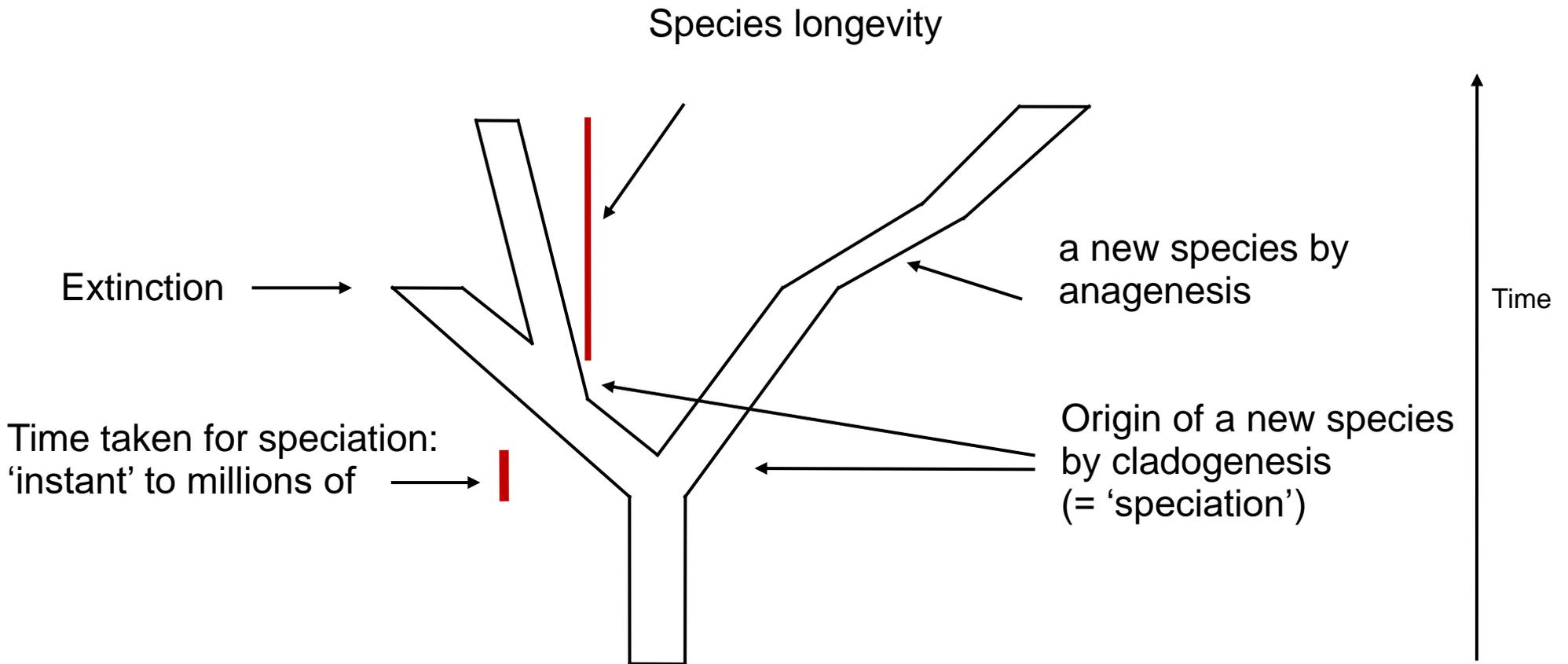


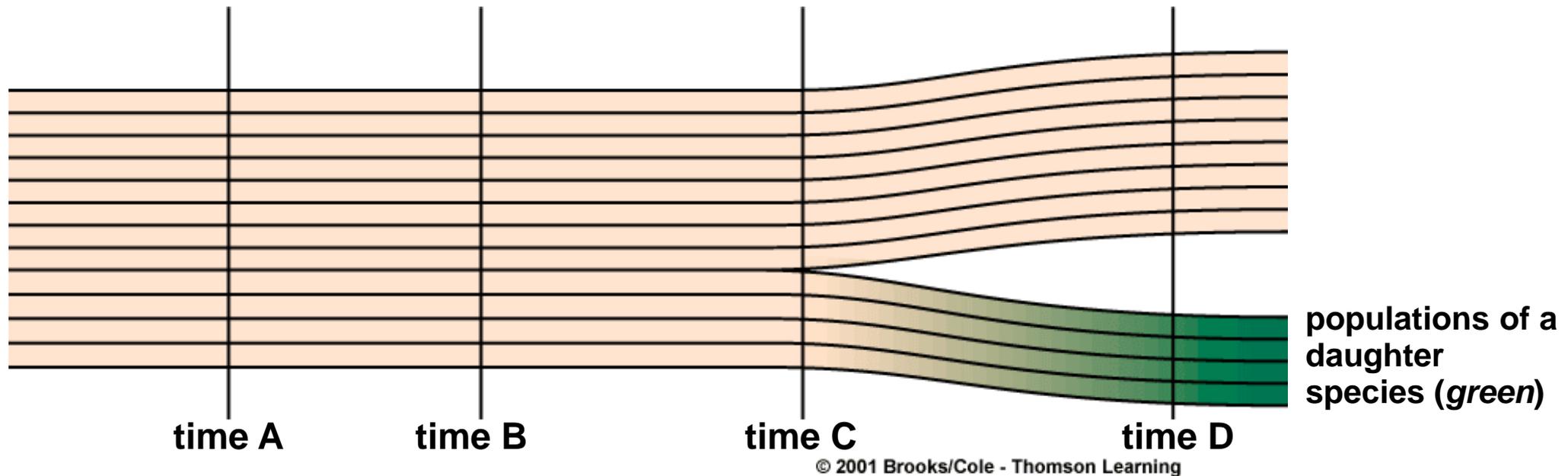
Diversità di specie

- La diversità di specie è generata da un eccesso netto di cladogenesi sull'estinzione



Cambiamenti nel tempo delle frequenze alleliche possono portare a SPECIAZIONE

populations of one species (*gold*)



La speciazione è il risultato di processi di isolamento e divergenza

L'isolamento è determinato da riduzione del flusso genico.

La divergenza si ha quando mutazione, deriva genetica e selezione agiscono sulle popolazioni separatamente

