Dinâmica, estrutura e fragmentação de populações

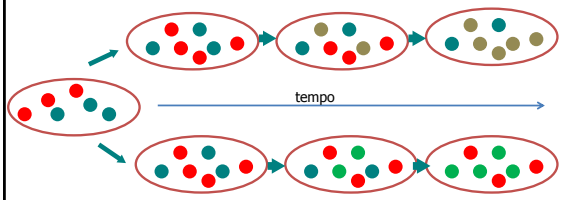
Diferenciação interpopulacional, fluxo gênico, fragmentação populacional e depressão exogâmica

Professores Fabrício R Santos
fsantos@icb.ufmg.br
Departamento de Biologia Geral, UFMG
2014

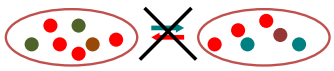
Diferenciação entre populações

- Medidas de diferenciação
- Padrões espaciais de estruturação
- Dinâmica do fluxo gênico
- Diferenciação adaptativa
- Especiação

Diferenciação de populações



Mutação



A mutação, apesar de ser baixa por cada posição nucleotídica por geração (~10^{-8}), pode levar à **diferenciação interpopulacional** em médio e longo prazos. Através de outros fatores como deriva genética e seleção, estes novos alelos podem alterar suas frequências nestas populações.

Deriva genética

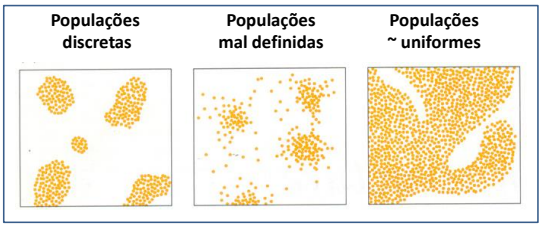
A deriva genética na ausência de migrações tende a aumentar as diferenças entre as populações separadas (principalmente pequenas), diferenças que também aumentam pelo acúmulo de mutações (e seleção) acelerando o processo de **diferenciação interpopulacional e especiação** (Ex: especiação em ilhas).
Apesar de aumentar a diferença entre as populações, a diversidade dentro de cada população é diminuída pelo efeito da deriva genética (a perda de diversidade por deriva é inevitável).

Fluxo gênico
(migrações)

O fluxo gênico tende a homogeneizar populações separadas que compartilharão mais variantes entre si, retardando o processo de **diferenciação populacional e possível especiação**.

Seleção Natural

A Seleção Natural na ausência de migrações tende a **aumentar as diferenças** entre as populações separadas que estejam em **ambientes diferentes (adaptação local).**
Caso haja a mesma pressão seletiva devido a ambientes iguais em que estejam estas populações, a seleção não deve afetar a **diferenciação interpopulacional**, que poderá se diferenciar somente devido ao acaso (mutações, deriva etc).



Estrutura populacional: distribuição espacial não totalmente casual de alelos e genótipos

Normalmente, as populações possuem um distribuição desigual e mal definida (acima), mas diferentes padrões são observados em cada espécie.

Diferenciação interpopulacional e Conservação

Dinâmica histórica do fluxo gênico

Fragmentação histórica e antrópica de ambientes - subdivisão de populações

Depressão Exogâmica (barreiras reprodutivas)

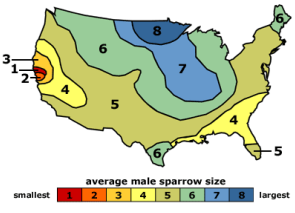
Variação geográfica intraespecífica

A divergência entre populações dentro da espécie pode ser o início da especiação

- Os padrões de variação geográfica observados podem ser gerados principalmente por deriva e seleção.
- **Clina**: gradiente contínuo de variação intraespecífica
  - O ambiente pode variar descontinuamente no espaço:
    - **Diferentes caracteres** podem estar adaptados a cada região
    - Uma clina pode ser também formada por **dispersão** e **fluxo gênico**

Diferenciação populacional

Pardais



Se o pardais estão nas Américas há 400 anos (ou ~400 gerações de pardais), isto equivaleria a 10.000 anos de evolução na espécie humana (tempo médio de geração = 25 anos). Divergência por deriva e processos de adaptação local explicam as diferenças interpopulacionais.

