

Εξελικτική Βιολογία

Ειδογένεση

Αριστοτέλης Παπαγεωργίου, Τμ. ΜΒΓ ΔΠΘ, aparage@mbg.duth.gr

Ειδογένεση

Τι είναι ένα είδος;

(A)



(B)



(C)



(A)



(B)



(C)



FIGURE 9.2 Can you distinguish the species? (A, B) Gray and rufous morphs of the eastern screech owl (*Megascops asio*). (C) The western screech owl (*Megascops kennicottii*).

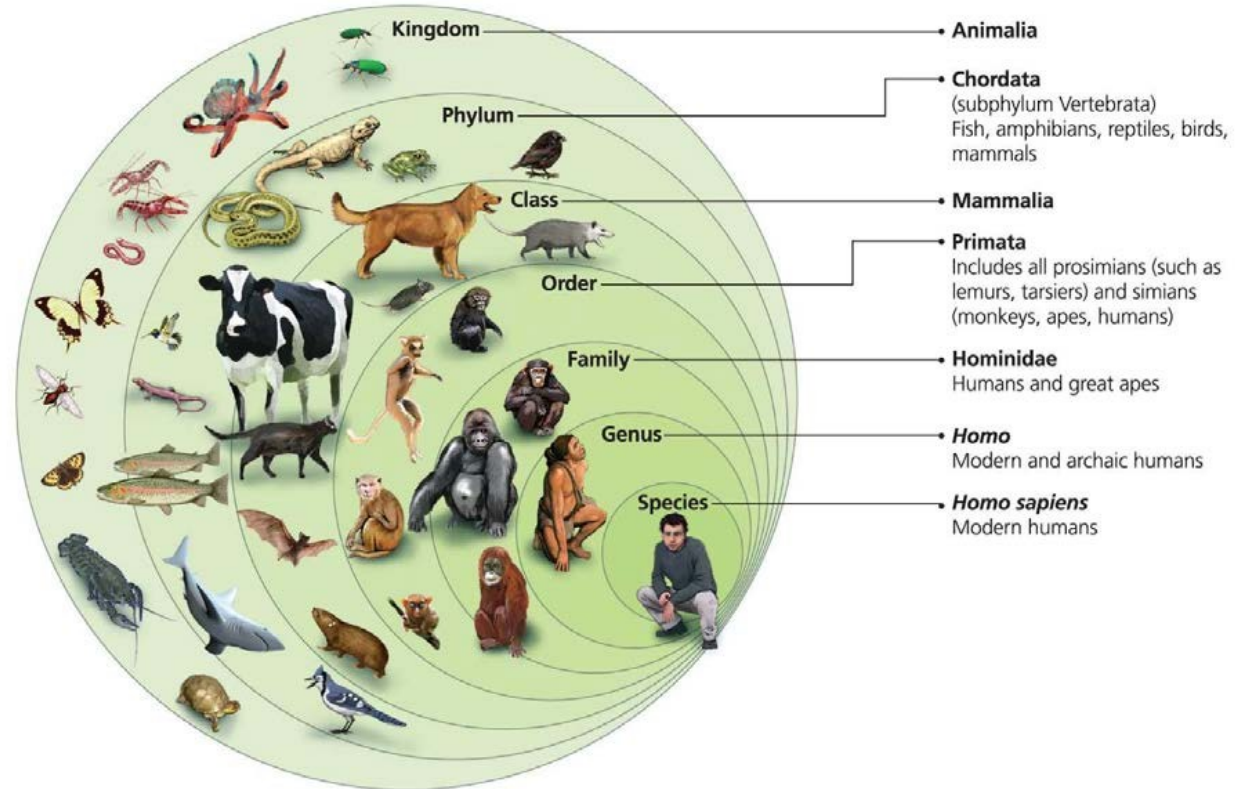
Carolus Linnaeus

Carolus Linnaeus (1707–78)



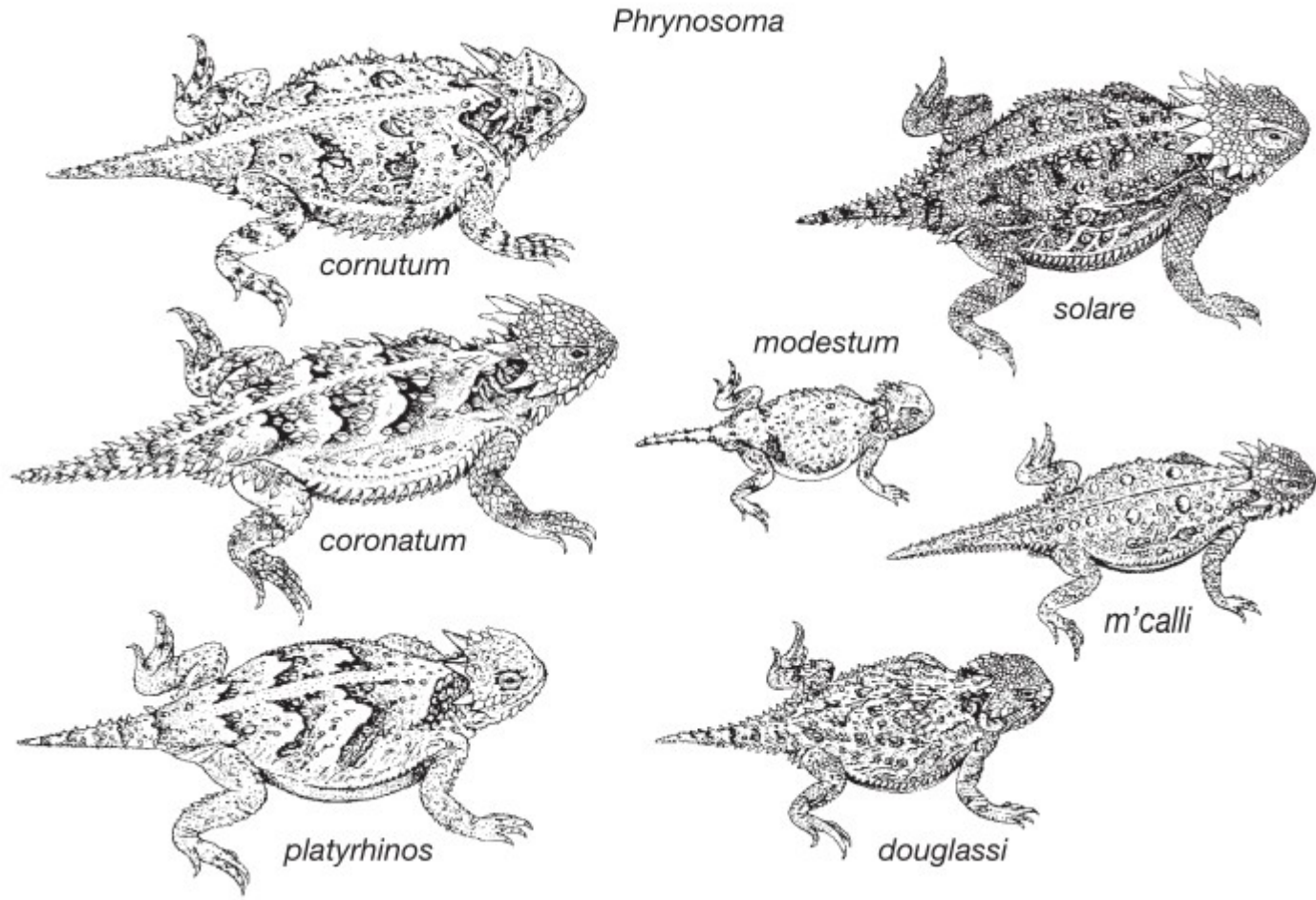
Hirarchivum Press / Alamy Stock Photo

Ένα είδος είναι μια διακριτή ομάδα οργανισμών



Zimmer/Emlen, *Evolution: Making Sense of Life*, 3e, © 2020 W. H. Freeman and Company

Μορφολογικός διαχωρισμός ειδών



Αυτά τα επτά είδη κερασφόρων σαυρών (*Phrynosoma*) από τη ΒΔ Αμερική μπορούν να διακριθούν μέσα από διαφορές στον αριθμό, το μέγεθος και τη διάταξη των κεράτων και των φολίδων, καθώς και από το μέγεθος και τις αναλογίες του σώματος, το χρωματικό σχέδιο και το περιβάλλον

Ο διαχωρισμός τους είναι πολύ δύσκολος

Προβλήματα της κλασικής ταξινομικής

Carolus Linnaeus (1707–78)

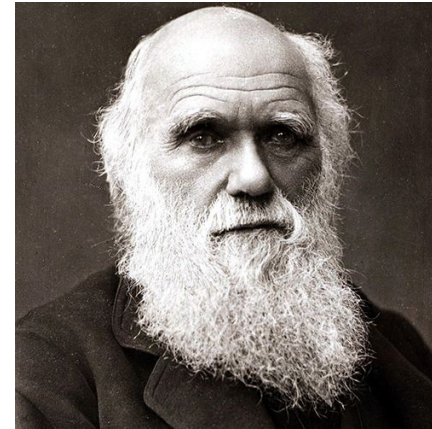


Hirarchivum Press / Alamy Stock Photo

Πολλά είδη σχηματίζουν υβρίδια
Μεγάλη ποικιλομορφία μέσα στα είδη

Δεν υπάρχει εξελικτικό σενάριο

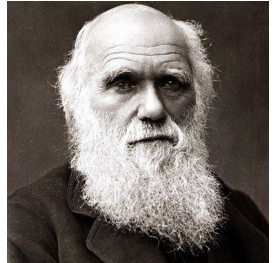
Ο Darwin ήταν ιδιαίτερα επικριτικός απέναντι στην
κλασική ταξινομική



Charles Darwin (1809–1882)

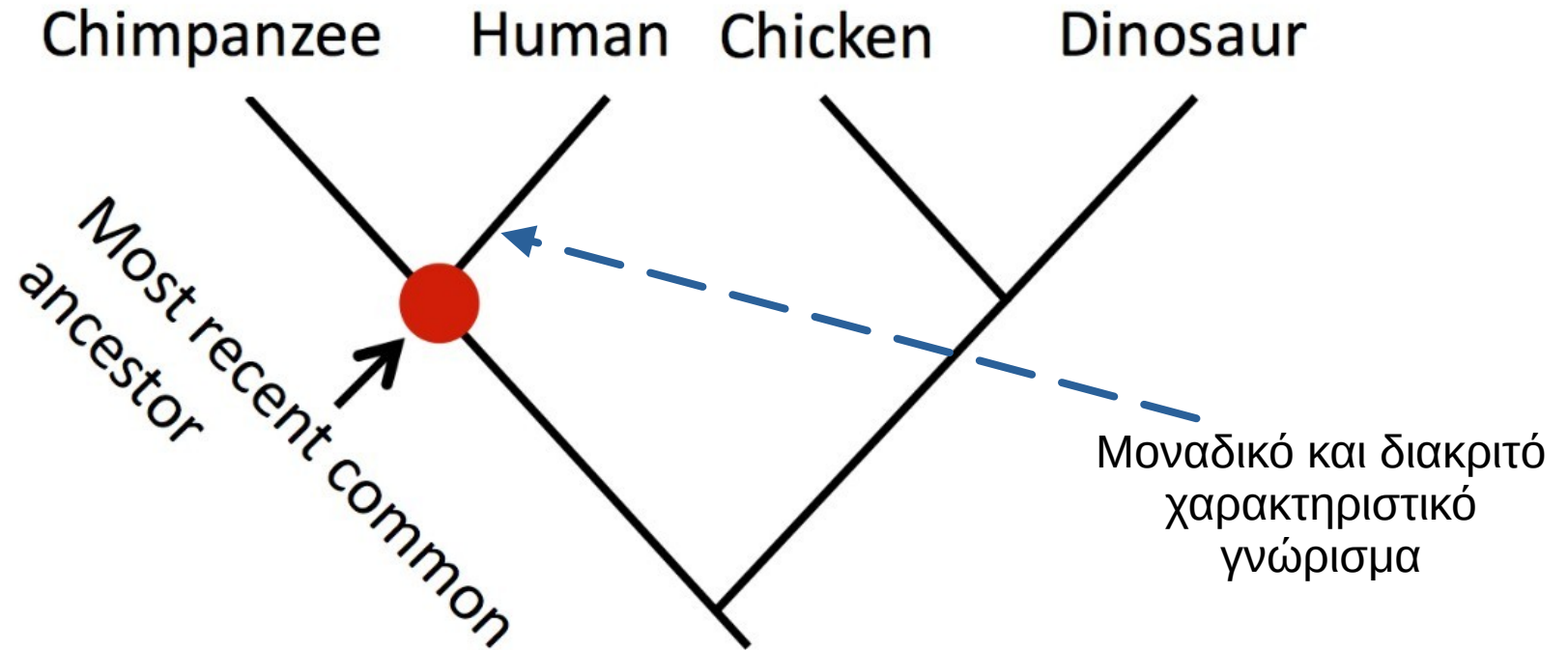
Φυλογενετικός ορισμός του είδους

- Το είδος πρέπει να είναι προϊόν της εξέλιξης
- Πολλές διαφορετικές προσεγγίσεις
 - Απολιθώματα και ανατομικές διαφορές
 - Φυλογενετικές διαφορές βασισμένες σε μοριακούς δείκτες και αλληλουχίες
 - *“A species is the smallest aggregation of populations that can be diagnosed by a unique combination of character states”*
- **Φυλογενετική προσέγγιση:** ένα είδος είναι η μικρότερη δυνατή ομάδα, της οποίας τα μέλη κατάγονται από έναν κοινό πρόγονο και όλα διαθέτουν διακριτά χαρακτηριστικά σε σχέση με άλλες ομάδες

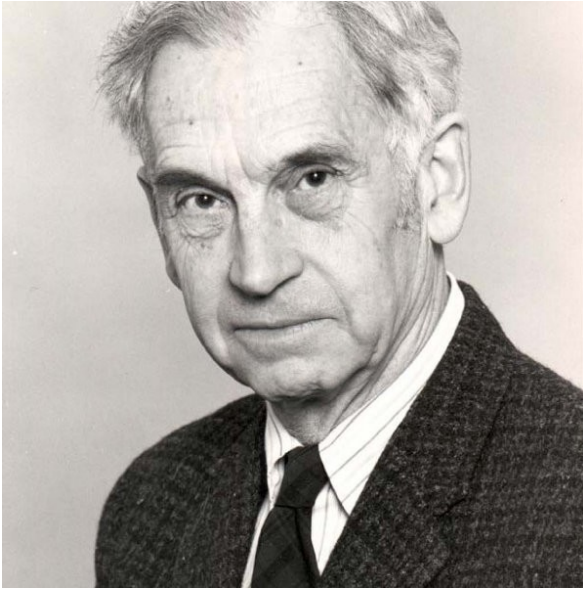


Charles Darwin (1809–1882)

Φυλογενετική προσέγγιση στα είδη



Η έννοια του βιολογικού είδους



Ernst Mayr (1904 - 2005)

Είδος είναι μια ομάδα πληθυσμών που μπορούν και έχουν αναπαραγωγική σχέση μεταξύ τους και είναι αναπαραγωγικά απομονωμένοι από άλλες ομάδες

Η έμφαση δίνεται στον αναπαραγωγικό διαχωρισμό ανάμεσα σε διαφορετικά είδη

Ο διαχωρισμός δεν είναι ανάγκη να είναι απόλυτος και ο μη σχηματισμός βιώσιμου υβριδίου δεν είναι το μόνο στοιχείο που διαχωρίζει τα είδη μεταξύ τους

Ο ορισμός του βιολογικού είδους έχει βρει μεγάλη εφαρμογή

Περιορισμοί του ορισμού του βιολογικού είδους:

- Γεωγραφικά διαχωρισμένα είδη
- Αφυλετικοί οργανισμοί
- Εξαφανισμένα είδη



Pygmy nuthatch

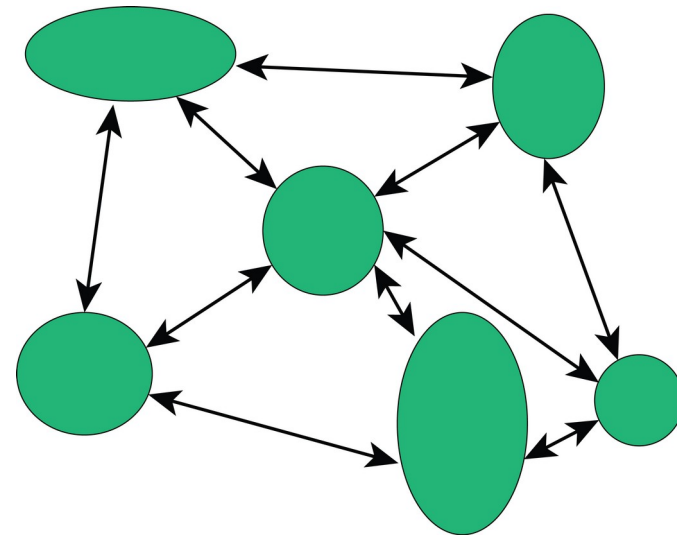


Brown-headed nuthatch

FIGURE 9.3 The geographic ranges of the pygmy nuthatch (*Sitta pygmaea*, left), in western North America, and of the brown-headed nuthatch (*Sitta pusilla*, right), in the southeastern United States, are separated by hundreds of miles in which neither bird occurs. They differ in voice and subtly in color pattern. It is difficult to tell if they are different biological species.