SPECIAZIONE

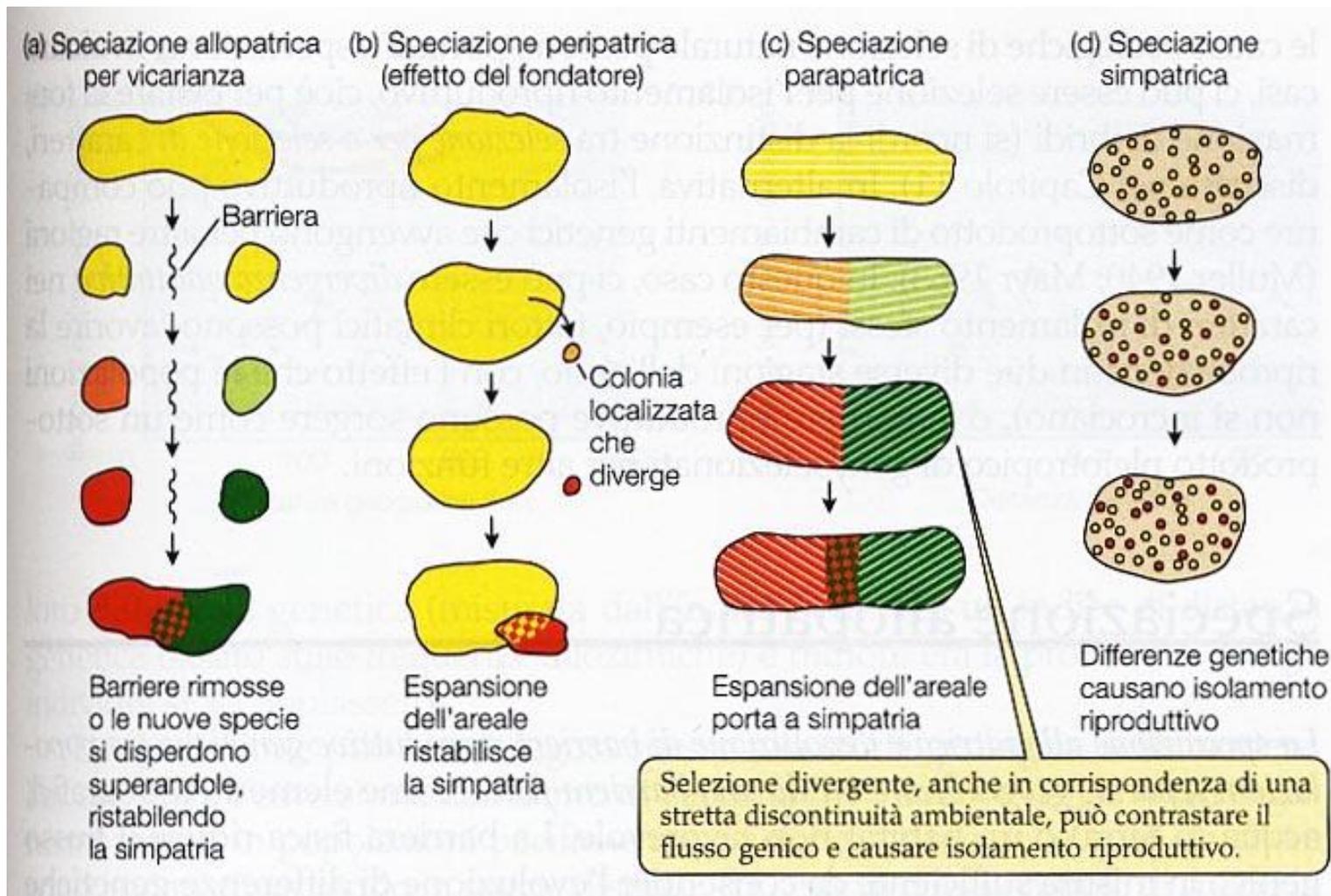
Speciazione: *Evoluzione isolamento riproduttivo in una specie capostipite, che dà origine a due o più specie discendenti*

Vicarianza: Separazione di una popolazione (o di una specie distribuita in modo continuo) in popolazioni disgiunte, a causa dello sviluppo di barriere ecologiche o geografiche. Barriere riproduttive basate sulla divergenza genetica

Speciazione peripatrica: speciazione attraverso la comparsa di isolamento riproduttivo in popolazioni peripatriche, come conseguenza della combinazione di deriva genetica e selezione naturale (transilienza o speciazione per transizione di picco)

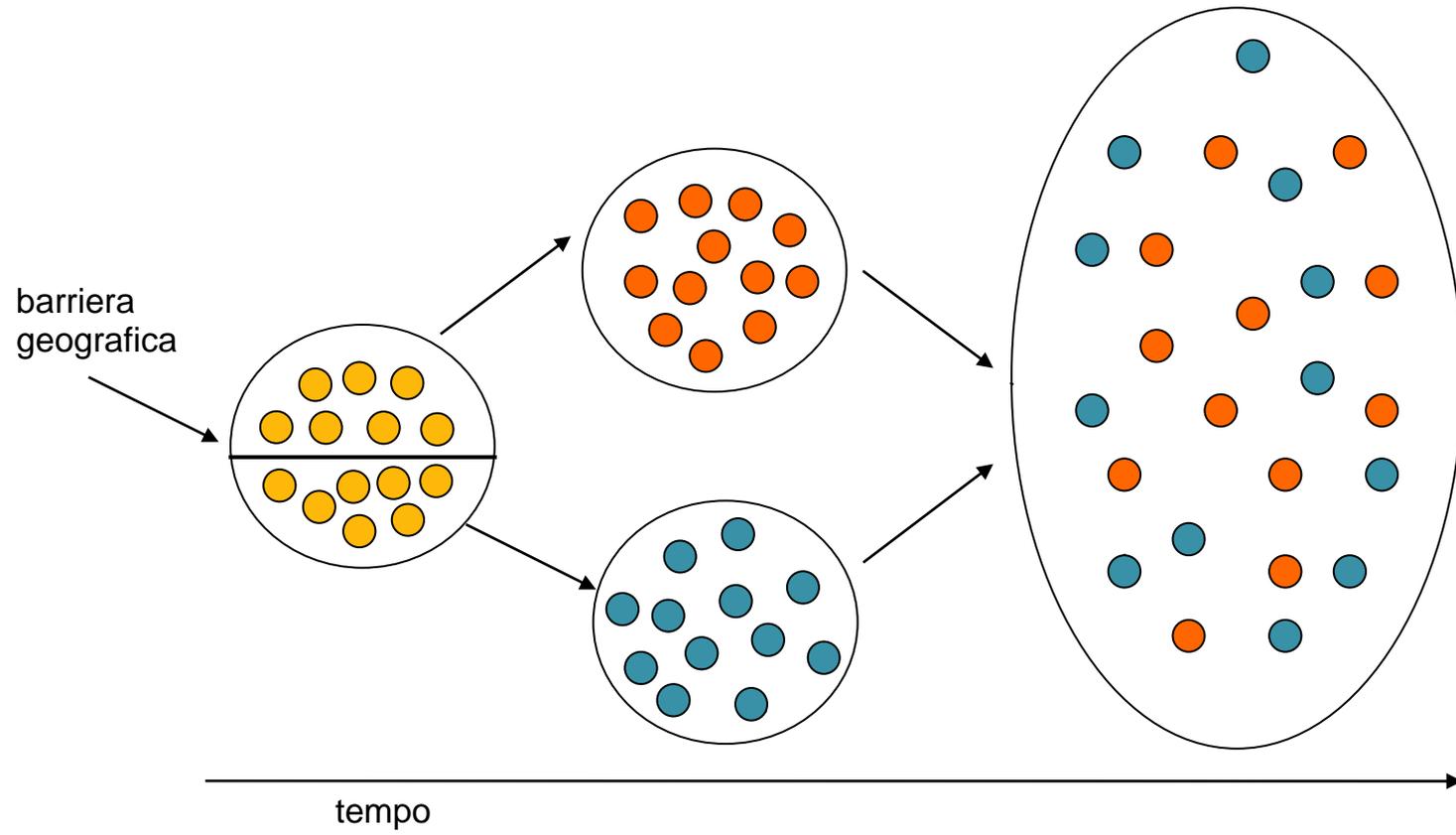
Speciazione parapatrica: speciazione attraverso la comparsa di isolamento riproduttivo in popolazioni parapatriche, cioè che occupano regioni confinanti.