Fragmentação Populacional e Conservação

Fig. 17.3 Habitat fragmentation for the giant panda in China (after Lu et al. 2001).

Giant panda

Fragmentação de ambientes e de populações

Espécies possuem distribuição geralmente subdividida em populações, e conjunto de todas se chama Metapopulações.

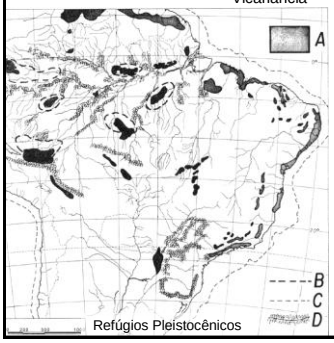
Diferentes espécies apresentam uma distribuição espacial das populações no ambiente que pode refletir:

- mobilidade e dispersão dos indivíduos da espécie
- dispersão associada a outra espécie (insetos-plantas)
- generalidade e flexibilidade adaptativa da espécie
- especialidade a um determinado microambiente ou nicho
- etc

A fragmentação dos ambientes leva ao rompimento do padrão de dispersão e fluxo gênico entre as populações.

Fragmentação populacional histórica

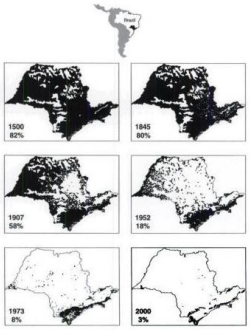
Vicariância



Inclui processos relacionados a movimentos tectônicos, orogenéticos, oscilações climáticas, retração e expansão de biomas, florestas, mudança de correntes marinhas, etc, que modulam a distribuição de diferentes táxons.

Tradicionalmente, a biogeografia histórica tenta correlacionar padrões de descontinuidade na distribuição de espécies e subespécies baseada nestes padrões vicariantes do passado.

Fragmentação populacional antropogênica



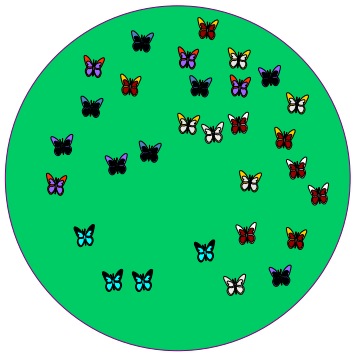
Floresta Atlântica em São Paulo

Inclui 2 processos:

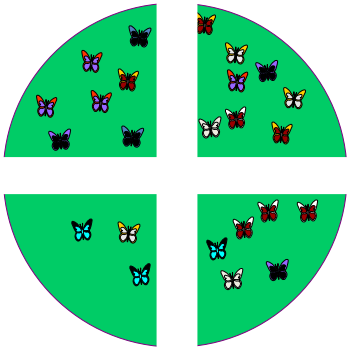
Redução na área total => desmatamento, drenagem de um lago, brejo etc.

Separação de áreas (subpopulações) => represamento de rios, desmatamento, construção de estradas, cidades, áreas de cultivo...