Η έννοια της γραμμής καταγωγής

- Ένας **μεταπληθυσμός** (metapopulation) είναι μία ομάδα πληθυσμών που είναι γεωγραφικά διαχωρισμένοι μεταξύ τους, αλλά βρίσκονται σε αναπαραγωγική σύνδεση
 - Ανταλλάσσουν αλληλόμορφα μέσα από ροή γονιδίων
- Ένα **είδος** είναι ένας μεταπληθυσμός με ικανή ροή γονιδίων ώστε να αποτελεί μία **γονιδιακή δεξαμενή** (gene pool) και έτσι να αποτελεί μία εξελικτική **γραμμή καταγωγής** (lineage)



Ποιος ορισμός είναι ο κατάλληλος;

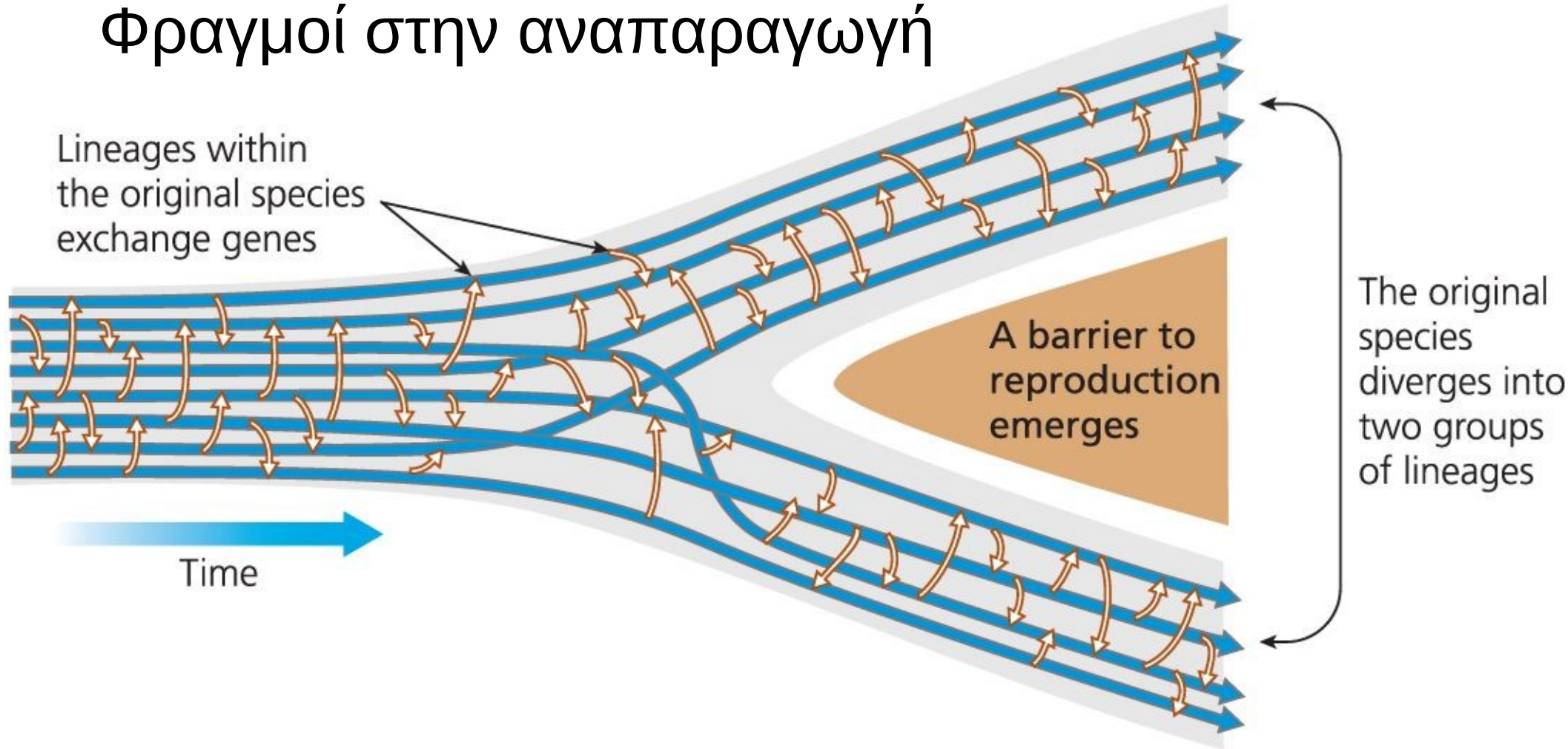
- Κάθε ορισμός δείχνει μια διαφορετική προσέγγιση στην ειδογένεση και είναι χρήσιμος
 - Ο φυλογενετικός ορισμός είναι χρήσιμος στην ταξινόμηση των ειδών
 - Ξεπερνά τα μειονεκτήματα του βιολογικού ορισμού
 - Ο βιολογικός ορισμός ενδιαφέρει πολύ τους εξελικτικούς βιολόγους
 - Θεωρούν την φραγή και την απομόνωση σαν προϋπόθεση του διαχωρισμού των γραμμών καταγωγής και του σχηματισμού ειδών
 - Φραγμοί στη ροή γονιδίων (barriers)



Sula nebouxii

Φραγμοί στην αναπαραγωγή

Lineages within
the original species
exchange genes



The original
species
diverges into
two groups
of lineages

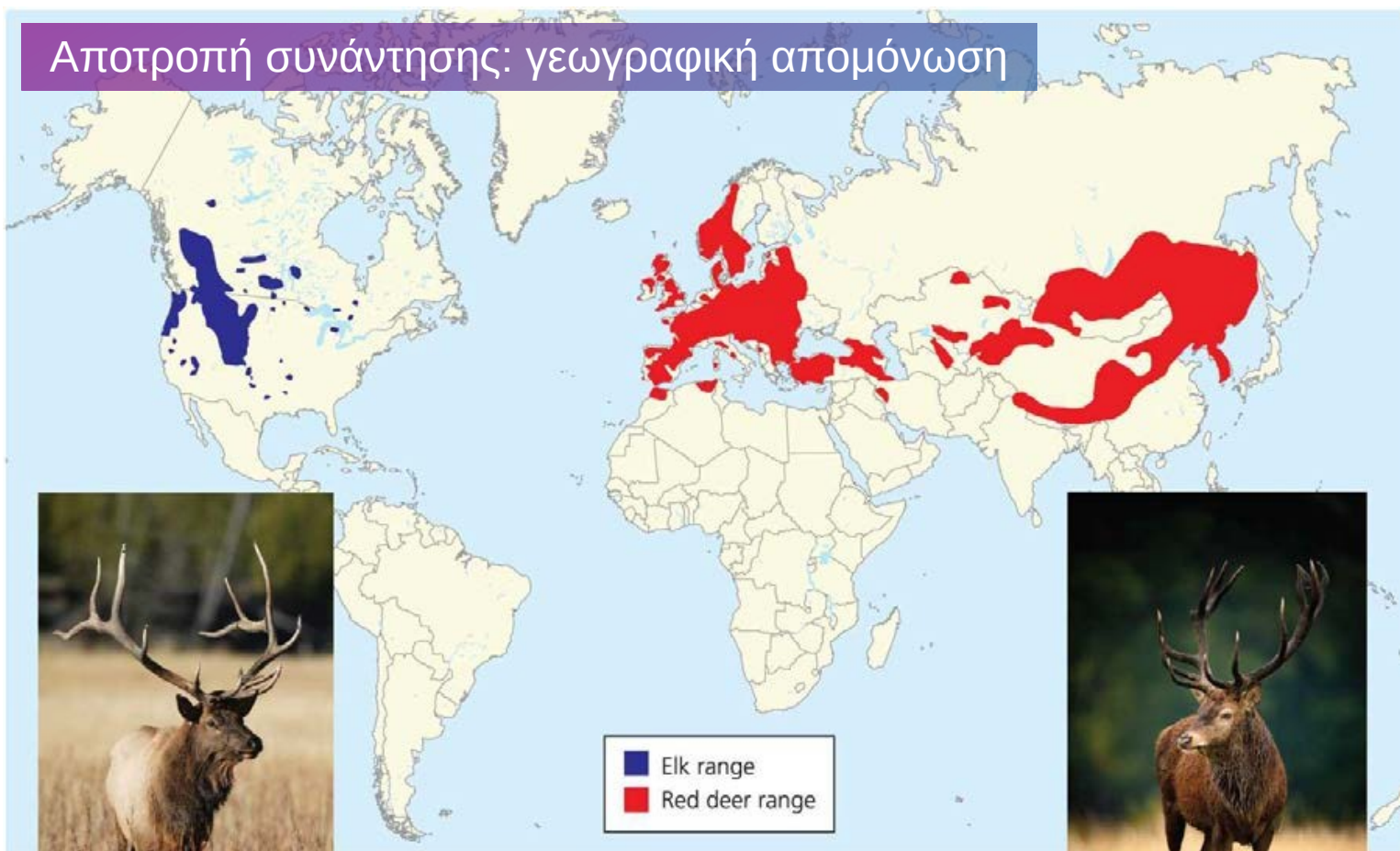
Δύο ακόμα ορισμοί

- Ένας **φραγμός** (barrier) είναι παράγοντας του περιβάλλοντος, των γονιδίων, της ηθολογίας (συμπεριφοράς), της φυσιολογίας ή της οικολογίας ενός είδους που μειώνει ή καταργεί τη ροή γονιδίων από άτομα ενός άλλου είδους
 - Μπορεί να είναι **προζυγωτικός** ή **μεταζυγωτικός**
- **Ειδογένεση** (speciation) είναι η εξελικτική διαδικασία μέσα από την οποία προκύπτει ένα νέο είδος
 - Η ειδογένεση προκαλεί μια εξελικτική γραμμή καταγωγής να διαχωριστεί σε δύο ή περισσότερες γραμμές καταγωγής (cladogenesis)
 - Η γενετική εκτροπή ή / και η φυσική επιλογή μπορούν να δράσουν με διαφορετικό τρόπο στις νέες γραμμές καταγωγής και να οδηγήσουν σε νέα είδη

Κατηγορίες φραγμών

- Προζυγωτική απομόνωση
 - Αποτροπή ζευγαρώματος
 - Αποτροπή συνάντησης
 - Αποτροπή ζευγαρώματος μετά τη συνάντηση
 - Μη σχηματισμός ζυγωτού μετά το ζευγάρωμα
- Μεταζυγωτική απομόνωση
 - Εξωγενής (περιβαλλοντική) μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου
 - Ενδογενής (μη περιβαλλοντική) μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου

Αποτροπή συνάντησης: γεωγραφική απομόνωση

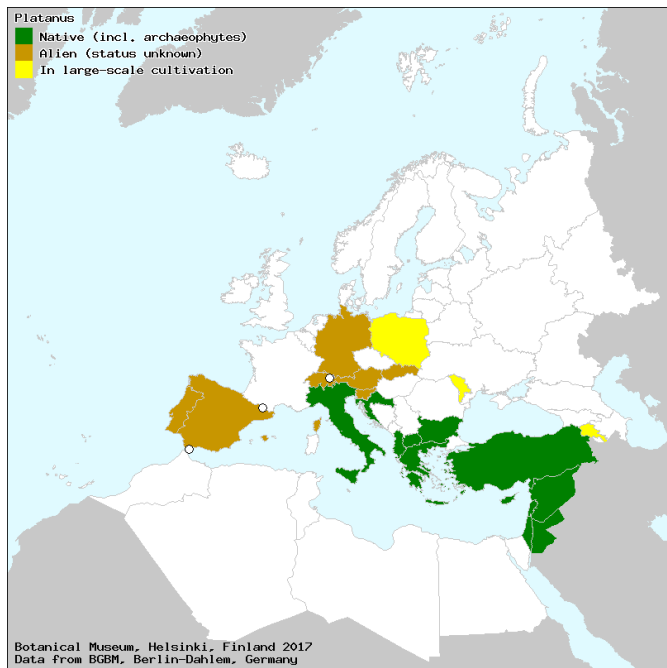
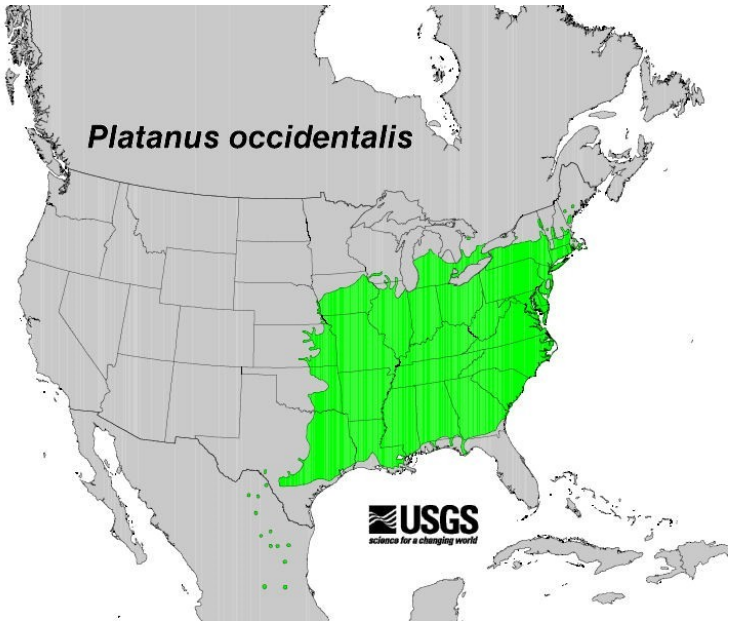


Το ελάφι (*Cervus elaphus*) και το канаδικό ελάφι (*Cervus canadensis*) ζουν σε διαφορετικές ηπείρους και δεν έρχονται πια σε επαφή εδώ και 9000 χρόνια

Αν συναντηθούν σήμερα δίνουν γόνιμα υβρίδια

Οι επιστήμονες δεν είναι σίγουροι αν πρόκειται για χωριστά είδη

Αποτροπή συνάντησης: γεωγραφική απομόνωση



Το ανατολικό και το δυτικό πλατάνι είναι διαχωρισμένα τουλάχιστον 50 εκ. χρόνια, αλλά δίνουν γόνιμα υβρίδια (London plane)



Platanus occidentalis



Platanus orientalis



Φίδια του γένους
Thamnophis στη Β.
Αμερική

Σε υδάτινο περιβάλλον



Thamnophis atratus

Σε χερσαίο περιβάλλον



Thamnophis butleri

Αποτροπή συνάντησης: οικολογική απομόνωση

Οι πασχαλίτσες *Epilachna vigintioctomaculata* και *E. pustulosa* παρασιτούν και τρέφονται σε διαφορετικά φυτά και δεν συναντώνται