Speciazione simpatica: speciazione attraverso la comparsa di isolamento riproduttivo in popolazioni simpatiche, cioè che occupano la stessa regione geografica.



Rappresentazione schematica di stadi successivi nel processo di speciazione, secondo quattro diversi modi di speciazione che differiscono per il contesto geografico

Speciazione allopatrica

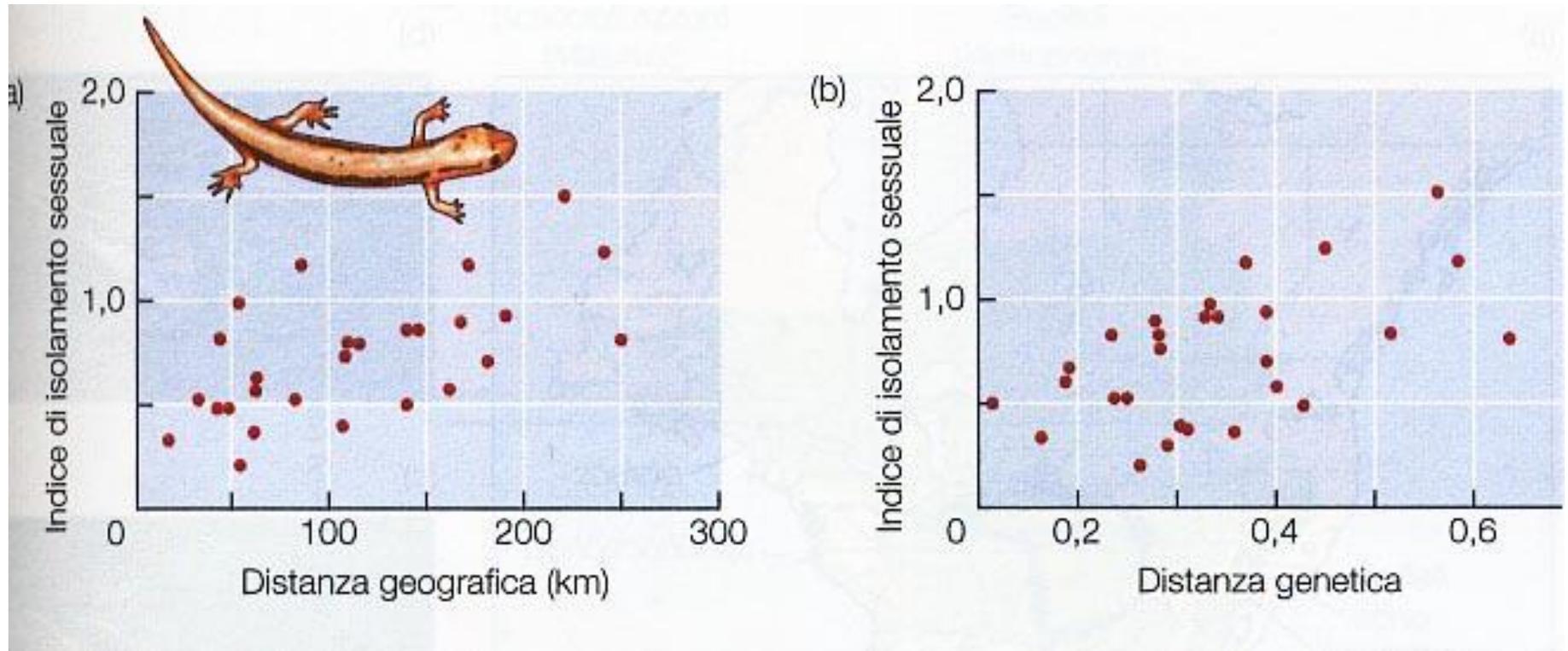


Speciazione allopatrica Si ha quando il flusso genico è inizialmente impedito da una barriera fisica che isola le popolazioni:

- Processi geologici che frammentano una popolazione: formazione di montagne, movimenti di ghiacciai, prosciugamento di laghi, ecc
- Piccole popolazioni possono rimanere isolate dopo una migrazione
- L'estensione della barriera necessaria a isolare le popolazioni dipende dalla capacità dell'organismo di disperdersi (mobilità degli animali, movimento di polline, semi e spore nelle piante)

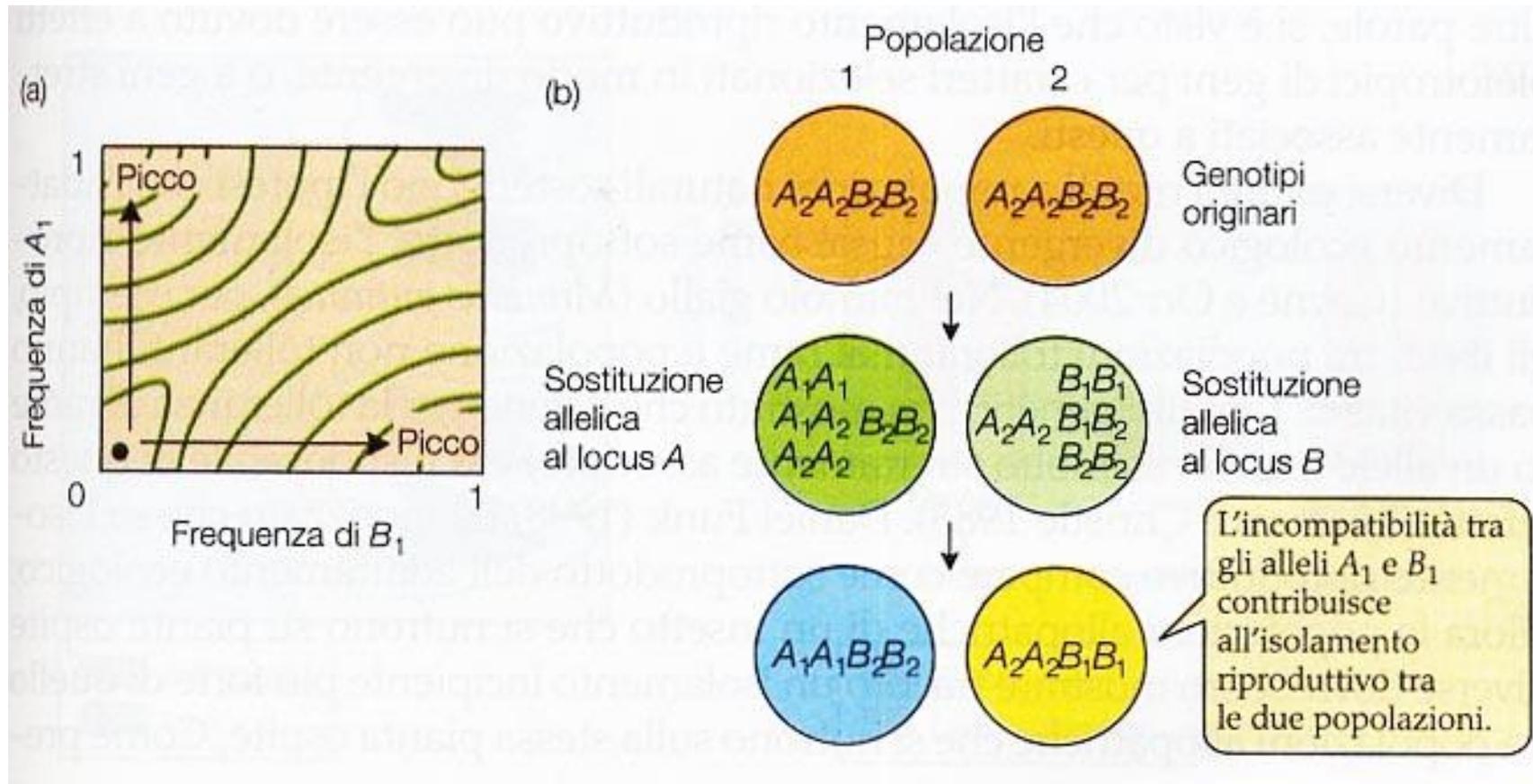
Es. I due bordi del Grand Canyon sono abitate dalla stessa specie di uccelli ma da due specie distinte di scoiattoli





