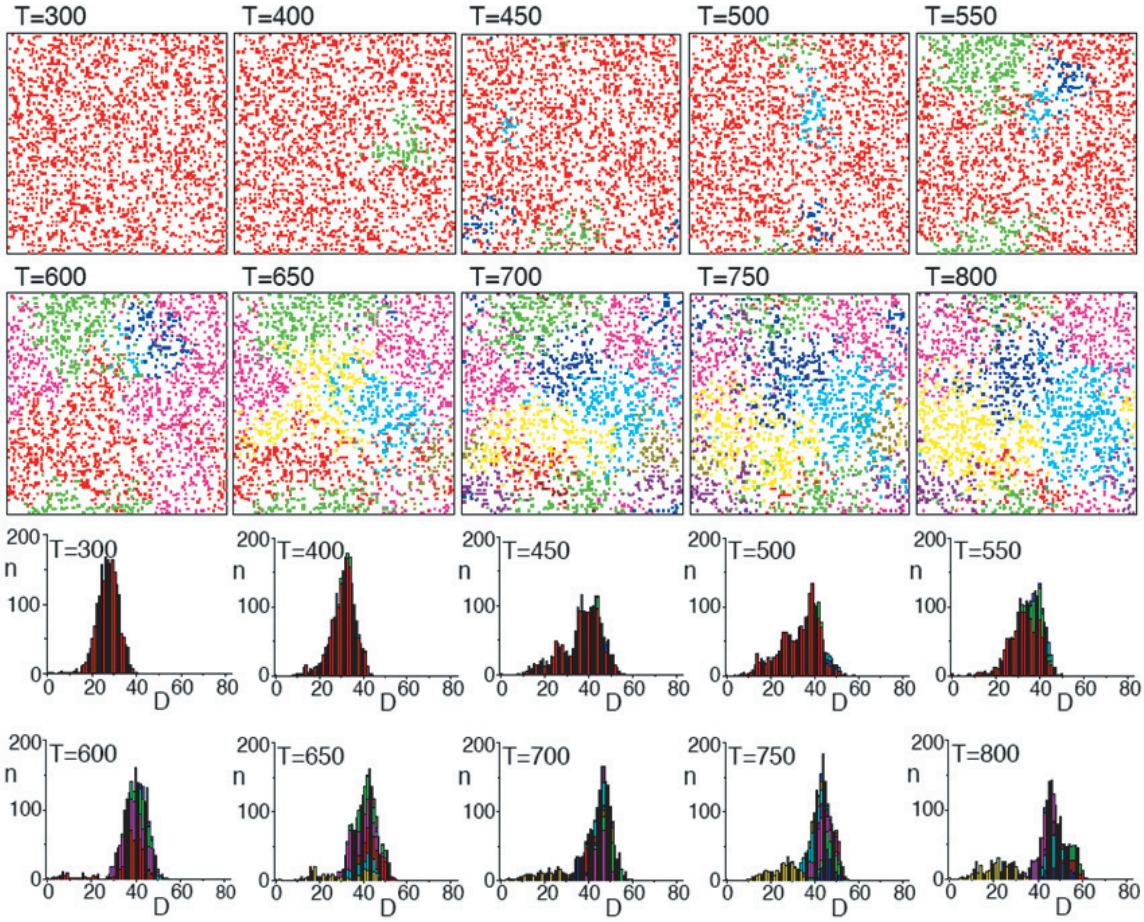

Figura 2: Evolução temporal de uma população para S=6 e G=20.

Esse modelo de especiação também nos permite obter padrões de abundâncias e diversidade. Nós observamos que os resultados que se verificam nas simulações são consistentes com o que tem sido observado na natureza. Ilustraremos aqui apenas as relações espécie-área (figura 3) e abundância-rank (figura 4).[8]

Na figura 3 apontamos o número de espécies em função da área amostrada em um gráfico log-log para S=5 e G=20 (pontos pretos, eixos de baixo e à esquerda). Verificamos um comportamento quase linear, característico de varias comunidades ecológicas.[9] Em vermelho, eixos à direita e acima, ficam evidentes dados de abundância de árvores no Panamá[10] para ilustrar o comportamento típico desse tipo de medida.