E. pustulosa



E. vigintioctomaculata

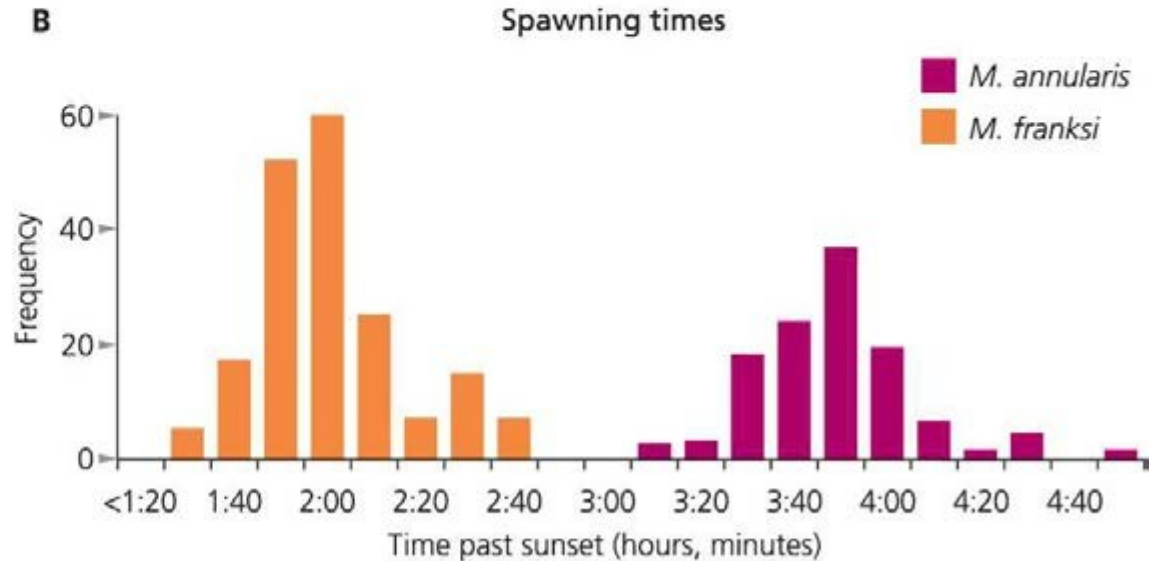
Plant family and species		Ev	Ep
Chenopodiaceae	spinach <i>Spinacia oleracea</i>		+
Berberidaceae	blue cohosh <i>Caulophyllum robustum</i>		+++
Cruciferae	Chinese cabbage <i>Brassica campestris</i>	+	+
Leguminosae	soy bean <i>Glycine max</i>	+	
	scarlet bean <i>Phaseolus coccineus</i>	+	
	yard long bean <i>Vigna Catiang</i> var. <i>sinensis</i>	+	+
Buxaceae	<i>Pachysandra terminalis</i>		+
Araliaceae	sennoki <i>Kalopanax pictus</i>		+
Solanaceae	<i>Physaliastrum japonicum</i>	+	
	black nightshade <i>Solanum nigrum</i>	++?	+
	<i>S. megacarpum</i>	+++	++
	potato <i>S. tuberosum</i>	+++	++?
	egg plant <i>S. melongena</i>	+	+
	tomato <i>Lycopersicon esculentum</i>	+	+
	green pepper <i>Capsium annuum</i>	+	+
Cucurbitaceae	<i>Datura stramonium</i> var. <i>chalybea</i>	+	
	<i>Schizopepon bryoniaefolius</i>	+++	+
	water melon <i>Citrullus vulgaris</i>	+	
	cucumber <i>Cucumis sativus</i>	+	+
	melon <i>C. melo</i>	+	
Compositae	pumpkin <i>Cucurbita pepo</i>	+	
	thistle <i>Cirsium</i> spp.		+++
	creeping thistle <i>Breea setosa</i>	+	++
	great burdock <i>Arctium Lappa</i>	+	+

+++ main host plant; ++ subsidiary host plant; + edible plant; ? assumed.

Αποτροπή ζευγαρώματος: χρονική απομόνωση



Δύο διαφορετικά είδη κοραλλιών *Montastraea* απελευθερώνουν γαμέτες σε διαφορετικό χρόνο



Zimmer/Emlen, *Evolution: Making Sense of Life*, 3e, © 2020 W. H. Freeman and Company

A: Universal Images Group / Superstock, Inc.

Αποτροπή ζευγαρώματος: χρονική απομόνωση

Ο φρύνος *Bufo americanus* αναπαράγεται νωρίς το καλοκαίρι, ενώ ο *B. fowleri* αναπαράγεται προς το τέλος του καλοκαιριού

Bufo americanus



Bufo fowleri



Αποτροπή ζευγαρώματος: χρονική /οικολογική απομόνωση

Το είδος *Dendrobium nobile* ανθίζει όταν υπάρχει συγκεκριμένη θερμοκρασία 13°C



Το είδος *Dendrobium phalaenopsis* ανθίζει όταν η μέρα είναι μικρή, με σχετική ζέστη



Αποτροπή ζευγαρώματος: επικονιαστές

(A) *M. lewisii*



(B) *M. cardinalis*



Απομόνωση λόγω διαφορετικών επικονιαστών σε άνθη φυτών *Mimulus*: (A) Το *M. lewisii* έχει φαρδιά πέταλα, χαρακτηριστικά για επικονίαση μέσω μελισσών. (B) Το *M. cardinalis* έχει κόκκινο χρωματισμό και στενή, σωληνοειδή μορφή, για γονιμοποίηση με πτηνά.

A



B

Φυλετική απομόνωση λόγω χημικών σημάτων:

Η πεταλούδα *Ostrinia nubilalis* έχει στην Ευρώπη δύο πληθυσμούς, όπου τα αρσενικά ελκύονται από τελείως διαφορετικές φερομόνες που εκπέμπουν τα θηλυκά.



Φυλετική απομόνωση μέσω ηχητικών καλεσμάτων:

Ο θηλυκός δενδροβάτραχος *Hyla chrysoscelis* ανταποκρίνεται αποκλειστικά στο κάλεσμα του αρσενικού του δικού του είδους και όχι σε παρεμφερές κάλεσμα από άλλα είδη.



Hyla chrysoscelis

Heliconius cydno



Φυλετική απομόνωση μέσω χρωματισμών:

Τα αρσενικά των ειδών *Heliconius* ξεχωρίζουν τα θηλυκά από τα σχέδια και τα χρώματα στα φτερά.



Heliconius pachinus

Αποτροπή ζευγαρώματος: προσέλκυση συντρόφου

Φυλετική απομόνωση μέσω ηχητικών καλεσμάτων: τα δύο πτηνά του γένους *Sturnella* δεν μπορούν να αναπαραχθούν μεταξύ τους γιατί δεν έχουν το ίδιο «τραγούδι»



Sturnella magna



Sturnella neglecta

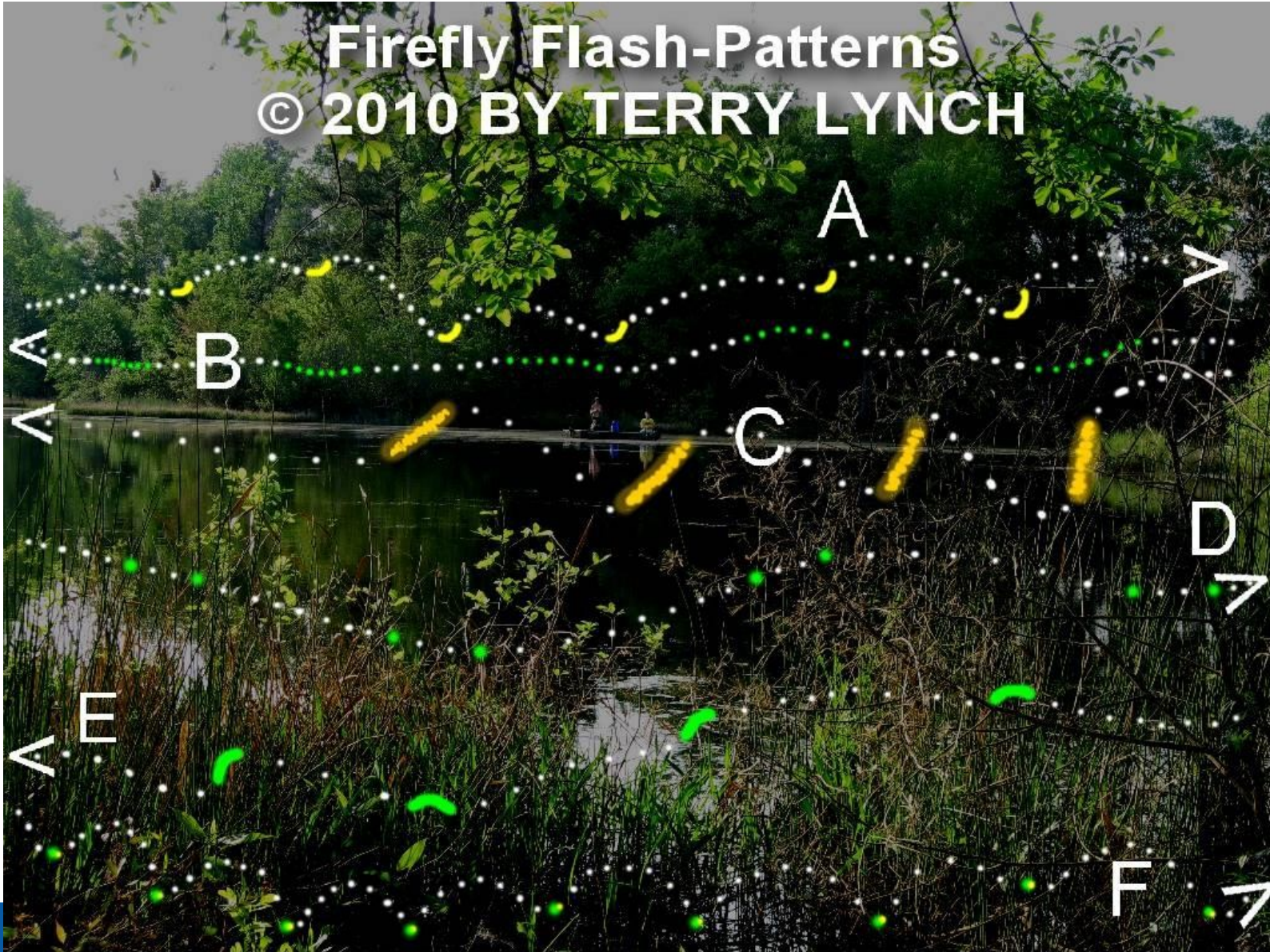
Αποτροπή
ζευγαρώματος:
προσέλκυση
συντρόφου

Φυλετική απομόνωση
μέσω φωτεινών
προτύπων:

Διαφορετικά είδη
πυγολαμπίδας
εκπέμπουν
διαφορετικά πρότυπα
φωτισμού και με τον
τρόπο αυτό τα
αρσενικά
αναγνωρίζουν τα
θηλυκά του δικού τους
είδους

Firefly Flash-Patterns

© 2010 BY TERRY LYNCH



Αποτροπή ζευγαρώματος: προσέλκυση συντρόφου



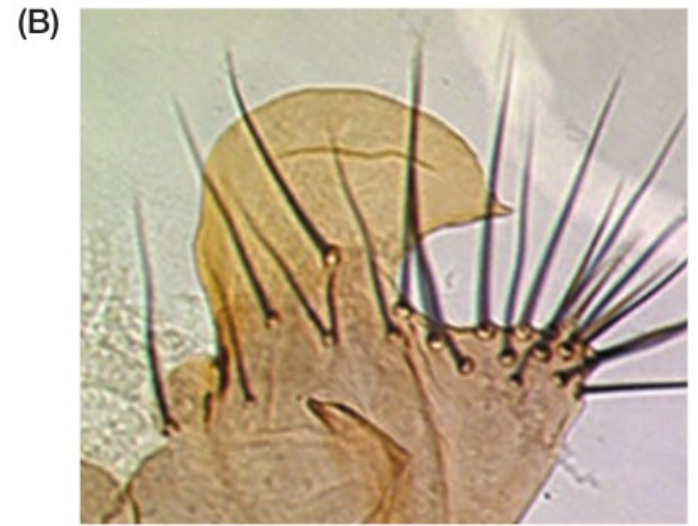
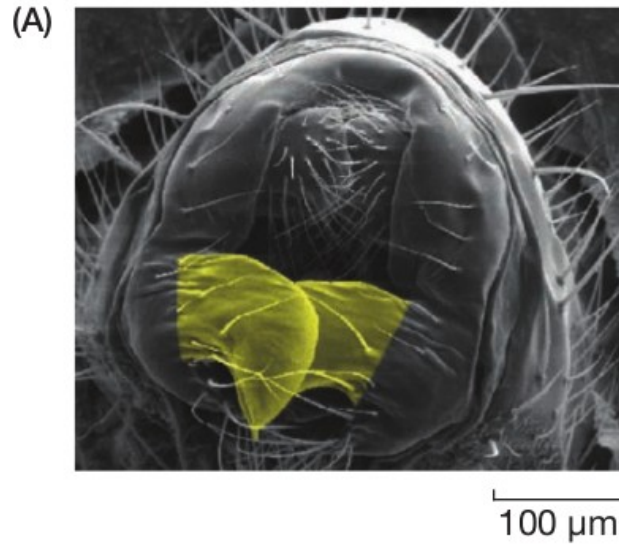
Φυλετική απομόνωση
μέσω χορευτικών
κινήσεων:

Το αρσενικό
θαλασσοπούλι
Sula nebouxi εκτελεί
ένα συγκεκριμένο
σύνολο χορευτικών
κινήσεων για να γίνει
αποδεκτό από το
θηλυκό. Συγγενικά είδη
κάνουν ελαφρώς
διαφορετικές κινήσεις,
κάτι που είναι αρκετό
για να τα απομονώσει
αναπαραγωγικά
μεταξύ τους.



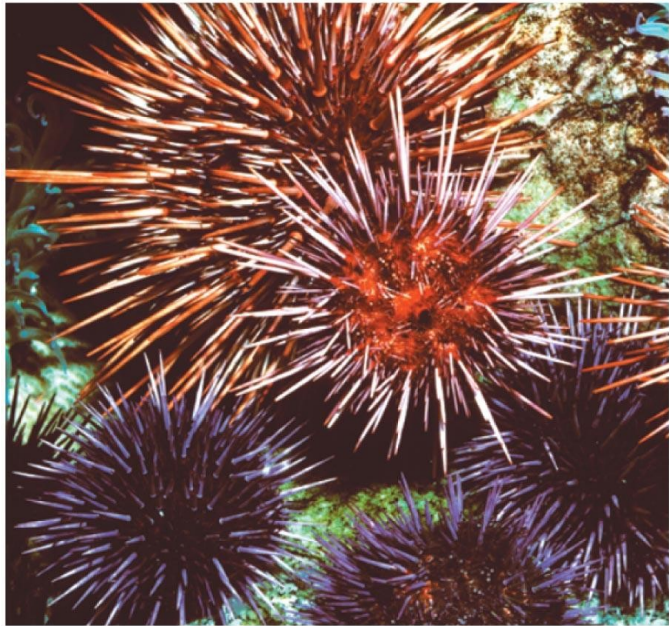
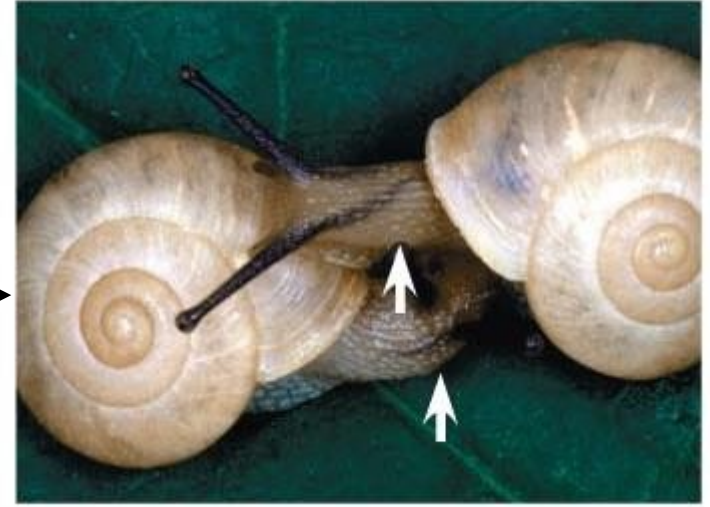
Αποτυχία γονιμοποίησης: μορφολογική ασυμβατότητα

Οι διαφορές στα γεννητικά όργανα μπορούν να συμβάλουν στην αναπαραγωγική απομόνωση μεταξύ των ειδών, εάν συμβεί σύζευξη μεταξύ τους. (A) Το γεννητικό τόξο στο αρσενικό *Drosophila* εμπλέκεται στη μεταφορά του σπέρματος στα θηλυκά. Το σχήμα του διαφέρει μεταξύ των στενά συγγενικών ειδών, όπως δείχνουν τα κοντινά πλάνα: (B) *D. sechellia*, (C) *D. mauritiana*, (D) *D. simulans*. Αυτό το μορφολογικό χαρακτηριστικό είναι σχεδόν το μόνο που μπορεί να ξεχωρίσει τα είδη μεταξύ τους.