Il grado di isolamento sessuale tra le popolazioni della salamandra *Desmognathus ochrophaeus* è correlato con (a) la distanza geografica tra le popolazioni e con (b) la loro distanza genetica

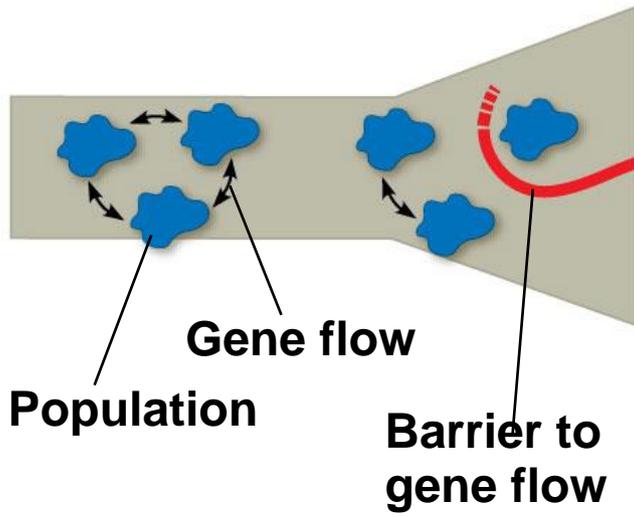
Meccanismi di speciazione allopatrica vicariante