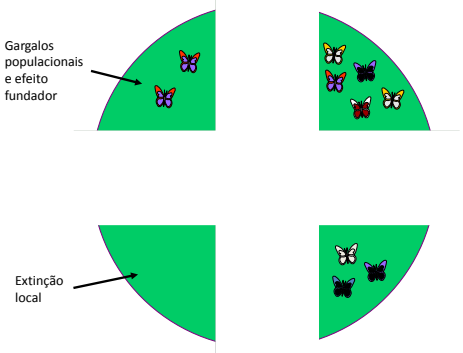
Fragmentação de ecossistemas



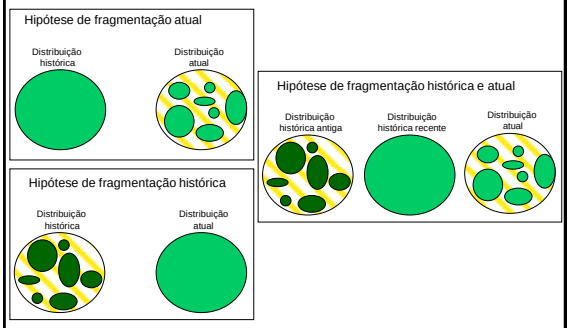
Fragmentação de ecossistemas



Fragmentação de ecossistemas



Distribuições históricas e atuais



Fragmentação populacional

Impacto da fragmentação e divergência entre os fragmentos depende:

Tamanho dos fragmentos
Tempo desde a fragmentação
Distância entre os fragmentos
Habilidade de dispersão das espécies
Taxas de migração (*m*) entre os fragmentos
Tempo que os fragmentos se mantiveram isolados no passado
Número de ciclos de retração e expansão de floresta/ambiente

O padrão de descontinuidade ou diminuição de diversidade pode ser explicado melhor por processos atuais (antropogênicos) ou vicariantes (históricos)?

Fragmentos populacionais isolados (Ilhas)

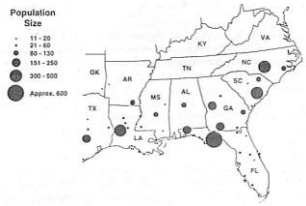
Cangurus de patas pretas do leste da Austrália

Locus	Allele	Mainland	Islands				
			Bl	Sl	Pl	Ml	Wl	Wel
Pa297	102	+	–	–	–	–	–	–
	106	+	–	–	–	–	–	–
	118	+	–	–	–	–	–	–
	120	–	–	–	+	–	–	–
	124	+	–	–	–	+	–	–
	128	+	–	+	–	–	+	+
	130	+	–	–	–	–	–	–
	136	+	+	–	–	–	–	–
Pa385	157	+	–	–	–	–	–	–
	159	+	–	–	+	–	+	+
	161	+	–	+	–	–	–	–
	163	+	–	–	–	+	–	–
	165	+	–	–	–	–	–	–
	173	–	+	–	–	–	–	–

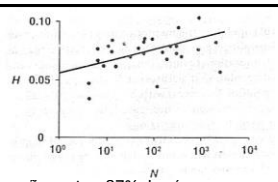
Deriva e aumento da divergência entre populações devido à fragmentação histórica

Relação com o tamanho dos fragmentos

Fragmentação causada por perda de habitat => subpopulações de vários tamanhos e com baixo fluxo gênico histórico entre elas



Pica-pau do sudeste dos EUA.

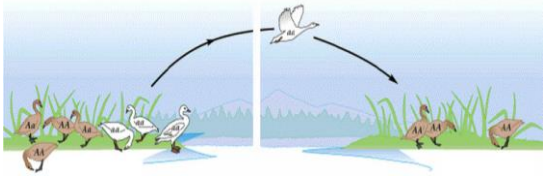


1989: furacão matou 87% das árvores que serviam de ninhos e 63% dos pássaros, resultando no declínio e perda de hábitat.

1992: população recuperada (33%) => instalação de cavidades para ninhos.

Fluxo gênico entre fragmentos

Migração reduz o impacto da fragmentação/subdivisão populacional



Fluxo gênico restrito => pode aumentar o risco de extinção em espécies que normalmente tinham muitas conexões entre suas diferentes subpopulações.

Populações isoladas x conectadas

Por que saber os limites entre populações importa para conservação?