Αποτυχία γονιμοποίησης:
μορφολογική ασυμβατότητα

Τα σαλιγκάρια με διαφορετική φορά σπείρωσης
στο κέλυφος δεν είναι συμβατά



Ασυμβατότητα γαμετών σε διαφορετικά είδη
αχινού: οι γαμέτες δεν επιζούν μέσα στο
αναπαραγωγικό σύστημα του άλλου φύλου

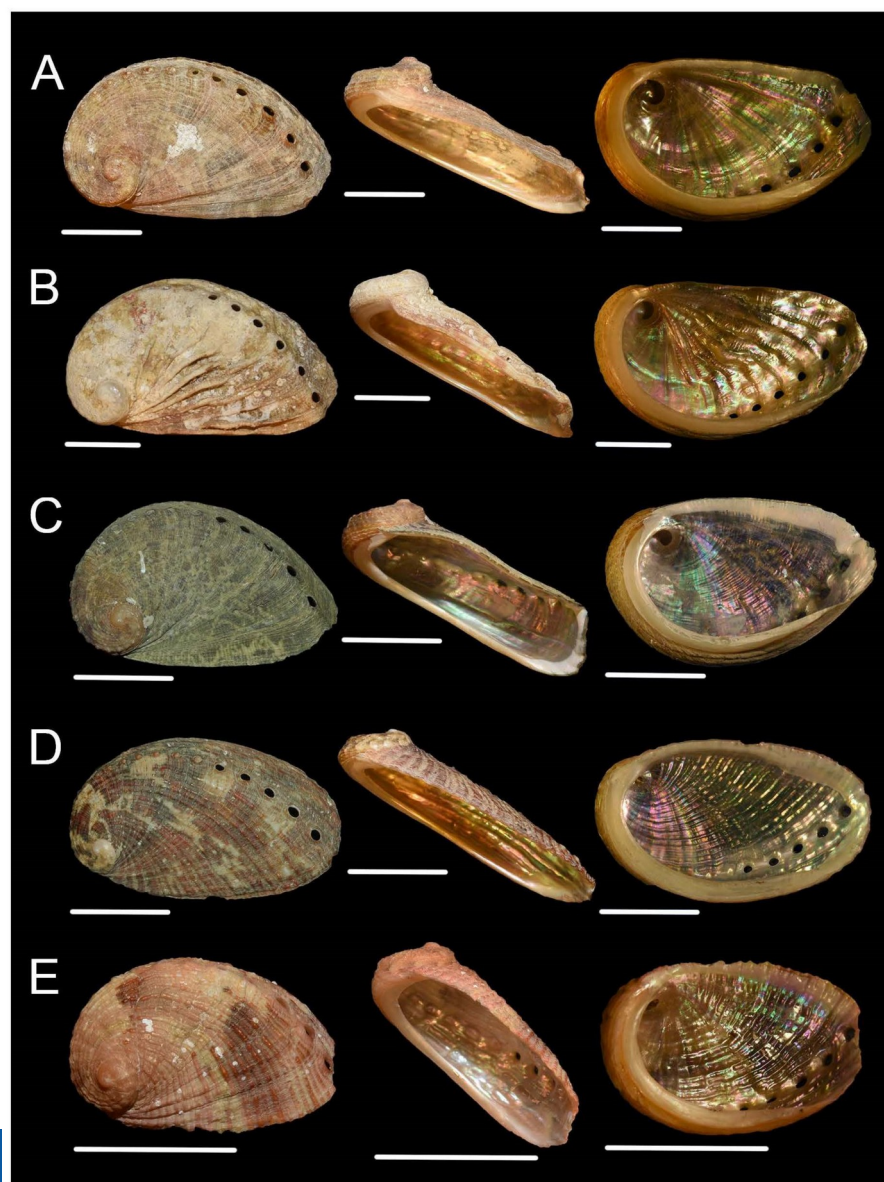
Αποτυχία γονιμοποίησης:
γαμετική ασυμβατότητα

Αποτυχία γονιμοποίησης: γαμετική ασυμβατότητα

Στα στρείδια της οικογένειας *Haliotis* (abalone), το σπέρμα φέρει την πρωτεΐνη λυσίνη στην κορυφή του σπέρματος προκειμένου να δημιουργήσει άνοιγμα στην προστατευτική επιφάνεια του ωαρίου. Κάθε είδος έχει διαφορετική αλληλουχία αμινοξέων για τη λυσίνη, κάνοντας τους γαμέτες διαφορετικών ειδών ασύμβατους.

(A) *Haliotis tuberculata tuberculata*, (B) *Haliotis tuberculata tuberculata* with lamellae, (C) *Haliotis mykonosensis*, (D) *Haliotis tuberculata coccinea*, (E) *Haliotis stomatiaeformis*

Chiappa, G.; Fassio, G.; Corso, A.; Crocetta, F.; Modica, M.V.; Oliverio, M.
How Many Abalone Species Live in the Mediterranean Sea? *Diversity*
2022, 14, 1107. <https://doi.org/10.3390/d14121107>



Κατηγορίες φραγμών

- Προζυγωτική απομόνωση
 - Αποτροπή ζευγαρώματος
 - Αποτροπή συνάντησης
 - Αποτροπή ζευγαρώματος μετά τη συνάντηση
 - Μη σχηματισμός ζυγωτού μετά το ζευγάρωμα
- Μεταζυγωτική απομόνωση
 - Εξωγενής (περιβαλλοντική) μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου
 - Ενδογενής (μη περιβαλλοντική) μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου

Εξωγενής (περιβαλλοντική) απομόνωση: μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου

Οι γονείς είναι καλά προσαρμοσμένοι στο περιβάλλον τους, αλλά τα υβρίδια όχι. Οι πεταλούδες *Heliconius* έχουν κακή γεύση και προειδοποιούν τα πουλιά με το χρώμα τους. Τα υβρίδια δεν είναι γνωστά στα πουλιά και δέχονται πολύ περισσότερες επιθέσεις.

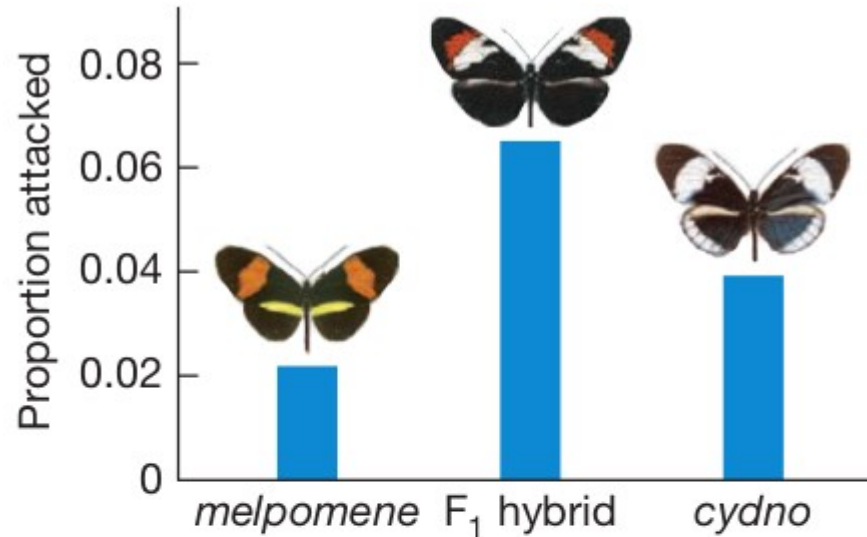
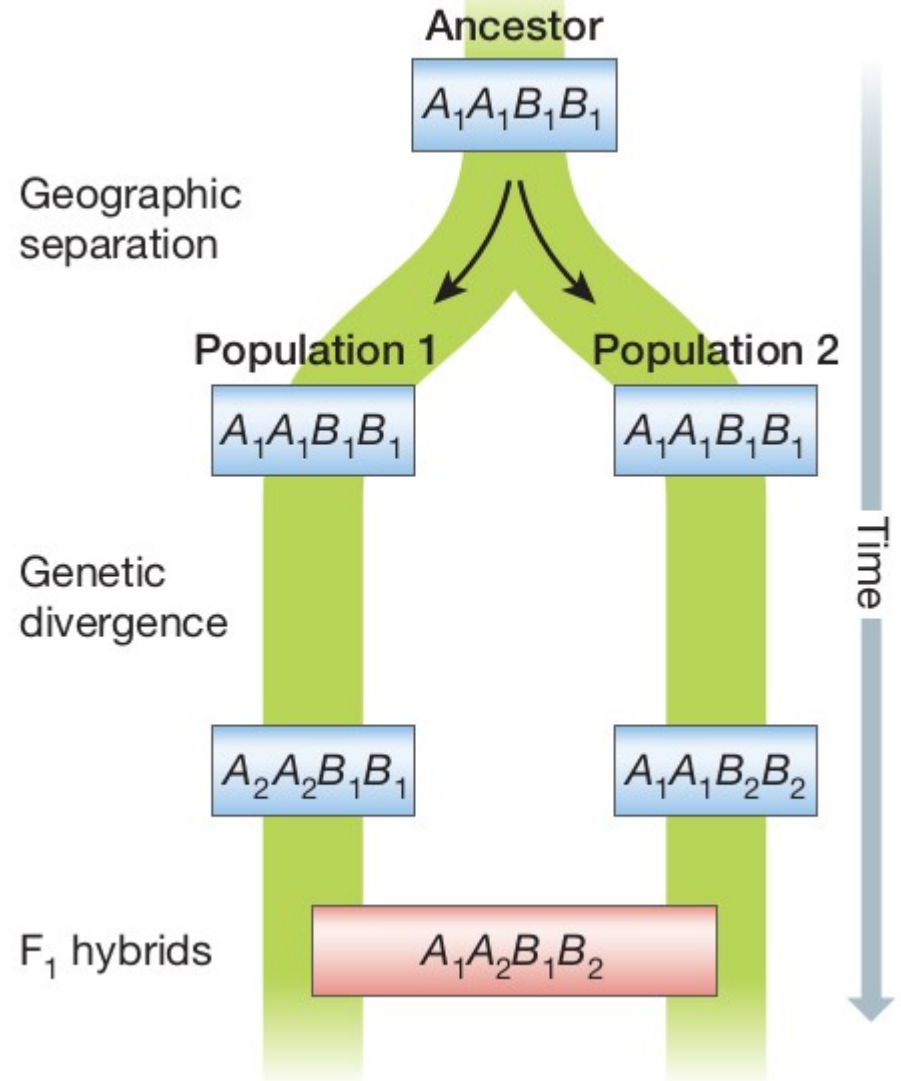


FIGURE 9.11 Model butterflies with the color pattern of the F₁ hybrid between *Heliconius melpomene* and *H. cydno* were attacked by birds significantly more frequently than those with the pattern of either parent. The low survival of hybrids is an example of postzygotic isolation caused by an extrinsic factor. (From [60].)

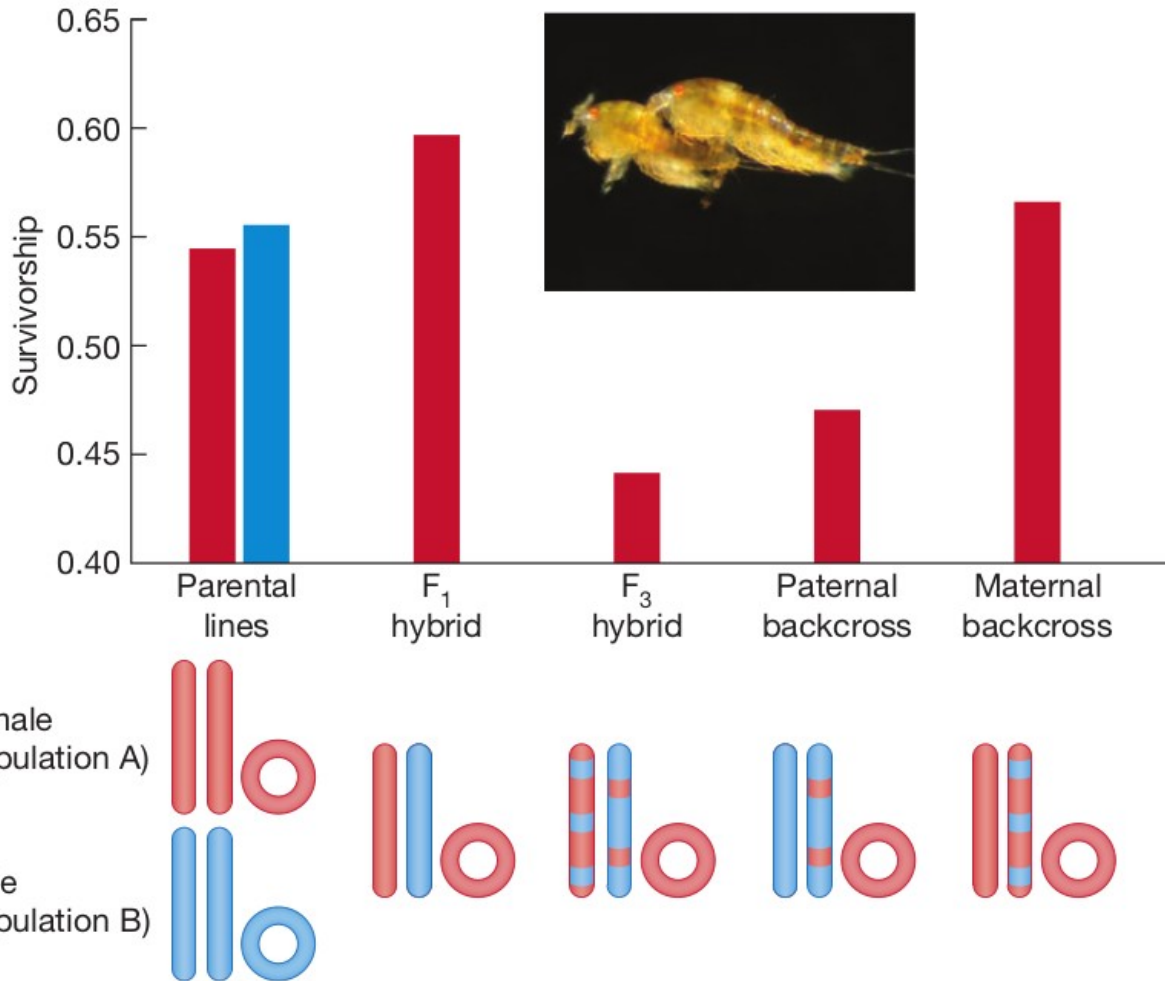
Ενδογενής (γενετική) απομόνωση: μειωμένη
αρμοστικότητα υβριδίου

Οι συνδυασμοί των γονιδίων (χρωμοσωμάτων,
γονιδιωμάτων) των δύο γονέων δημιουργούν
υβρίδια που έχουν χαμηλή αρμοστικότητα
(μειωμένη βιωσιμότητα ή στειρότητα)

Υπόθεση ασυμβατότητας Dobzhansky-Muller



Ενδογενής (γενετική) απομόνωση: μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου