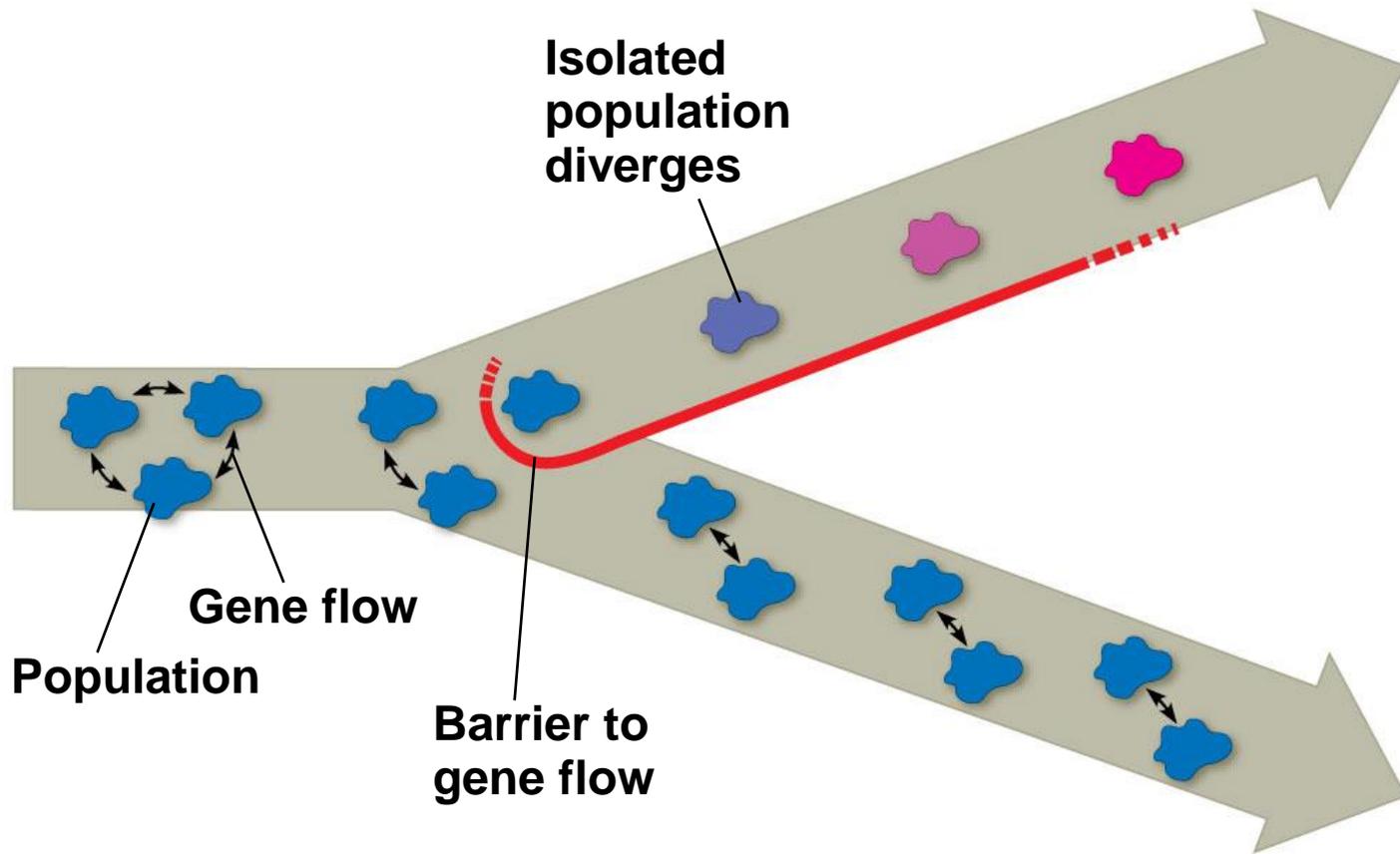


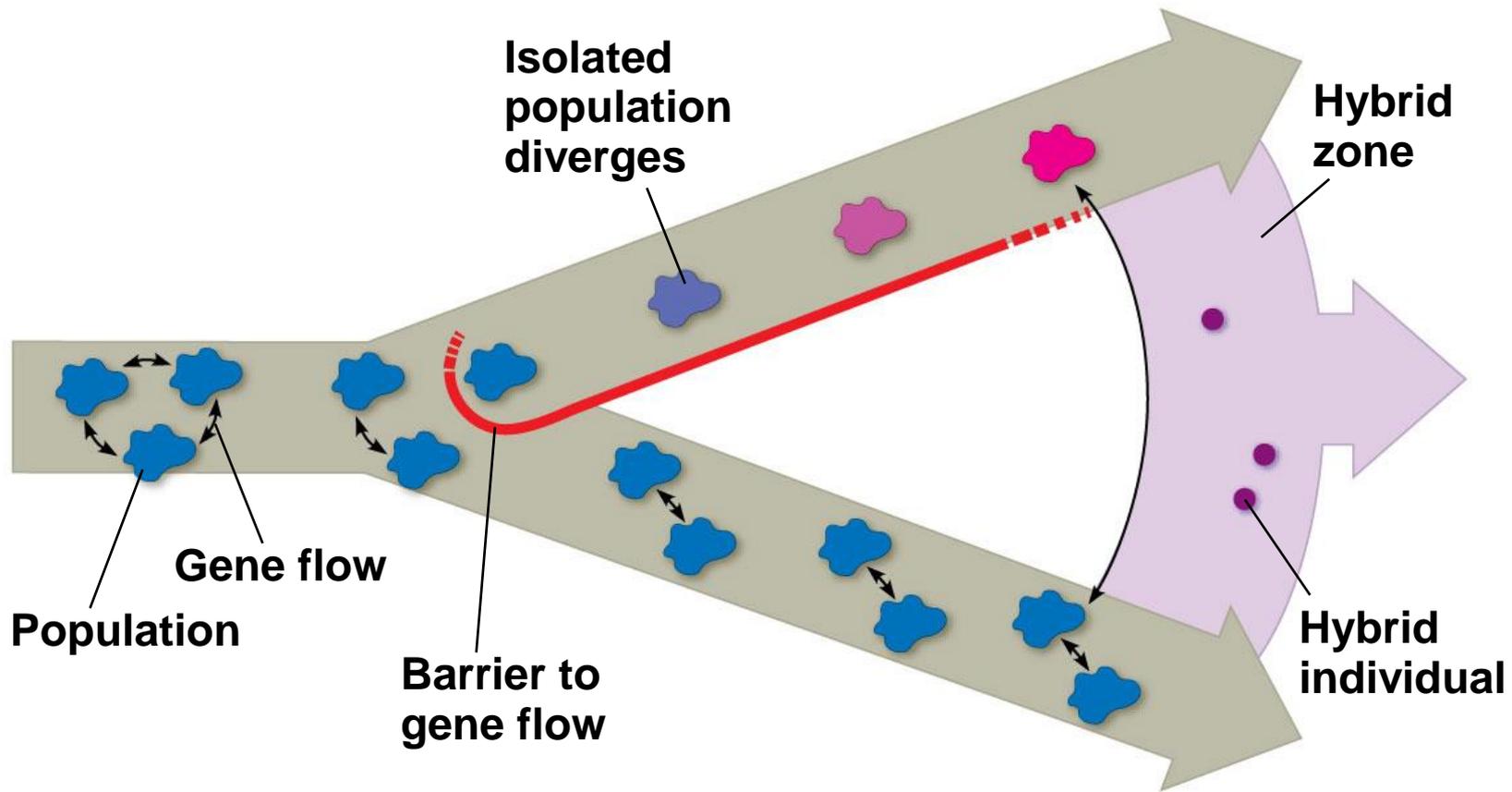
Il modello di Dobzhansky-Muller per la sostituzione allelica che porta a isolamento riproduttivo tra due popolazioni, ciascuna inizialmente composta di genotipi $A_2A_2B_2B_2$.

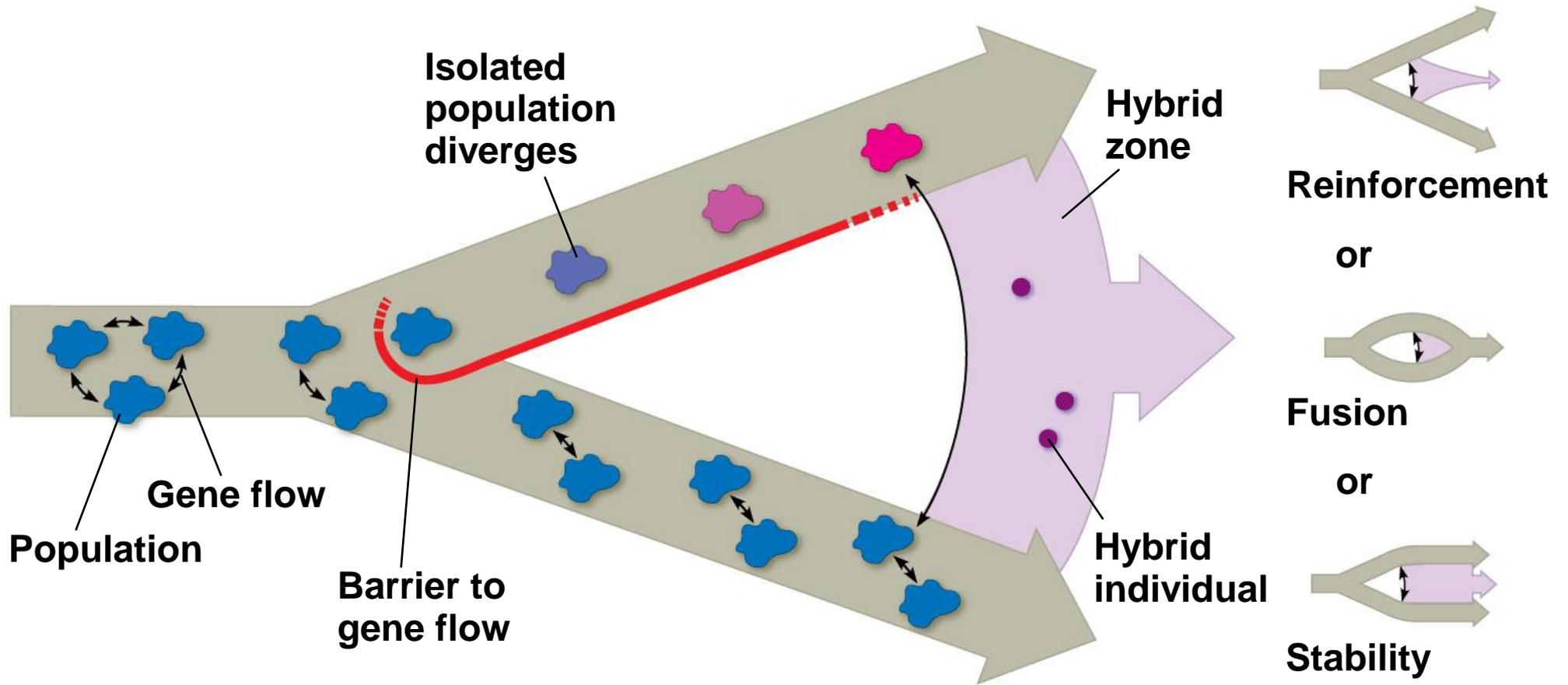
Le barriere riproduttive si basano su differenze a due o più loci che hanno effetti complementari sulla fitness (la fitness dipende dall'azione combinata degli alleli "compatibili" tra i loci).

La speciazione è un effetto della selezione che causa evoluzione di differenze genetiche, che a loro volta creano incompatibilità pre-zigotica/post-zigotica.