A baixa conectividade entre populações ameaçadas aumenta:

o endocruzamento (endogamia intrapopulacional),

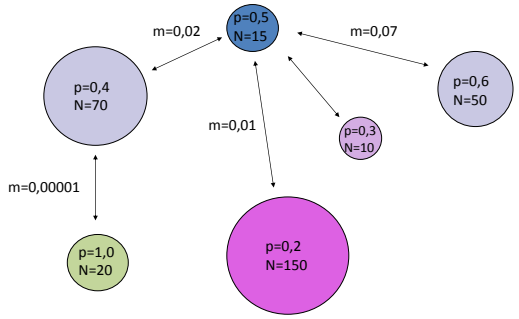
a possibilidade de adaptação local,

a diferenciação entre as populações,

possibilidade de ocorrer Depressão Exogâmica.

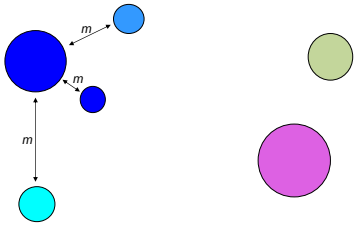
O nível de diferenciação genética gera dados suficientes para estimar o grau de conexão (fluxo gênico).

Estrutura em metapopulações: deriva dentro de populações, fluxo gênico (*m*) entre elas

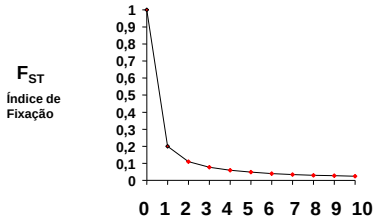


Deriva e migração (fluxo gênico) tem efeitos opostos

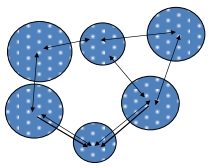
- Deriva torna populações diferentes
- Fluxo gênico (migração) torna populações homogêneas



F_{ST} e fluxo gênico

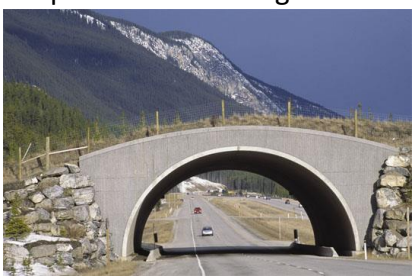


Diferenciação populacional sob deriva e fluxo gênico (migração: *m*) com diferentes N_e



- Se N_e e *m* são pequenos, diferenciação é grande.
- "Se há > 1 migrante per geração, populações não divergem muito."

Como fazer translocações ou promover o fluxo gênico?



Corredores artificiais

Medindo o fluxo gênico

O fluxo gênico (taxas de migração/número de migrantes) é muito difíceis de ser calculado na natureza (observação direta), por isto usamos estimativas de fluxo gênico baseadas no F_{ST}.

$$Nm = [1/F_{ST} - 1] / 4$$

Exemplo: F_{ST}= 0,078
Nm = [1/0,078 – 1] / 4
Nm = (12,82 – 1) / 4
Nm = 11,82 / 4 = 2,96

Esta estimativa é apenas válida em raras situações, geralmente não aplicável à maior parte das populações naturais

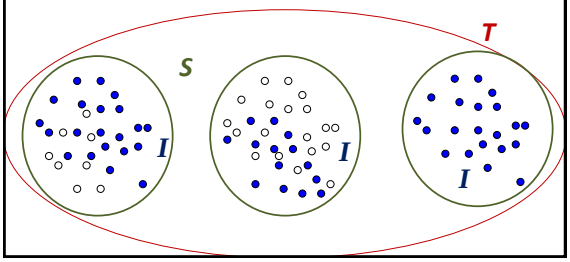
TABLE 5.1 ESTIMATES OF *Nm* AND $\hat{F}_{ST}$ (Nm estimated from private alleles)