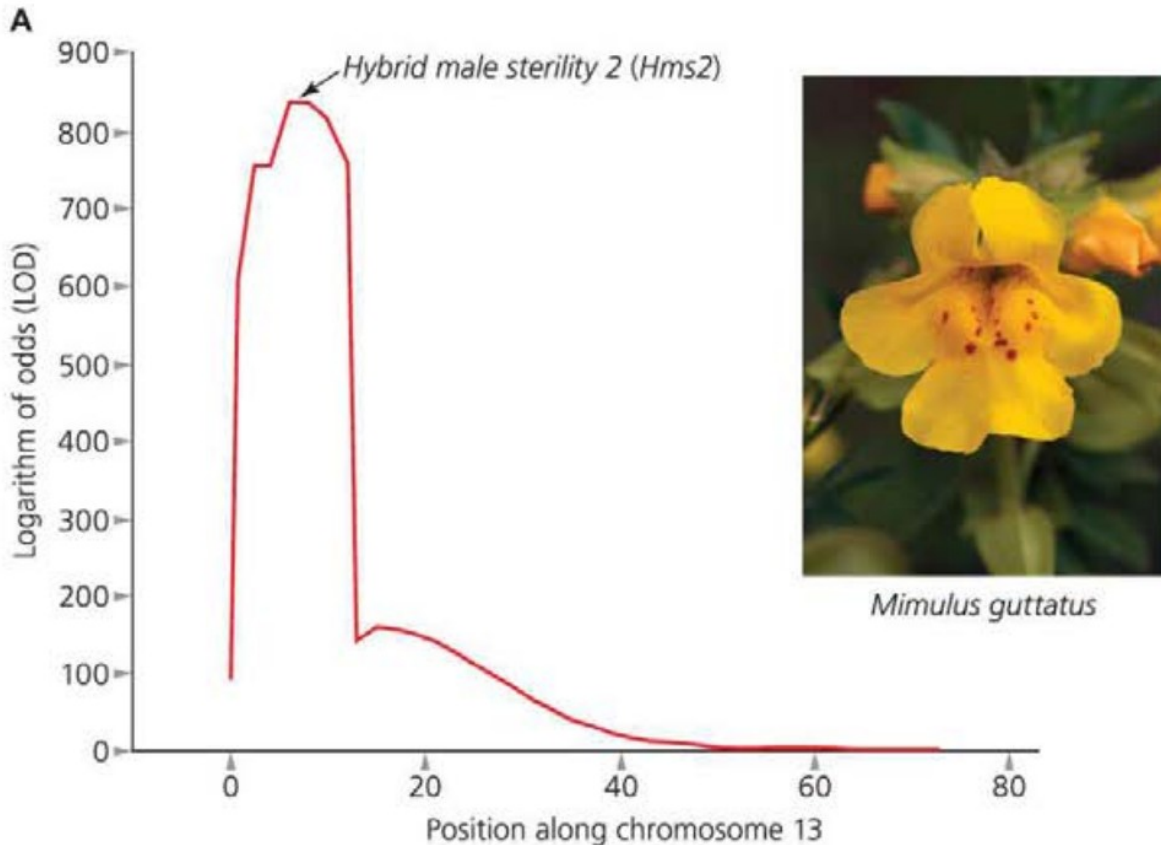
Οι διασταυρώσεις δείχνουν ότι η χαμηλή αρμοστικότητα των υβριδίων μεταξύ των πληθυσμών του *Tigriopus californicus* προκαλείται από γενετική αναντιστοιχία μεταξύ μιτοχονδριακών και πυρηνικών γονιδίων. Τα μητρικά κληρονομούμενα μιτοχόνδρια (κύκλοι) και τα πυρηνικά χρωμοσώματα που κληρονομήθηκαν και από τους δύο γονείς (ράβδοι) των πληθυσμών A και B έχουν κόκκινο και μπλε χρώμα, αντίστοιχα. Οι διασταυρώσεις παράγουν υβρίδια F₁ με μιτοχόνδρια πληθυσμού A. Αυτοί οι απόγονοι της F₁ έχουν ελαφρώς υψηλότερη επιβίωση, εμφανίζοντας «υβριδικό σθένος». Στη συνέχεια, οι διασταυρώσεις παράγουν υβρίδια F₂ και F₃, με ανασυνδυασμένα πυρηνικά γονίδια. Η πατρική αναδιασταύρωση δίνει απογόνους με χαμηλή αρμοστικότητα, επειδή τα περισσότερα πυρηνικά γονίδια προέρχονται από τον πληθυσμό B και δεν ταιριάζουν με τα μιτοχονδριακά γονίδια του πληθυσμού A. Αντίθετα, οι απόγονοι της μητρικής αναδιασταύρωσης, στην οποία τα περισσότερα πυρηνικά γονίδια προέρχονται από τον ίδιο πληθυσμό με το μιτοχόνδριο, έχουν φυσιολογική, υψηλή επιβίωση.

Ενδογενής (γενετική) απομόνωση: μειωμένη αρμοστικότητα υβριδίου

Τα συγγενικά είδη *Mimulus guttatus* και *M. nasutus* συναντώνται στην Καλιφόρνια και σχηματίζουν υβρίδια. Η γύρη των υβριδίων είναι συνήθως ελαττωματική.

Βρέθηκαν δύο γονίδια που σχετίζονται με τη γονιμότητα της γύρης τα *Hms1* και *Hms2*.

Όταν συνδυάζεται ένα αλληλόμορφο του *M. guttatus* στο *Hms1* με ένα του *M. nasutus* στο *Hms2*, τότε η γύρη είναι χαμηλής ζωτικότητας



Mimulus guttatus



Mimulus nasutus

Ενδογενής (γενετική) απομόνωση: στεριότητα υβριδίου

Τα μουλάρια (υβρίδια μεταξύ αλόγων και γαϊδουριών) έχουν μονό αριθμό χρωμοσωμάτων και είναι στείρα.

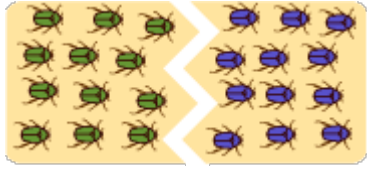
Άλογο: 64 χρωμοσώματα (32 ζεύγη)
Γάιδαρος: 62 (31 χρωμοσώματα)
Μουλάρι: 63 χρωμοσώματα



Μηχανισμοί ειδογένεσης

- Η ειδογένεση είναι η εξέλιξη των μηχανισμών απομόνωσης
- Η πιο συνήθης περίπτωση περιλαμβάνει έναν αρχικό **γεωγραφικό διαχωρισμό** και τη διακοπή επικοινωνίας μεταξύ των δύο πληθυσμών
 - Στη συνέχεια, οι πληθυσμοί εξελίσσονται αυτόνομα και αποκτούν μορφολογικές και φυσιολογικές διαφορές ή προσαρμόζονται σε διαφορετικά περιβάλλοντα
 - Αν τελικά προκληθεί αναπαραγωγική απομόνωση, τότε έχουμε δύο νέα είδη και ο μηχανισμός αυτός λέγεται **αλλοπάτρια ειδογένεση**
- Ο γεωγραφικός διαχωρισμός είναι σημαντική αρχική συνθήκη για να περιοριστεί η ροή γονιδίων μεταξύ των πληθυσμών και να επιτραπεί η δράση των εξελικτικών δυνάμεων χωριστά

Αλλοπάτρια ειδογένεση

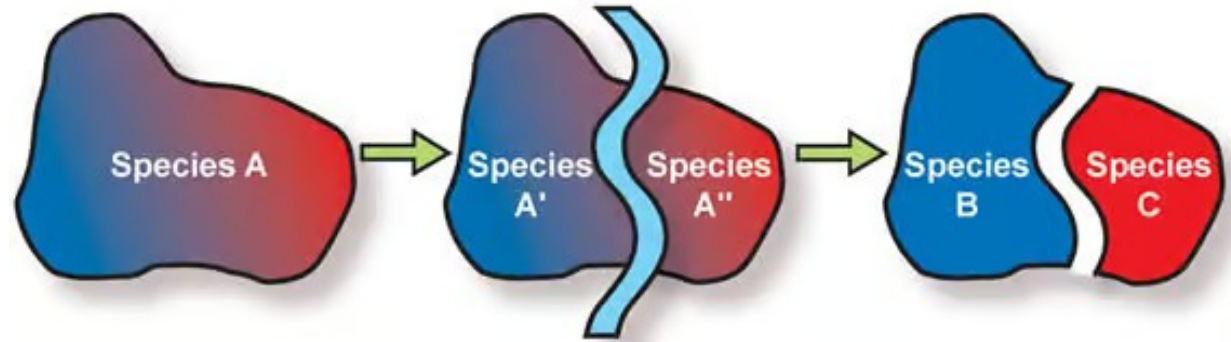


Η γεωγραφική απομόνωση συμβαίνει μέσω

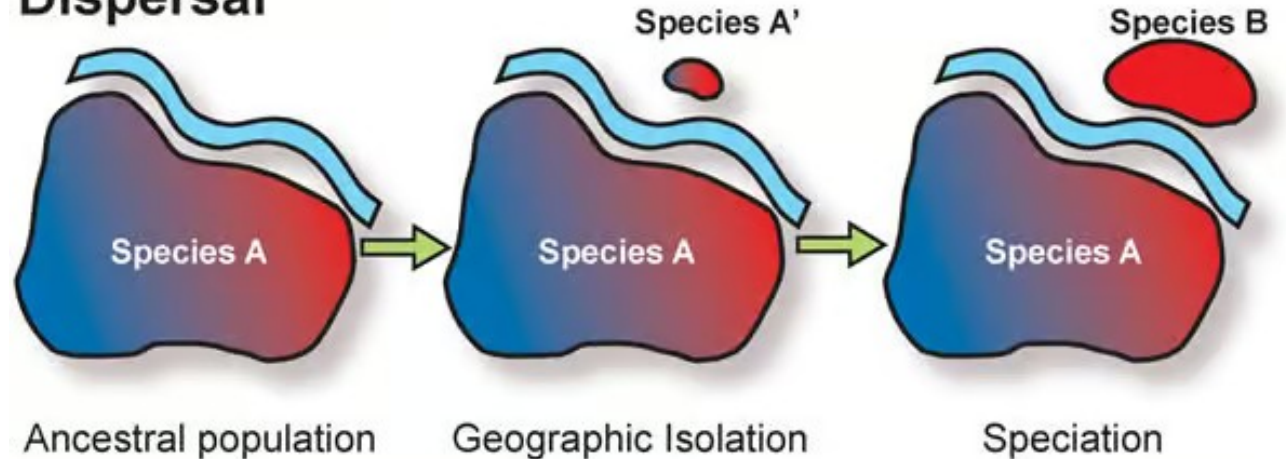
Βικαριανισμού: διαίρεση της γεωγραφικής εξάπλωσης ενός πληθυσμού

Διασποράς: αποικισμός μιας νέας περιοχής

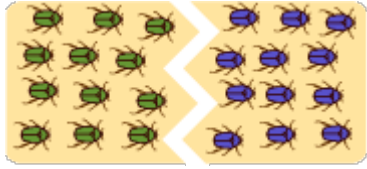
Vicariance



Dispersal



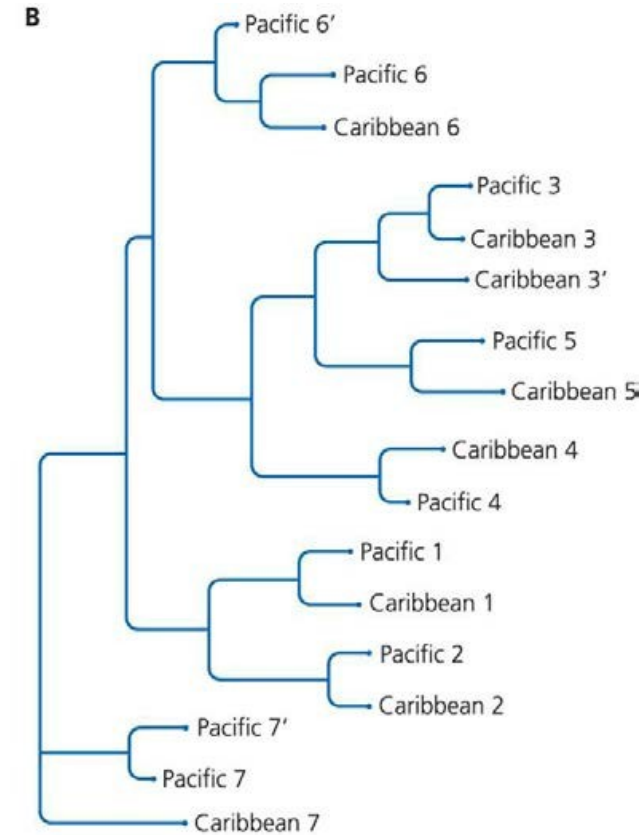
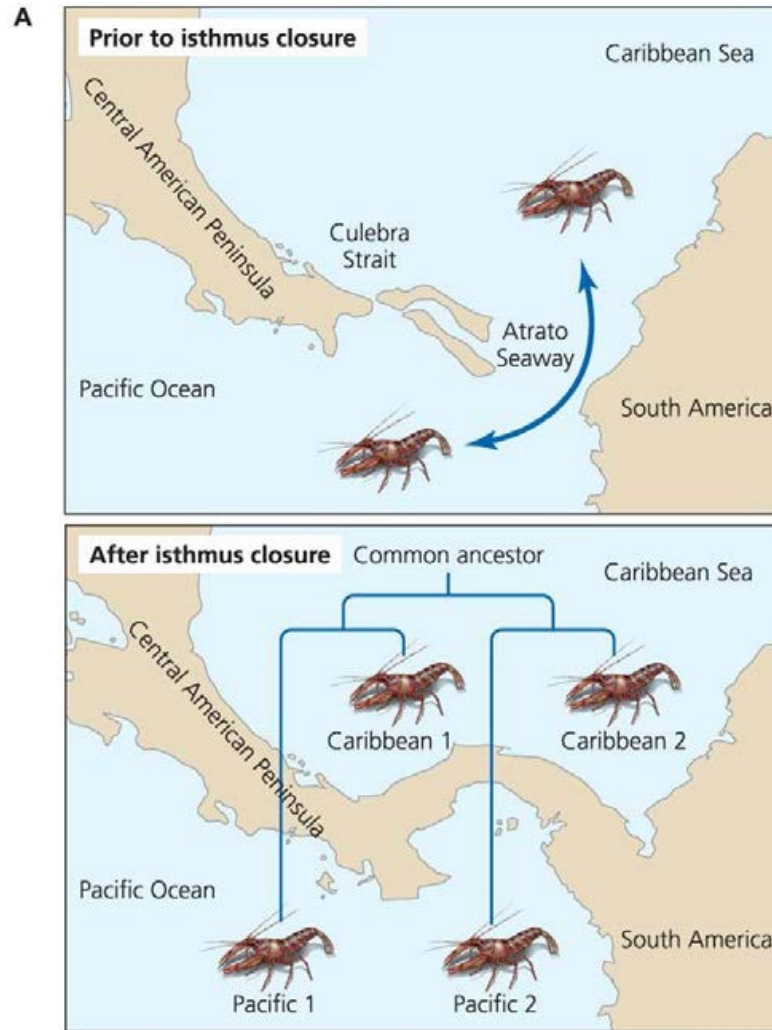
Αλλοπάτρια ειδογένεση



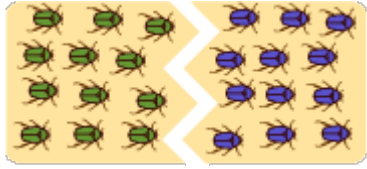
Ο ισθμός του Παναμά σχηματίστηκε πριν 3 εκ χρόνια.

Γενετικές έρευνες έδειξαν ότι κάποια είδη γαρίδας είχαν τον πλησιέστερο συγγενή στην άλλη πλευρά του ισθμού:

Βικαριανισμός



Αλλοπάτρια ειδογένεση



Το Grand Canyon στις ΗΠΑ αποτελεί σημαντικό εμπόδιο στην κίνηση πληθυσμών και προκαλεί φαινόμενα βικαριανισμού.

Εδώ για είδη των γενών *Ammospermophilus* και *Sciurus*.