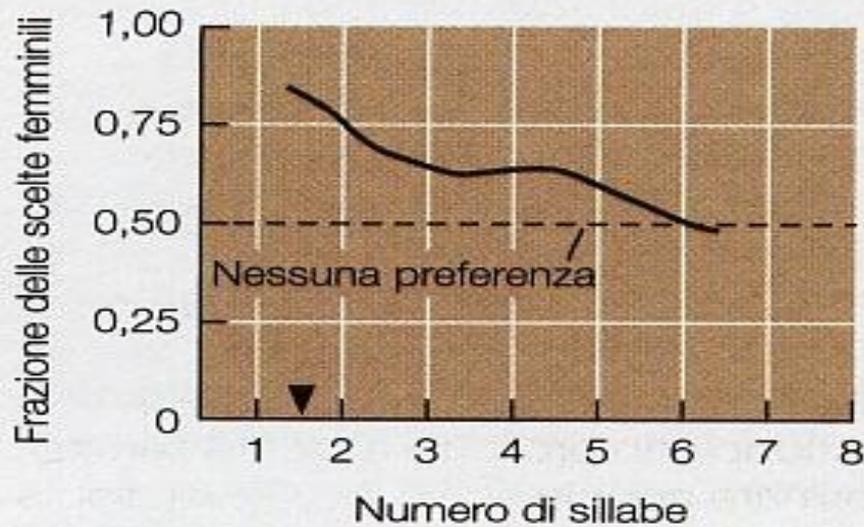






SELEZIONE SESSUALE E SPECIAZIONE

(a) Mediterraneo



(b) Pirenei



La selezione favorisce l'evoluzione di barriere riproduttive pre-zigotiche, sessuali, per evitare la formazione di progenie ibrida a bassa fitness

Selezione sessuale divergente per il canto dei maschi nell'ortottero *Ephippinger ephippinger*. (a) Le femmine della popolazione mediterranea impongono una selezione direzionale per un numero minore di sillabe. (b) Le femmine dei Pirenei impongono una selezione per un numero di sillabe maggiore

Speciazione simpatica

come insorge ed è mantenuto l'isolamento?

Speciazione simpatica

In un ambiente eterogeneo

1. una popolazione evolve un polimorfismo genetico: preferenze per l'habitat, per gli ospiti;
2. tra le forme che presentano le diverse preferenze si instaurano barriere di isolamento riproduttivo.

COME INSORGONO TALI BARRIERE?

- a) *Scelta dell'habitat*
- b) *pleiotropia, geni che adattano gli individui ad un determinato ambiente, favoriscono determinati accoppiamenti;*
- c) *mutazione di geni modificatori le scelte di accoppiamento;*
- d) *adattamento ad ospiti che si sviluppano in tempi diversi*

Rates of Speciation

- The Rift Lakes of East Africa (Lakes Victoria, Tanganyika, and Malawi) contain a diverse assemblage of freshwater cichlid fishes (e.g., 1000 of the 1300 species that are known worldwide)
- Many have very specific feeding strategies and habitat preferences
- Many of elaborate colors and behavioral studies suggest that sexual selection is intense
- For a long time, biologists have suggested that the cichlid faunas of these lakes are the result of rapid speciation



Figure 9.21 Rift Lake cichlids Many of the cichlid species found in the Rift Lakes of Africa are similar in size and shape. They differ primarily in color and in the morphology of their teeth. (a) The snail dweller cichlid (*Lamprologus brevis*) of Lake Tanganyika nests in empty snail shells. (Ken Lucas/Visuals Unlimited) (b) A Lake Malawi endemic. (Mark Boulton/Photo Researchers, Inc.) (c) The possum cichlid (*Haplochromis livingstonii*), also from Lake Malawi. (Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.)

Cichlids cont.

- For a long time, biologists have suggested that the cichlid faunas of these lakes are the result of rapid speciation

TABLE 9.4 Cichlid species in the Rift Lakes of Africa

	Age of lake (years)	Total number of cichlid species	Number of endemic cichlids
Lake Victoria	<1,000,000	300	Almost all
Lake Malawi	1,000,000 to 2,000,000	500	All but 4
Lake Tanganyika	Around 2,000,000	171	Almost all

Cichlids cont.

- The longstanding idea was that radiation that occurred in each of the lakes was the result of many different founder populations
- However, phylogeny estimates from DNA sequence data suggest that the cichlid fauna of each lake may have descended from a common ancestor (descended from a single population)
- The phylogenetic hypotheses that have been generated to date clearly separate the species found in each lake
- Thus far, no lineage seems to have descendants in more than one lake

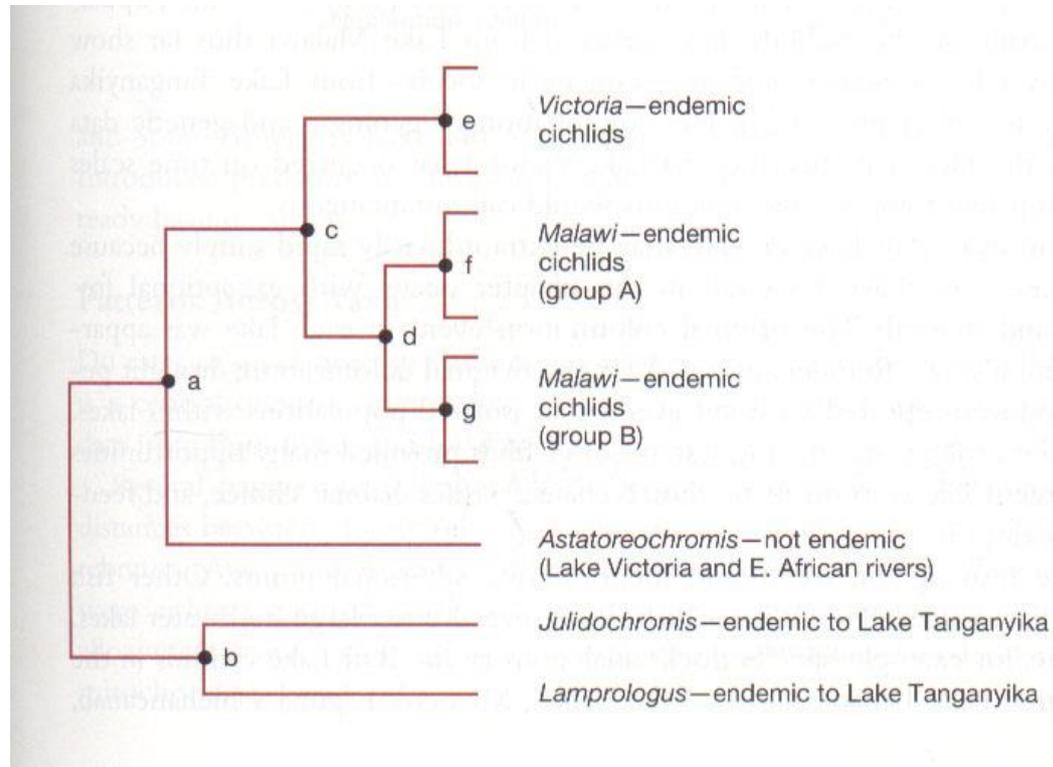


Figure 9.22 A partial phylogenetic tree of Rift Lake cichlids This phylogenetic tree was estimated from sequence differences in mitochondrial DNA (Meyer et al. 1990). The 14 species of cichlids endemic to Lake Victoria, which radiated from node e, are so similar genetically that they cannot be distinguished on the tree and have to be lumped. The 24 species in the study from Lake Malawi, which radiated from node d, fall into two very closely related groups on the tree. Group A species, which radiated from node f, all live in sandy habitats, while Group B species, which radiated from node g, all live in rocky habitats. The Lake Tanganyika endemics in the study radiated from node b.