Species	*Type of organism*	*Estimated* Nm	*Estimated* $\hat{F}_{ST}$
Stephanomeria exigua	Annual plant	1.4	0.152
Mytilus edulis	Mullusc	42.0	0.006
Drosophila willistoni	Insect	9.9	0.025
Drosophila pseudoobscura	Insect	1.0	0.200
Chanos chanos	Fish	4.2	0.056
Hyla regilla	Frog	1.4	0.152
Plethodon ouachitae	Salamander	2.1	0.106
Plethodon cinereus	Salamander	0.22	0.532
Plethodon dorsalis	Salamander	0.10	0.714
Batrachoseps pacifica ssp. 1	Salamander	0.64	0.281
Batrachoseps pacifica ssp. 2	Salamander	0.20	0.556
Batrachoseps campi	Salamander	0.16	0.610
Lacerta melisellensis	Lizard	1.9	0.116
Peromyscus californicus	Mouse	2.2	0.102
Peromyscus polionotus	Mouse	0.31	0.446
Thomomys bottae	Gopher	0.86	0.225

Source: Data from Slatkin 1985.

Estatística F (estimativa dos *Fst*)

- Quantificação da estruturação hierárquica da variação genética em populações (AMOVA é um teste análogo)
- Partição da variação em relação à População Total (***T***), entre Subpopulações (***S***) e entre Indivíduos (***I***)



Estatística F

Wright 1943

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$$

- F_{ST}: diferenciação genética entre subpopulações
- F_{IT}: desvio do EHW na população total
- F_{IS}: desvio do EHW dentro da subpopulação

A Estatística F clássica mede os desvios da H_e em diferentes níveis hierárquicos (Wright)

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T} \qquad F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S} \qquad F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T}$$

nas quais: H_T é a H média esperada para a população total; H_S é a H média esperada nas subpopulações e H_I é a H observada dentro de uma subpopulação

Duas populações

Subpop.	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	q

Em termos de diferenciação populacional (Fst), apenas a população 2 está estruturada

AMOVA (Análise de Variância Molecular)
análoga à estatística F de Wright

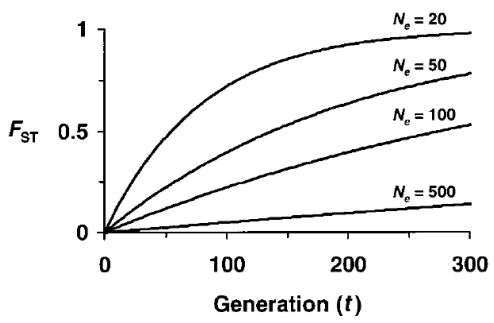
- Método para estimativa da diferenciação e estruturação populacional a partir de dados moleculares.
- Os componentes da variância são usados para calcular a Estatística ϕ, que é análoga à Estatística F de Seal Wright

$$\Phi_{ST} = (\sigma^2_a + \sigma^2_b)/\sigma^2_T$$

Análise de estruturação populacional com AMOVA

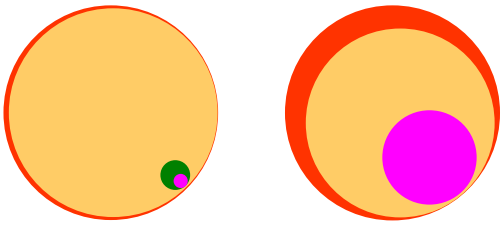
- Permite detectar agrupamentos de populações conectadas (geografia, nicho, comportamento, etc).
- Permite quantificar o porcentual de variação genética hierarquicamente: que se distribui dentro e entre populações, e entre agrupamentos de populações.