A. harrisi



A. leucurus



S. aberti aberti

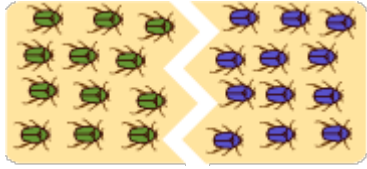
south rim



S. aberti kaibabensis

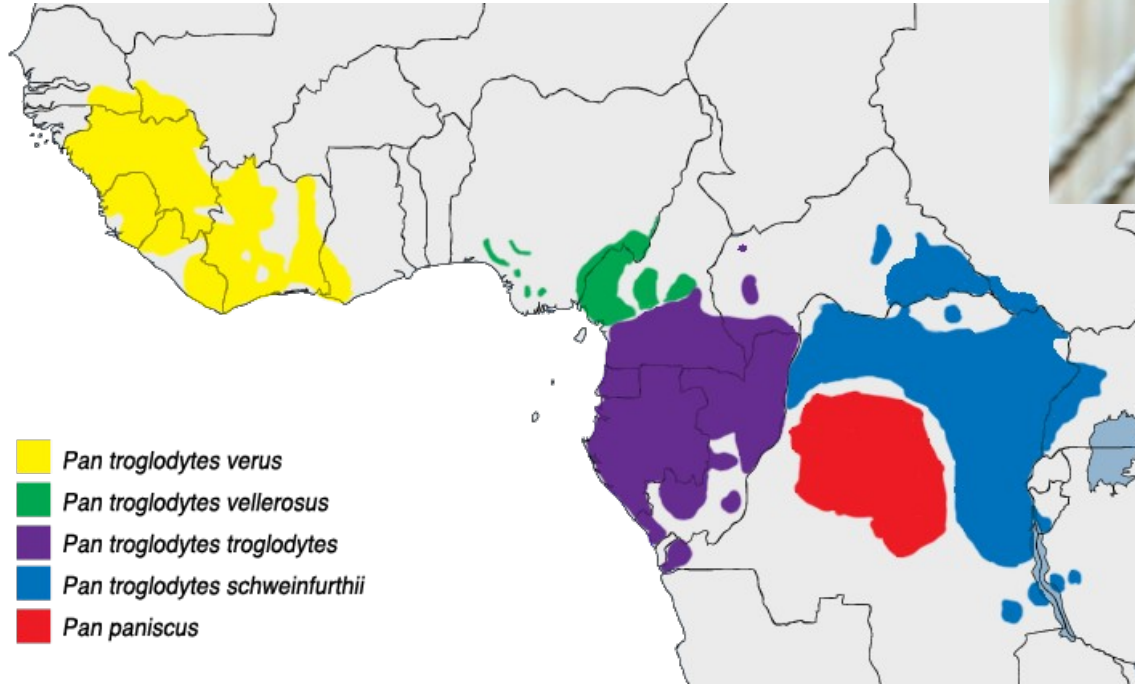
north rim

Αλλοπάτρια ειδογένεση



Βικαριανισμός

Ο ποταμός Κονγκό διαχωρίζει υποείδη του χιμπατζή και τον μπονόμπο μεταξύ τους

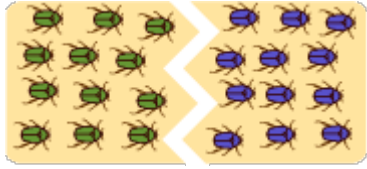


Pan paniscus



Pan troglodytes

Αλλοπάτρια ειδογένεση

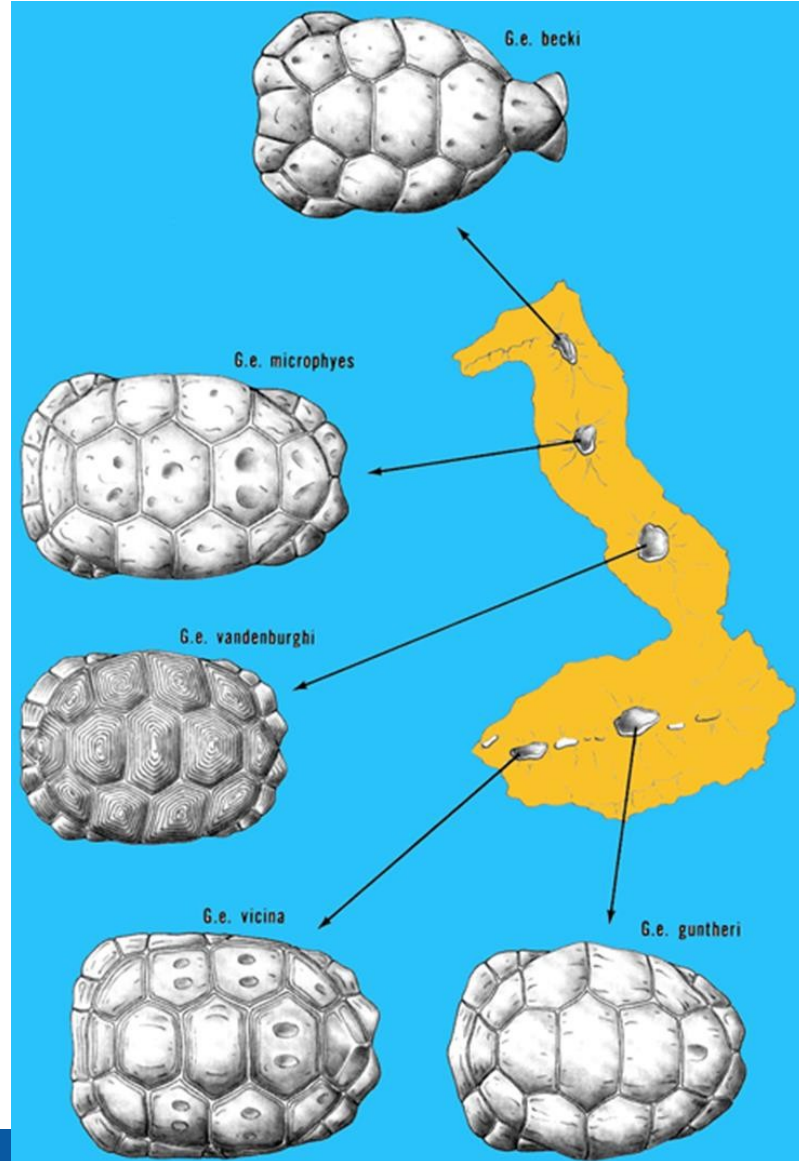
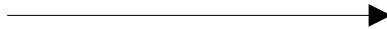


Προσαρμοστική διασπορά (adaptive radiation)

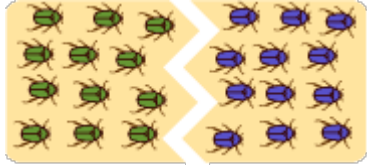
Εξάπλωση πληθυσμών ή ειδών σε νέα περιβάλλοντα με εξελικτική απόκλιση λόγω προσαρμογής.

Προκαλείται από πολλά διαφορετικά περιβάλλοντα, όπου εξαπλώνεται ένα αρχικό είδος, συνήθως με απουσία φυσικών εχθρών και ανταγωνιστικών ειδών στα νέα αυτά περιβάλλοντα.

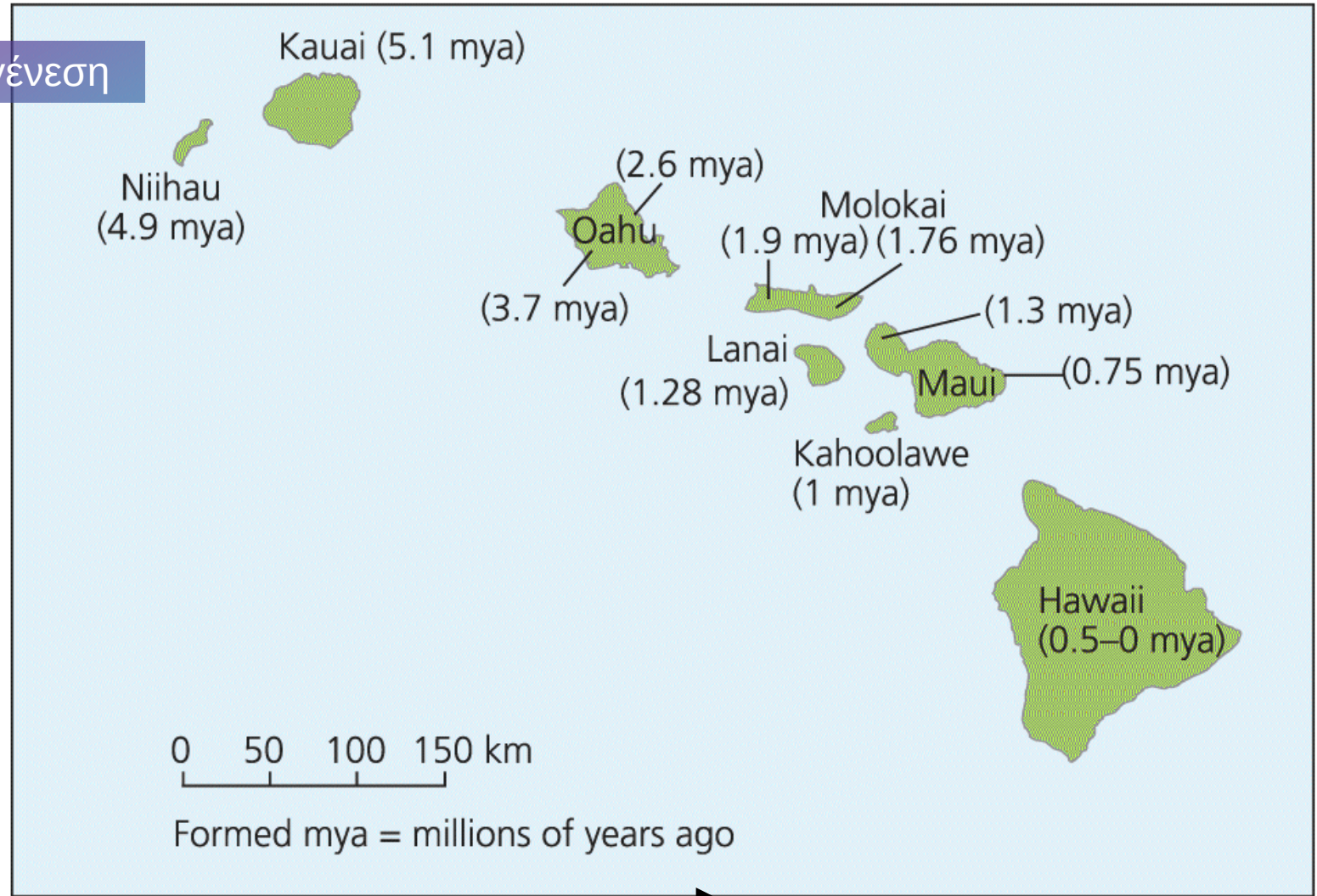
Διαφορετικά είδη χελώνας στα νησιά Galapagos



Αλλοπάτρια ειδογένεση

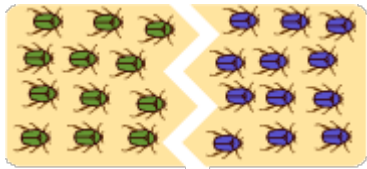


Το αρχιπέλαγος Χαβάη είναι ένα πολύ καλά μελετημένο παράδειγμα προσαρμοστικής διασποράς



“Tarweeds” of Hawaiian Islands

Αλλοπάτρια ειδογένεση



Dubautia laxa



Close North American relative,
the tarweed *Carlquistia muirii*



Argroxiphium sandwicense



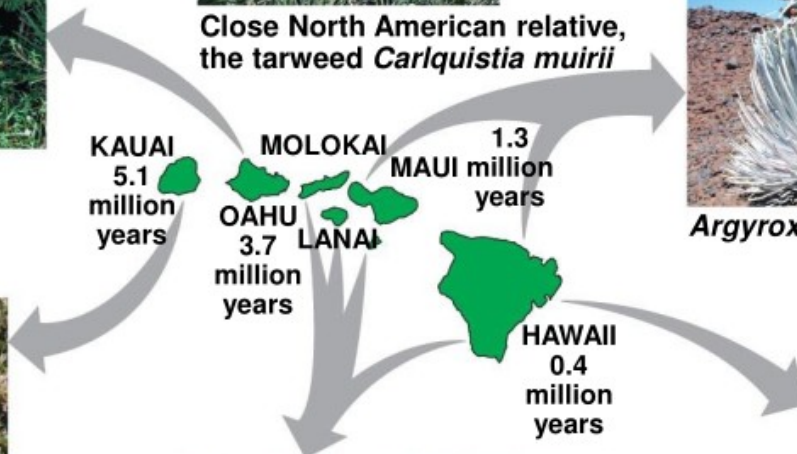
Dubautia waialealae



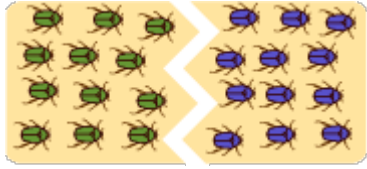
Dubautia scabra



Dubautia linearis

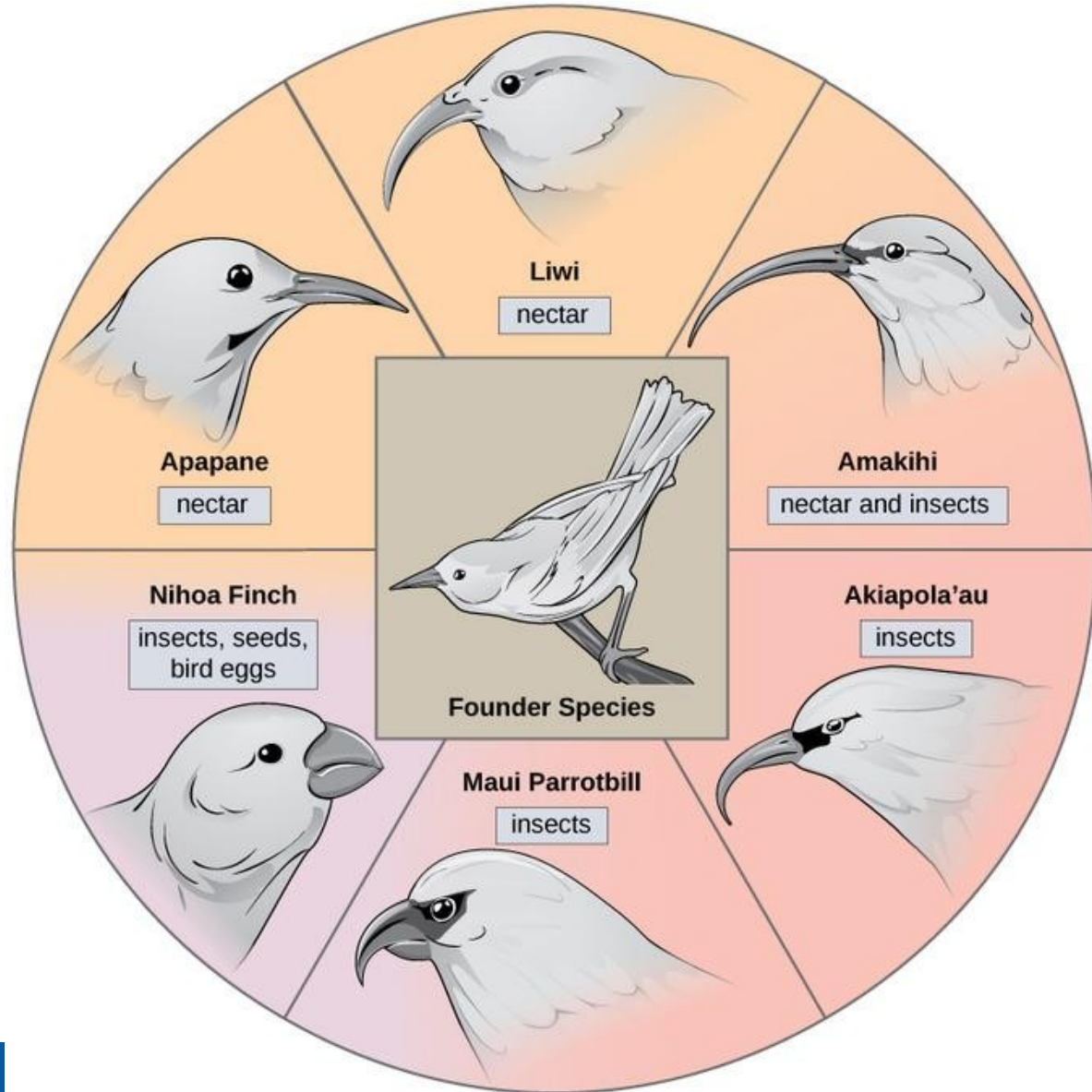


Αλλοπάτρια ειδογένεση



Μελισσοφάγοι στα νησιά Χαβάη

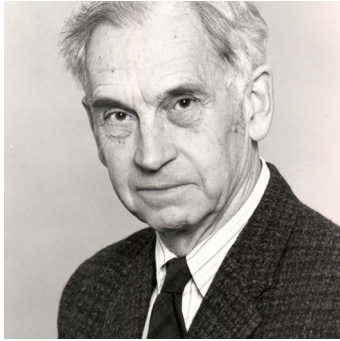
Στο αρχιπέλαγος Χαβάη η φυσική επιλογή οδήγησε σε προσαρμογή των πτηνών σε διαφορετικά είδη τροφής. Τα πτηνά αρχικά ανήκαν σε ένα συγκεκριμένο είδος που μετανάστευσε προς τα διάφορα νησιά του αρχιπελάγους



Η αρχή του ιδρυτή

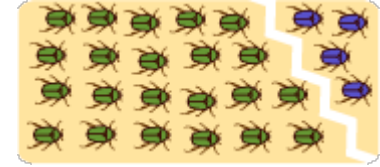


- Στη γεωγραφική απομόνωση, δεν είναι μόνο η φυσική επιλογή που προκαλεί διαφοροποίηση και ειδογένεση, αλλά και η γενετική εκτροπή
 - Ιδιαίτερα όταν ιδρύονται νέοι πληθυσμοί μικρού μεγέθους
- **Περιπάτρια ειδογένεση**
 - Αρχή του ιδρυτή
- Διαφοροποίηση περιφερειακών πληθυσμών λόγω μικρού πληθυσμιακού μεγέθους
 - Μικροί και απομονωμένοι πληθυσμοί εμφανίζουν πολύ έντονες διαφορές σε σχέση με τους κύριους πληθυσμούς
 - Ιδρύονται από λίγα άτομα που αποκόπτονται από τον κυρίως πληθυσμό
- Ραγδαία διαφοροποίηση λόγω εκτροπής σε όλα τα γονίδια!