Cichlids

- If the phylogenetic data are correct then speciation rates for these lakes has been faster than previously envisioned
- There is evidence to suggest that Lake Victoria almost completely dried up some 10-12,000 years ago
- This would suggest that the approximately 300 species of this Lake descended from a common ancestor roughly 10,000 years ago

What is responsible for these rapid rates of evolution?

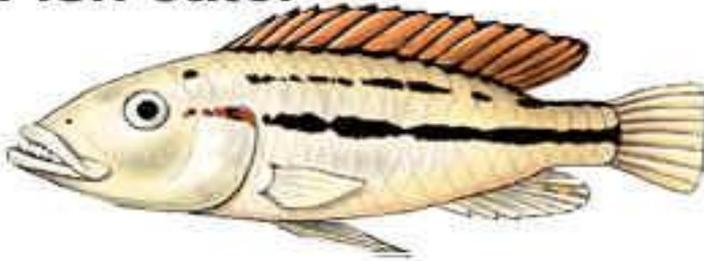
- The original colonization event was apparently from a single founder species
- After the original colonization, periods of drought isolated populations in lakes
- In addition, the ecology and mating systems of these fishes provided numerous opportunities for divergent selection on mate choice characteristics, habitat choice, and feeding strategies

Sympatric Speciation

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

Cichlid Diversity

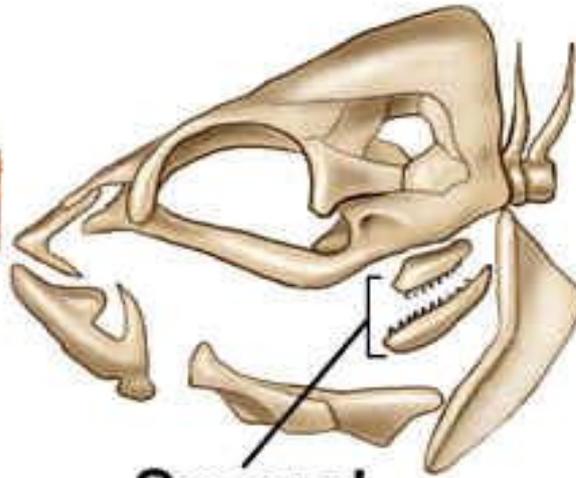
Fish eater



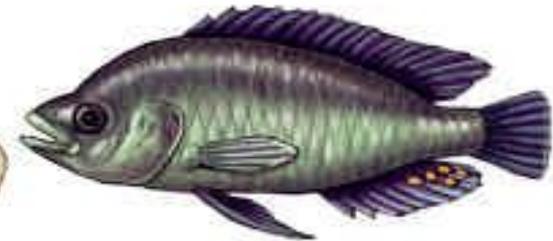
Zooplankton eater



Snail eater



Second set of jaws



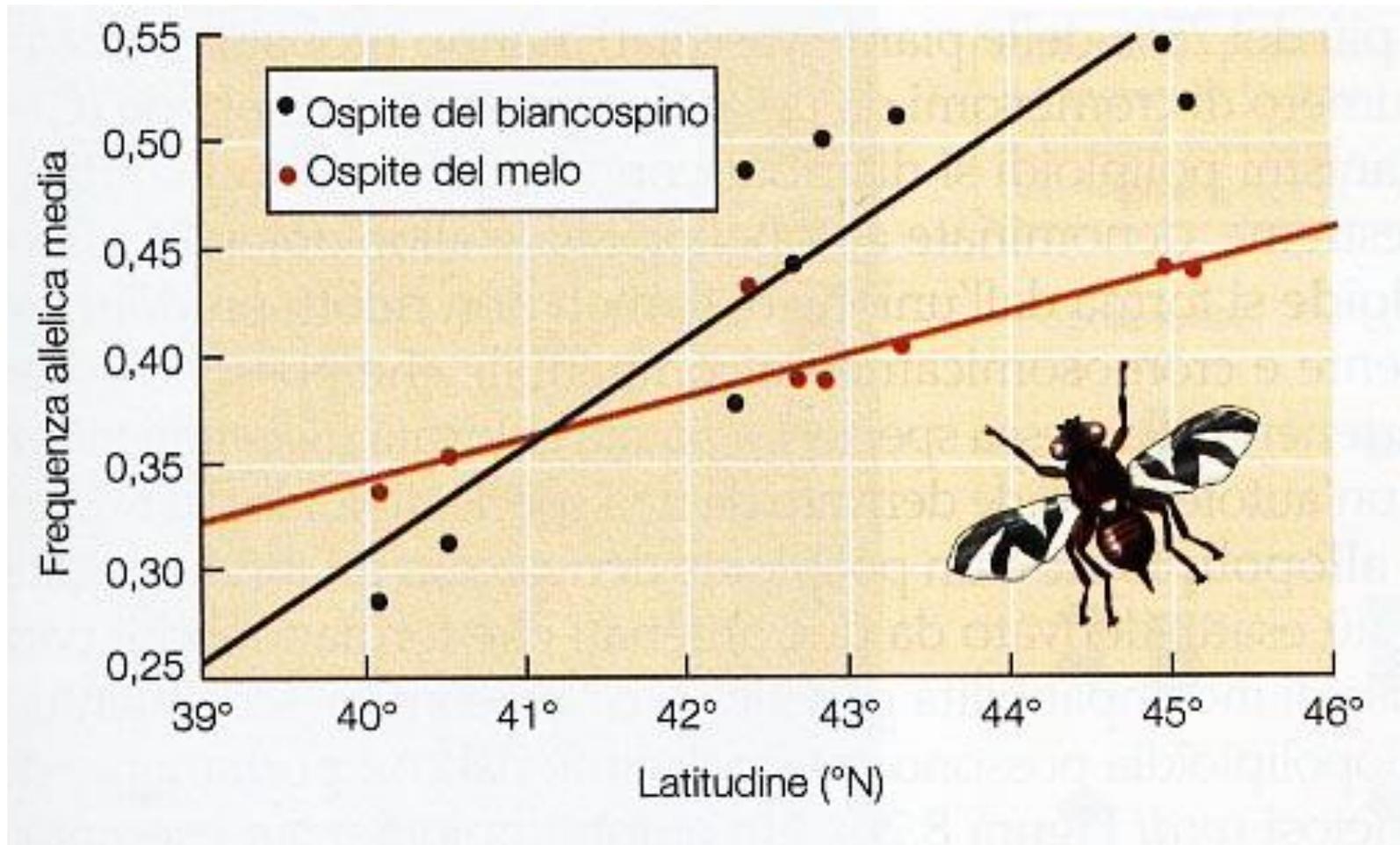
Leaf eater



Algae scraper



Insect eater



Differenziamento genetico tra popolazioni di *Rhagoletis pomonella* raccolte su biancospino e su melo in diversi siti lungo un transetto latitudinale. Scambio genico ridotto da diversi fattori: preferenza per l'ospite, differenza di 3 settimane nella stagione di accoppiamento, anticipato sul melo.