Aumento da diferenciação (Fst) com o tempo em diferentes N_e



Estrutura hierárquica da variação no **homem**

Estrutura hierárquica da variação no **chimpanzé**



variação genética entre:
Indivíduos
Populações
"Raças" ou Subespécies

Bradypus torquatus

Em perigo de extinção – IUCN

Alta estruturação populacional entre remanescentes da Mata Atlântica na BA, ES e RJ

Table 3 – Population pairwise Φ_{PT} and significance ($p < 0.01$) of associated p-values () calculated by Arlequin (10–100 permutations) for HVI (below diagonal) and COI (above diagonal) data sets

	ES highland	ES lowland	BA northeast	BA southeast	RJ
ES highland		0.00000	1.00000*	0.99779*	1.00000*
ES lowland	0.02323		1.00000*	0.99634*	1.00000*
BA northeast	0.99114*	1.00000*		0.93320*	1.00000*
BA southeast	0.98175*	0.98492*	0.91857*		0.99297*
RJ	0.96054*	1.00000*	1.00000*	0.97870*	

Distance method: Tamura & Nei.

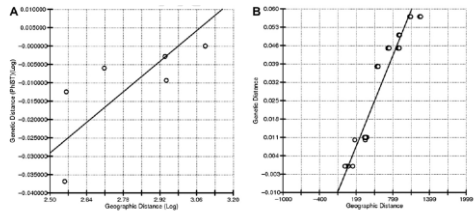
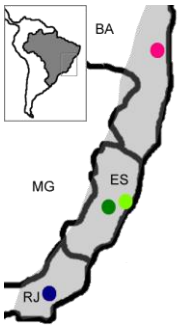


Fig. 4 – Reduced Mayor Axis (RMA) regression showing the slope and intercept for the correlation between geographic and genetic distances calculated considering populations as samples belonging to the same state (A) and considering all municipalities sampled as different populations (B). The mantel test found a significant correlation only in case B.

Lara-Ruiz et al. 2008 Biol.Cons.

3 populações muito distintas: BA , ES e RJ



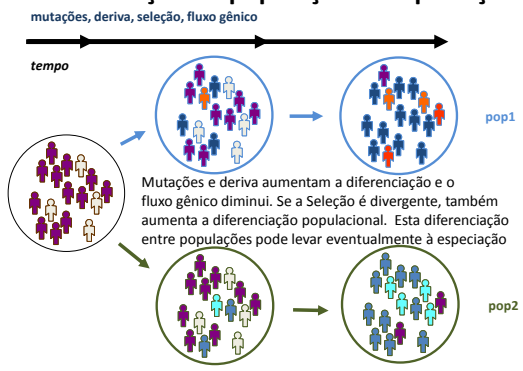
AMOVA

Fonte da variação	% da variação total
Entre estados	96,4
Entre populações do ES	0,16
Entre indivíduos dentro das 4 populações	3,44

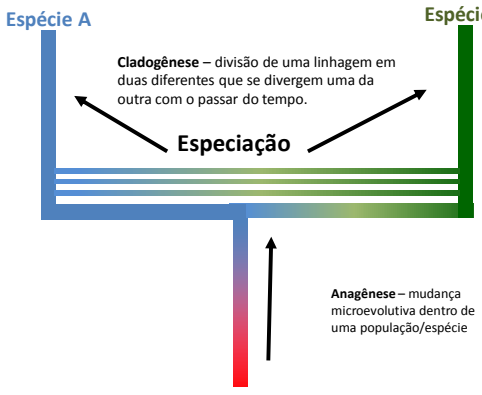
Índice de diferenciação entre populações

$\Phi_{ST} = 0{,}966$

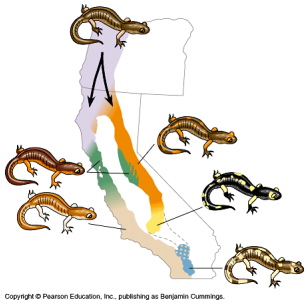
Diferenciação de populações e especiação



Mutações e deriva aumentam a diferenciação e o fluxo gênico diminui. Se a Seleção é divergente, também aumenta a diferenciação populacional. Esta diferenciação entre populações pode levar eventualmente à especiação



Fluxo gênico x especiação



As 19 populações da salamandra *Ensatina eschscholtzii* se distribuem ao redor das montanhas na Califórnia (EUA), onde intercruzam com suas vizinhas, mas as duas populações nos dois extremos da distribuição ao sul são isoladas reprodutivamente.