Ernst Mayr (1904 - 2005)

Η αρχή του ιδρυτή



Γενετική επανάσταση

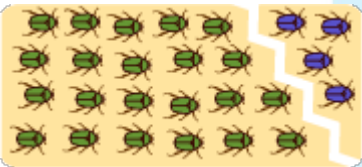
Το φαινόμενο του ιδρυτή ονομάστηκε από τον Mayr και «γενετική επανάσταση» λόγω της ραγδαιότητας με την οποία γίνονται οι αλλαγές στους νέους πληθυσμούς

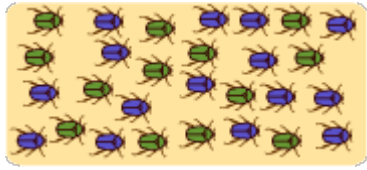
Εκτός από τη γενετική εκτροπή, κατά την περιπάτρια ειδογένεση δρα ταυτόχρονα και η φυσική επιλογή, που οδηγεί σε προσαρμογή σε νέα περιβάλλοντα

Η διαφορά της περιπάτριας από την περίπτωση της διασποράς (αλλοπάτρια ειδογένεση) είναι ότι στην πρώτη περίπτωση ο νέος πληθυσμός που ιδρύεται είναι μικρός και η **γενετική εκτροπή** είναι η βασική δύναμη που προκαλεί εξέλιξη

Περιπάτρια
ειδογένεση*T. carolinae**T. riedellii*

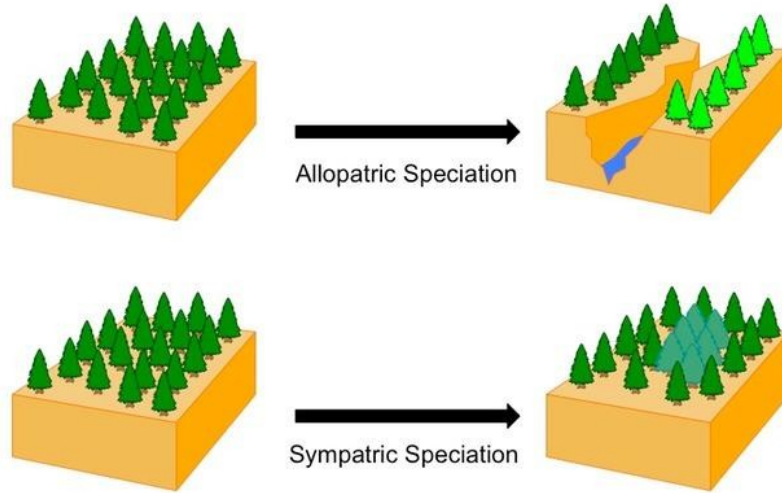
FIGURE 9.21 Variation among paradise kingfishers in New Guinea. *Tanyseptera galatea* is distributed throughout the New Guinea lowlands (regions 1, 2, 3) and some satellite islands (4, 5). The very localized forms *T. riedellii* on Biak Island (6) and *T. carolinae* on Numfor Island (7) are distinct species. Mayr [56] proposed that these represent cases of founder effect speciation. (*T. galatea* photo courtesy of Rob Hutchinson/Birdtour Asia; *T. riedellii* and *T. carolinae* courtesy of Mehd Halaouate.)

*T. galatea*

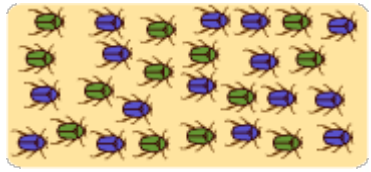


Συμπάτρια ειδογένεση

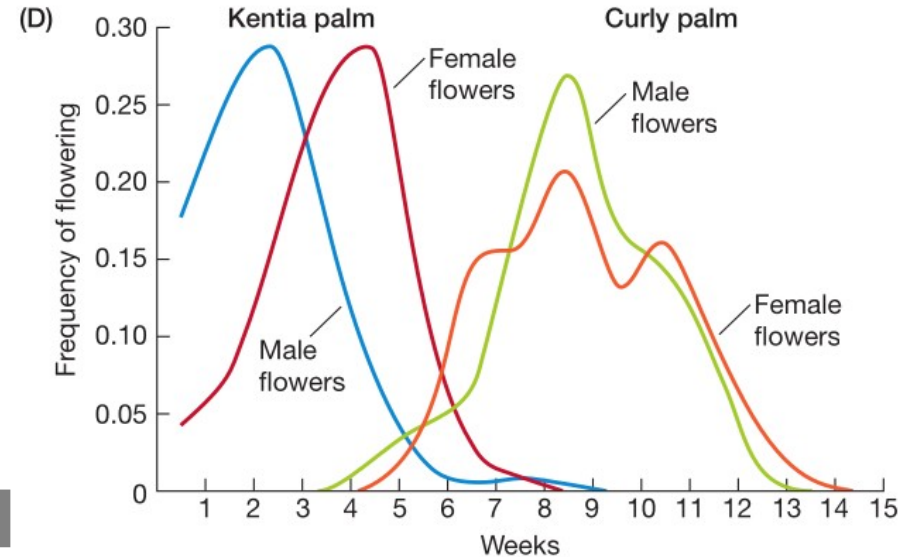
- Μπορεί να προκύψει ειδογένεση όταν δεν υπάρχει γεωγραφική απομόνωση και η ροή γονιδίων είναι παρούσα;
 - Πρέπει να δημιουργηθεί ένας βιολογικός φραγμός



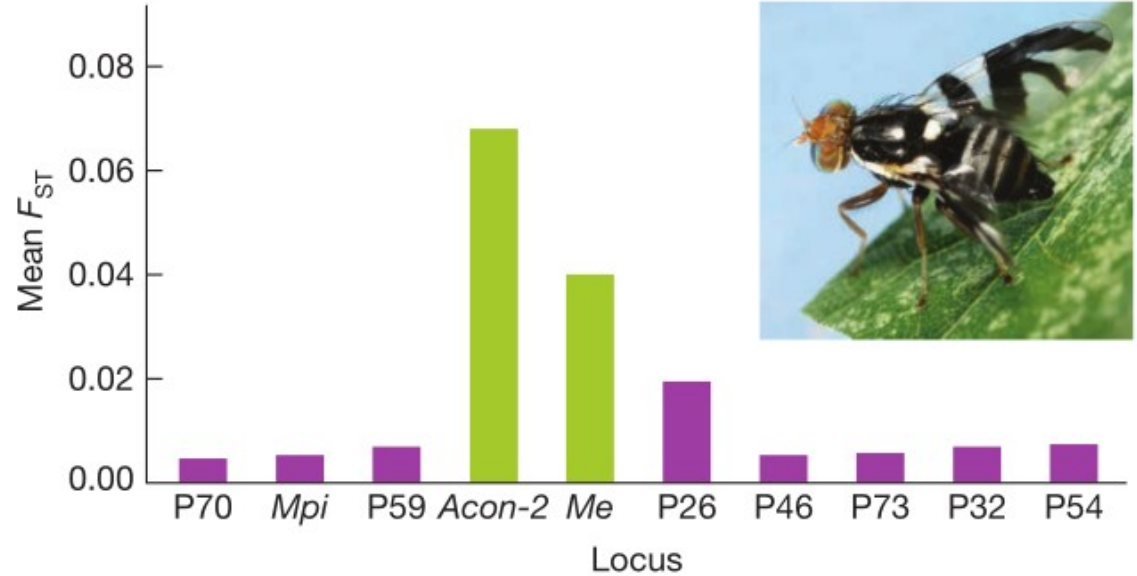
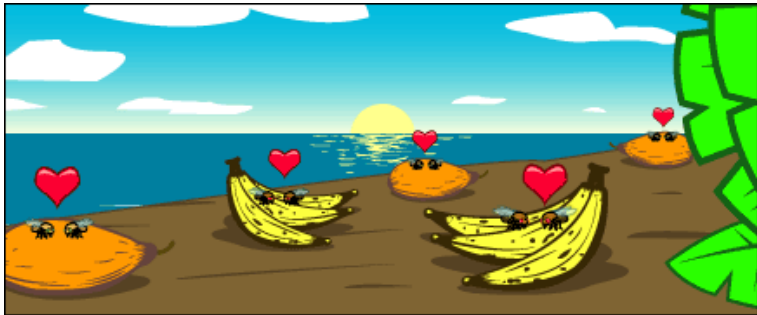
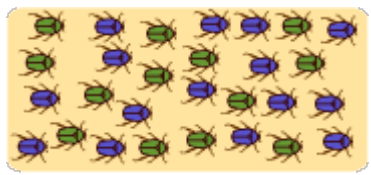
Συμπάτρια ειδογένεση



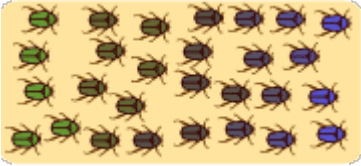
Οι φοίνικες του νησιού Lord Howe είναι από τα καλύτερα παραδείγματα συμπατρικής ειδογένεσης. (A) Το νησί Lord Howe είναι μικρό και απομακρυσμένο, μεταξύ Αυστραλίας και Νέας Ζηλανδίας. (B) Ο φοίνικας *Howea forsteriana* και (C) *H. belmoreana*. (D) Ο χρόνος ανθοφορίας των δύο ειδών εμφανίζει ελάχιστη επικάλυψη. Κάθε φυτό έχει μια φάση κατά την οποία ανοίγουν τα αρσενικά άνθη, που αρχίζει λίγο πριν αρχίσουν να ανοίγουν τα θηλυκά άνθη.



Συμπάτρια ειδογένεση



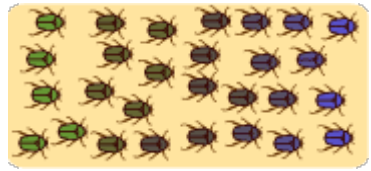
Γονιδιωματικές διαφορές στη μύγα *Rhagoletis pomonella*, στην οποία οι πληθυσμοί που σχετίζονται με διαφορετικά φυτά ξενιστές έχουν αποκλίσει λόγω της φυσικής επιλογής. Η διαφορά στη συχνότητα των αλληλόμορφων μεταξύ των πληθυσμών μετράται με το F_{ST} για πολλούς τόπους σε ένα χρωμόσωμα. Οι τόποι με σημαντικές διαφορές συχνότητας αλληλόμορφων μεταξύ δειγμάτων από διαφορετικούς πληθυσμούς ξενιστών εμφανίζονται με πράσινο χρώμα. Αυτοί οι τόποι και αρκετοί από αυτούς που εμφανίζονται με μοβ, πιστεύεται ότι είναι κοντινά γονίδια που συμβάλλουν στην αναπαραγωγική απομόνωση.



Παραπάτρια ειδογένεση

- Μια ενδιάμεση μορφή ειδογένεσης, ανάμεσα στην αλλοπάτρια και τη συμπάτρια
- Απομόνωση χωρίς φυσικό φραγμό
- Συνεχόμενοι πληθυσμοί που εκτείνονται σε μια μεγάλη γεωγραφική περιοχή
 - Η απόσταση εμποδίζει τη ροή γονιδίων σε όλη την έκταση του πληθυσμού
 - Τα άκρα είναι απομονωμένα αλλά οι κοντινές περιοχές όχι
- Η επιλογή πρέπει να είναι πολύ ισχυρή προκειμένου να υπερνικήσει τη γονιδιακή ροή (τα υβρίδια πρέπει να έχουν σημαντικά χαμηλότερη αρμοστικότητα από τους καθαρούς τύπους
 - μειονέκτημα του ετεροζυγώτη

Παραπάτρια ειδογένεση



Ειδογένεση με γονιδιακή ροή: υπάρχει απόκλιση χρώματος σαυρών στη λευκή άμμο και σε ενδιαιτήματα σκούρου εδάφους. Πολλαπλά πυρηνικά γονίδια δείχνουν ότι οι γονότυποι διαφέρουν έντονα μεταξύ των οικοτόπων στο *Holbrookia maculata* και λιγότερο στο *Sceloporus undulatus*. Κάθε γραμμή αντιπροσωπεύει τον γονότυπο ενός ατόμου. Η αναλογία μιας ράβδου που είναι πράσινη δείχνει την πιθανότητα, με βάση τον γονότυπο μιας σαύρας, ότι το άτομο ανήκει σε έναν ξεχωριστό πληθυσμό λευκής άμμου και η αναλογία που με μπλε ότι ανήκει σε έναν ξεχωριστό πληθυσμό σκούρου εδάφους. Οι ράβδοι με ενδιάμεσες ποσότητες πράσινου και μπλε υποδεικνύουν ότι το άτομο έχει μικτό γονότυπο.