[8] Mais detalhes e comparações podem ser encontradas em AGUIAR, M. A. M. de. *et al. Op. cit.*

[9] ROSENZWEIG, M. L. Tempo and Mode of Speciation. *Science*, 277:1622-1623, 1997.

[10] D'ARCY, W. E. *Flora of Panama: Checklist and Index*. vols. 1-4. St. Louis: Missouri Botanical Garden, 1987. Plotted in Ref. 4.
VOLKOV, I.; BANAVAR, J. R.; HUBBELL, S. P. & MARITAN, A. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature*, 450:45, 2007.

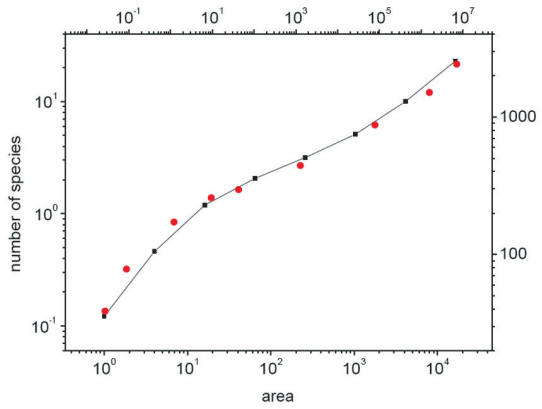

Figura 3: Número de espécies encontradas em função da área amostrada. Nesse caso, a simulação foi feita em uma rede 256 x 256, com 8.000 indivíduos, e S=5 e G=20 (pontos pretos). Os pontos vermelhos (eixos à direita e acima) são dados empíricos.[11]

[11] D'ARCY, W. E. *Op. cit.*

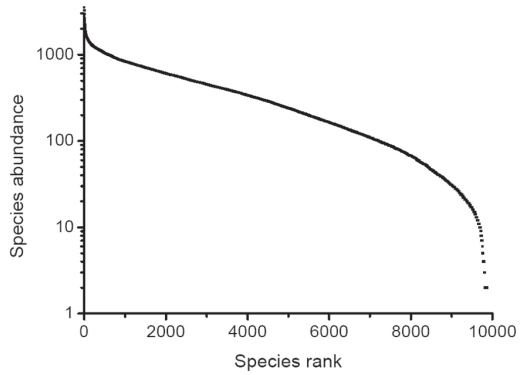

Figura 4: Número de indivíduos em função do rank da espécie (veja texto). Inset, curva contínua: árvores na ilha Barro Colorado, Panamá.

Na figura 4 graficamos cada espécie em função de seu *rank*, definido de forma que a espécie mais abundante tem rank=1, a segunda espécie mais abundante tem rank=2, e assim por diante. A curva em forma de *S* é novamente típica de várias comunidades ecológicas[12] e aparece também em nossas simulações. No inset (curva contínua), mostramos dados de árvores trópicas do Panamá.

Em resumo, procuramos mostrar que o mecanismo de especiação topopátrico leva a distribuições de abundância e diversidade compatíveis com as observadas na natureza. Comparações específicas evidenciam acordo excelente entre o modelo e dados observacionais. Embora o modelo seja neutro, sem seleção natural e sem barreiras geográficas, a presença desses fenômenos pode intensificar ainda mais o processo de especiação; e seus efeitos nas populações estão sob investigação no momento.

[12] HUBBELL, S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.

Elizabeth M. Baptestini é graduada e doutora em Física. Atualmente realiza pós-doutorado na Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.

betinha@ifi.unicamp.br

Marcus A. M. de Aguiar é graduado e doutor em Física, professor de Física na Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, e pequisador 1B do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

aguiar@ifi.unicamp.br