Espécie com distribuição em anel

Diferenciação interpopulacional e isolamento reprodutivo

- Na restrição ou ausência de fluxo gênico, existe uma tendência das populações à divergência genética que pode resultar no aparecimento de barreiras reprodutivas.
- Estas barreiras se manifestam muitas vezes como problemas de viabilidade da prole, resultando no fenômeno da **depressão exogâmica**.

Depressão exogâmica

Redução no sucesso reprodutivo ou viabilidade dos indivíduos observados na prole da F1 ou gerações subsequentes, entre indivíduos da mesma espécie, de distintas populações.

Ex: Reintrodução do Íbex nas montanhas Tatra (Rep. Tcheca)

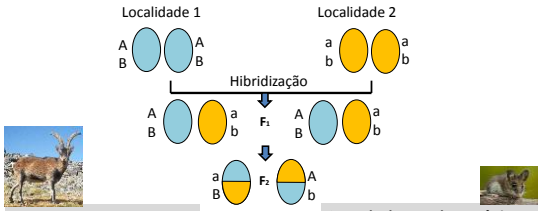
Após extinção local, indivíduos da mesma subespécie vindos dos Alpes austríacos foram translocados. Posteriormente, foram adicionados animais da Turquia e do Sinai, adaptados ao deserto, o que levou esta população à extinção.
Causa: depressão exogâmica por rompimento do ciclo reprodutivo, já que os híbridos mal adaptados tinham filhotes em fevereiro, o mês mais frio, o que aumentou muito a mortalidade.

Causas da depressão exogâmica

1 Adaptação local - interação genótipo x ambiente:
conjunto de adaptações restritas de determinadas populações em seus ambientes.
Híbridos podem ter combinações alélicas que não sejam adaptadas ao ambiente onde estes se encontram. Ex: Ibex da Rep. Tcheca

2 Coadaptação gênica- interações epistáticas:
combinações gênicas (alelos de vários genes que interagem) e de estruturas cromossômicas em uma população que produzem efeitos favoráveis (coadaptados).
Híbridos podem ter combinações cromossômicas e alélicas deletérias. Ex: Peromyscus polionotes (roedor dos E.U.A.)

Depressão exogâmica



1. Perda de adaptação local
Híbridos expressam fenótipos não adaptados aos ambientes das populações parentais.

2. Perda de complexos gênicos coadaptados
Loci com combinações alélicas de diferentes populações resultam em menor valor adaptativo populacional.

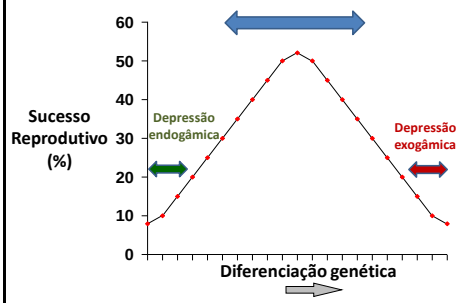
Depressão Endogâmica
cavalo de Przewalski

Extinto na natureza, foi reintroduzido na Mongólia através de espécimes de cativeiro.

Todos cavalos de Przewalski atuais na Mongólia derivam de apenas 13 indivíduos fundadores (um destes era uma fêmea de uma raça doméstica).

Havia uma alta mortalidade associada com a **depressão endogâmica**: expressão de características deletérias recessivas.

Intercruzamentos "ótimos"



Análises de N_e, endogamia, fluxo gênico e estruturação populacional

- Arlequin
- GenePop
- SAMOVA
- AIS
- Structure
- BAPS
- TESS
- GeneLand etc