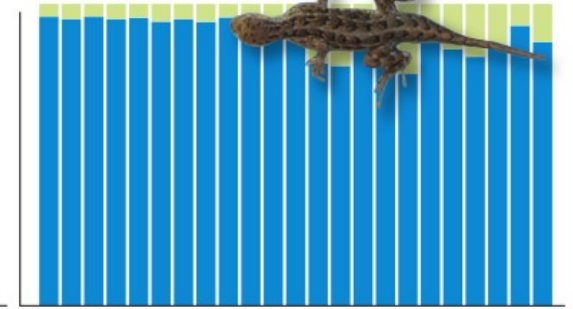
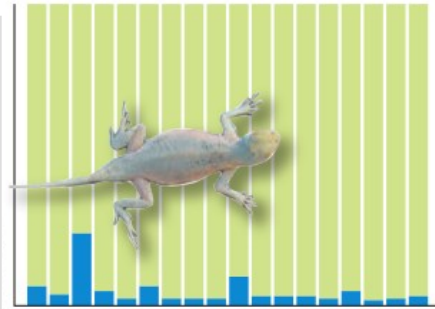
White sand



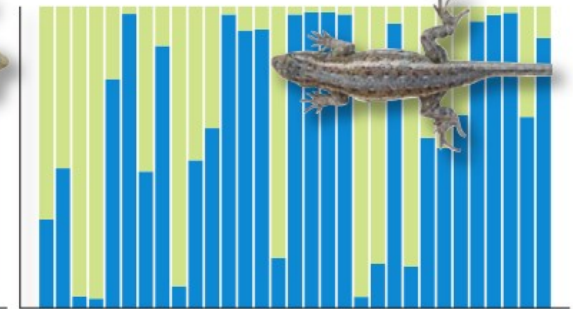
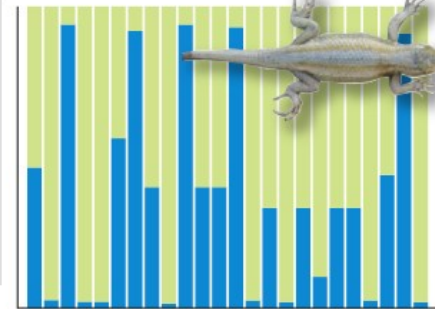
Dark soil



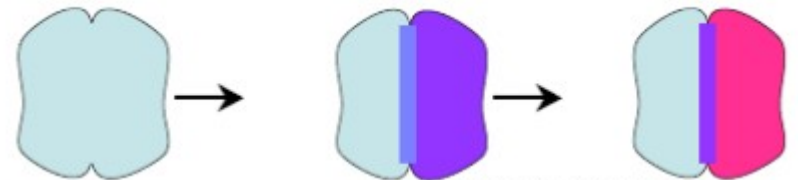
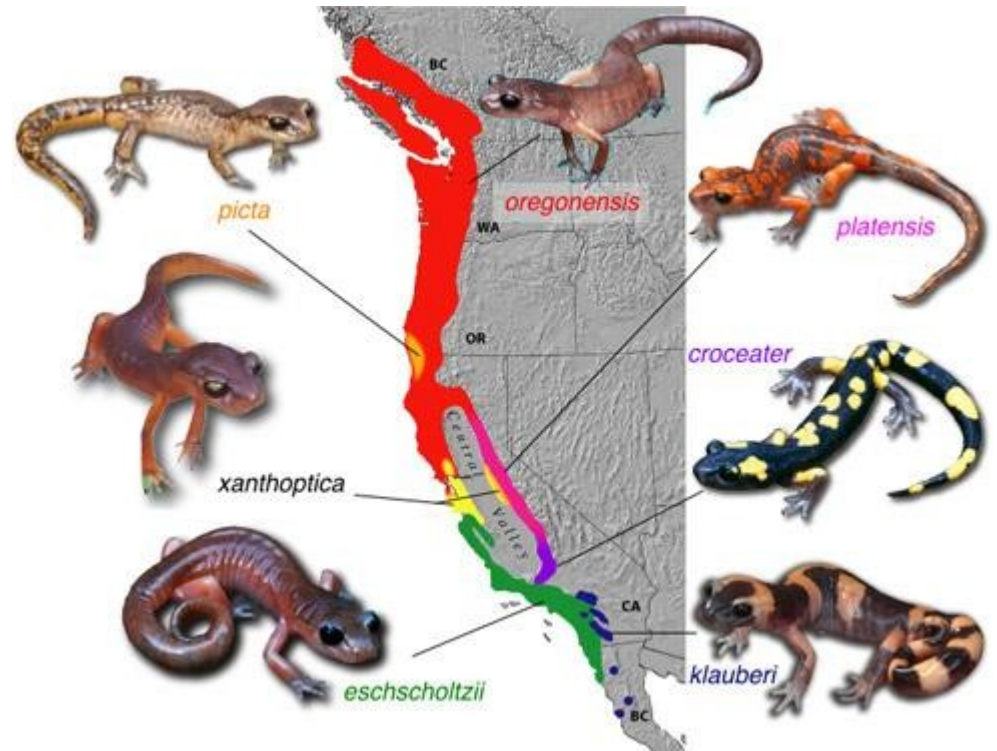
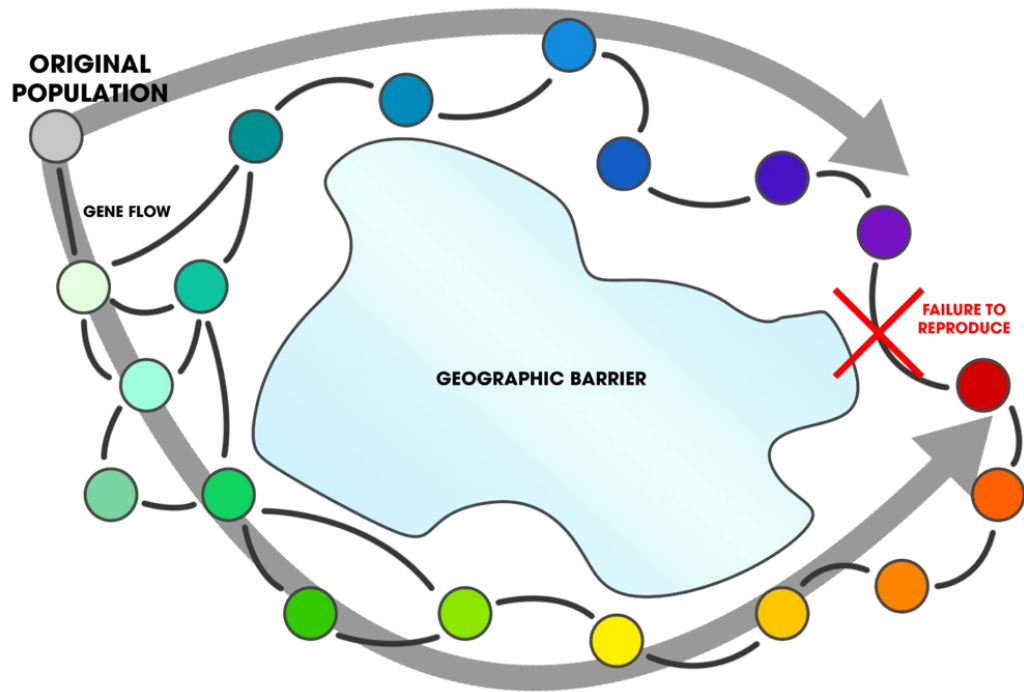
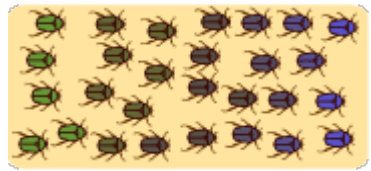
Holbrookia maculata



Sceloporus undulatus



Παραπάτρια ειδογένεση

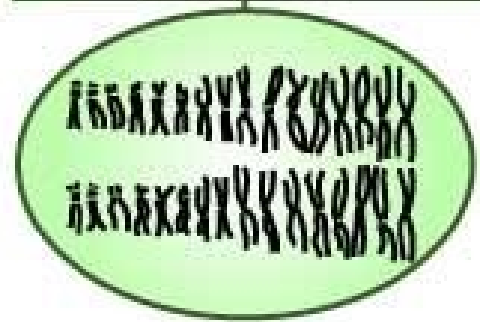
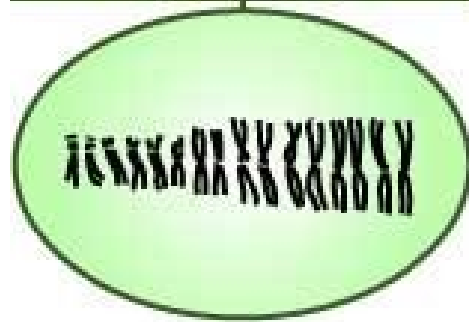


Ειδογένεση μέσω πολυπλοειδίας

Μειωτικά σφάλματα μπορεί να οδηγήσουν σε βιώσιμα άτομα με πολυπλοειδές γονιδίωμα (συνήθως $4n$).

Ένα πολυπλοειδές άτομο είναι άμεσα απομονωμένο από τον υπόλοιπο πληθυσμό, αφού οι απόγονοι ενός $2n$ και ενός $4n$ ατόμου θα ήταν $3n$ – συνήθως μη-βιώσιμο

Παράδειγμα, φυτά του γένους *Anemone*



Ειδογένεση μέσω μετάλλαξης

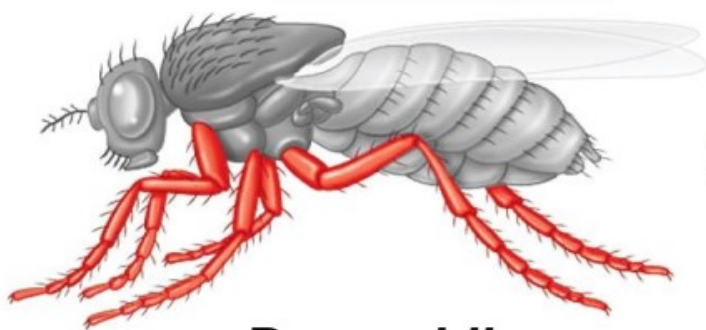
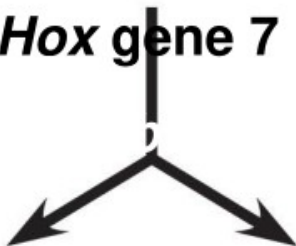


Hox gene 6

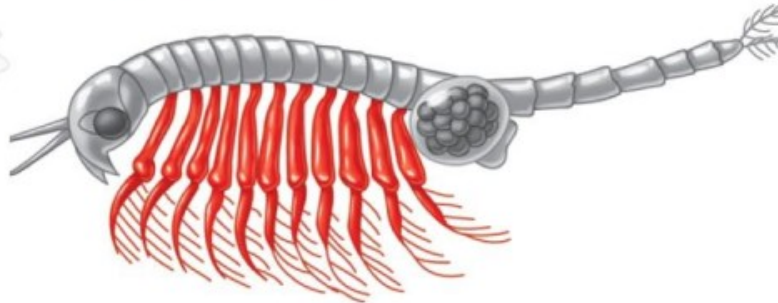
Hox gene 7

Hox gene 8

About 400 mya



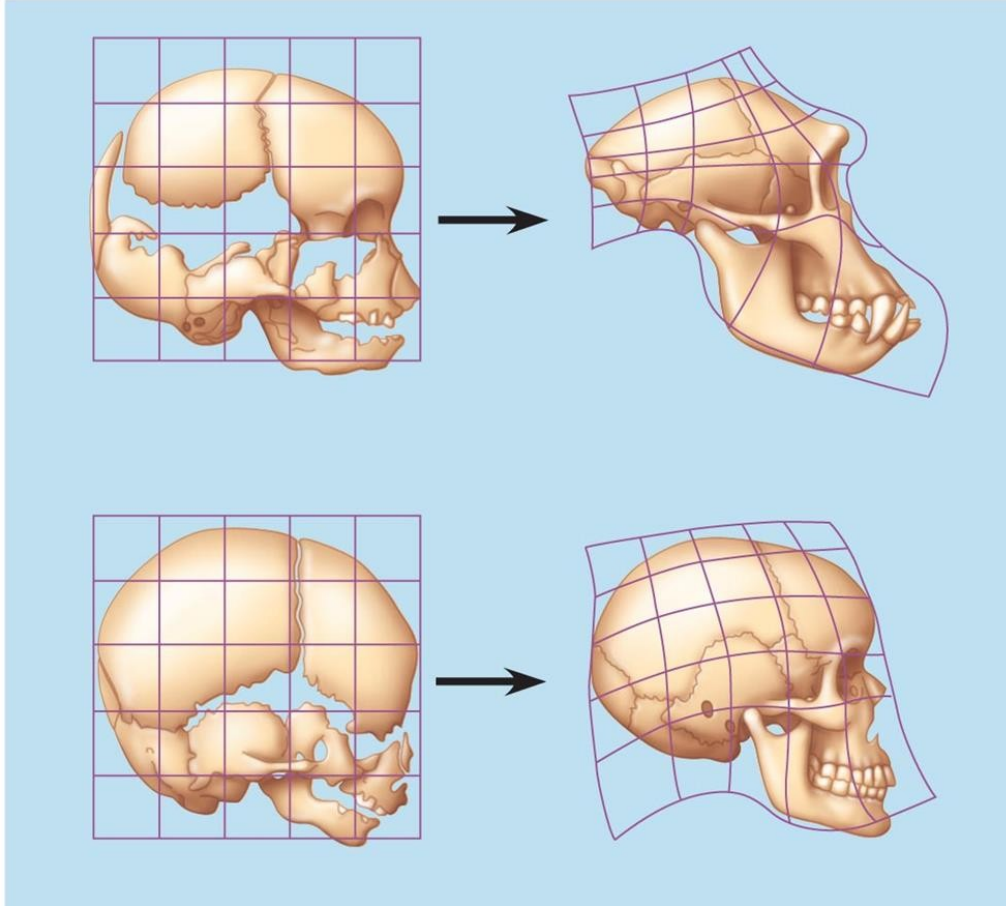
Drosophila



Artemia

Αν συμβεί μετάλλαξη σε σημαντικό γονίδιο που ελέγχει την ανάπτυξη, μπορεί να προκύψει αυτόματα αναπαραγωγική ασυμβατότητα

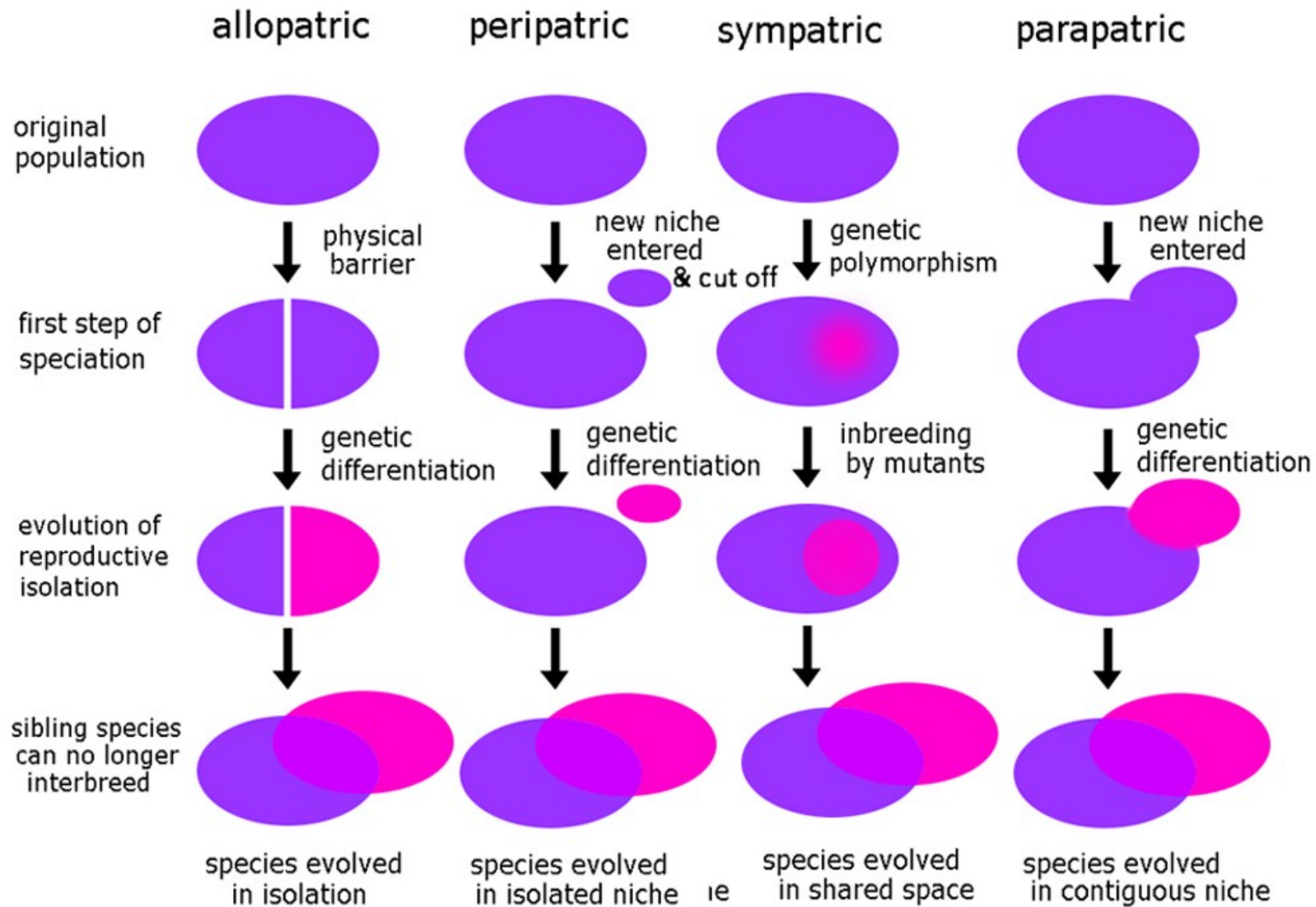
**Αυτόματη
ειδογένεση**



Heterochrony / neotony

Η ανάπτυξη των χαρακτήρων ακολουθεί διαφορετικό χρονικό μοτίβο.

Κάποια χαρακτηριστικά του ανθρώπου θεωρείται ότι εξελίχτηκαν από συντομότερη διαφοροποίηση χαρακτήρων του χιμπατζή.



Thank you