Speciazione per ibridazione

Speciazione per ibridazione è un evento simpatico che dà origine ad una nuova specie che combina i genomi di due o più specie parentali, dalle quali poi risulta riproduttivamente isolata

Ibridazione interspecifica tra taxa che spesso ritornano in contatto

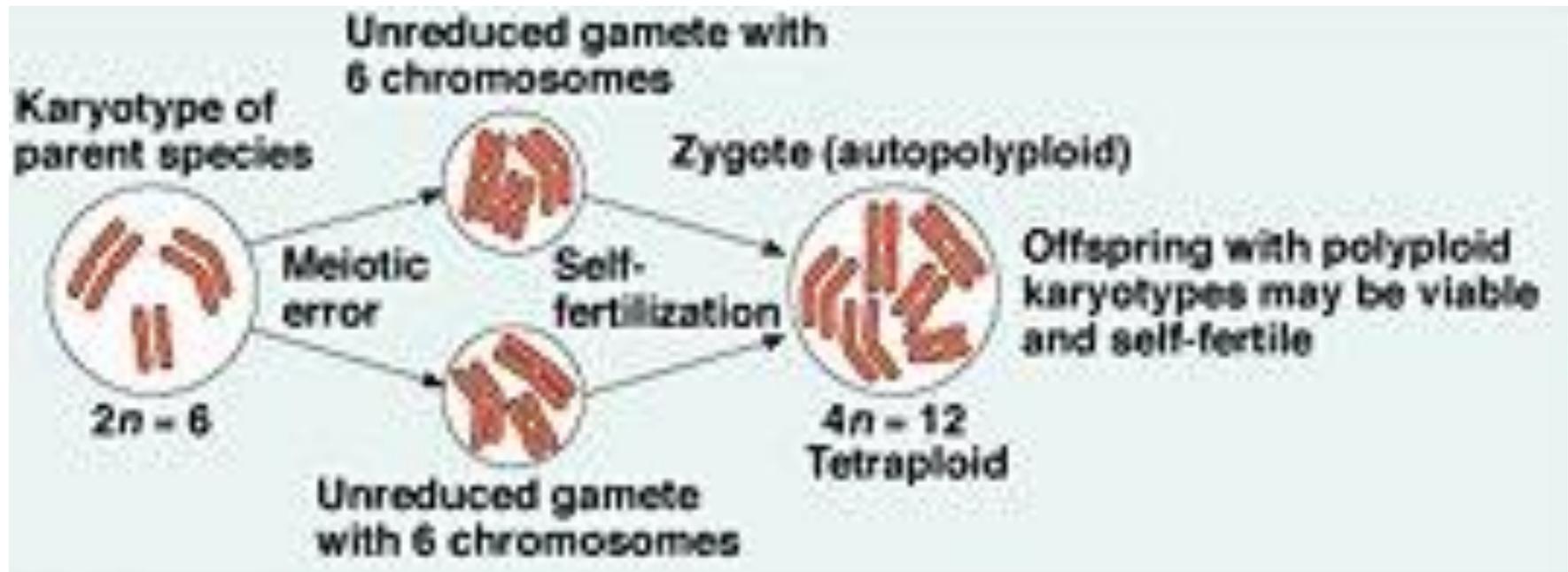
Cambiamenti a livello meiotico

Diverse alternanze di riproduzione:

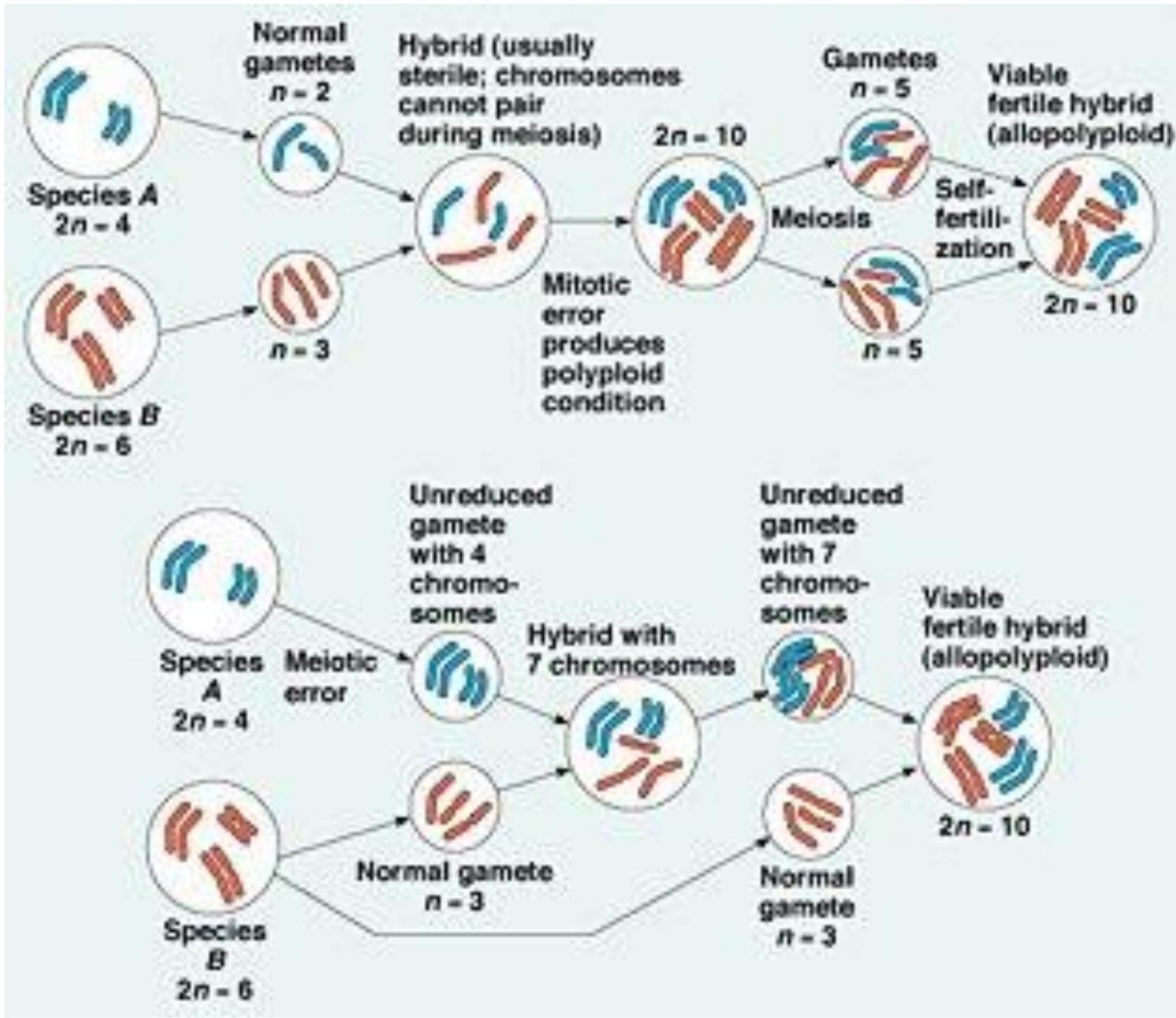
- nelle piante: con alternanza di riproduzione sessuale e vegetativa,
- negli animali: partenogenesi telitoca, ginogenesi, androgenesi, ibridogenesi, autofecondazione obbligatoria.

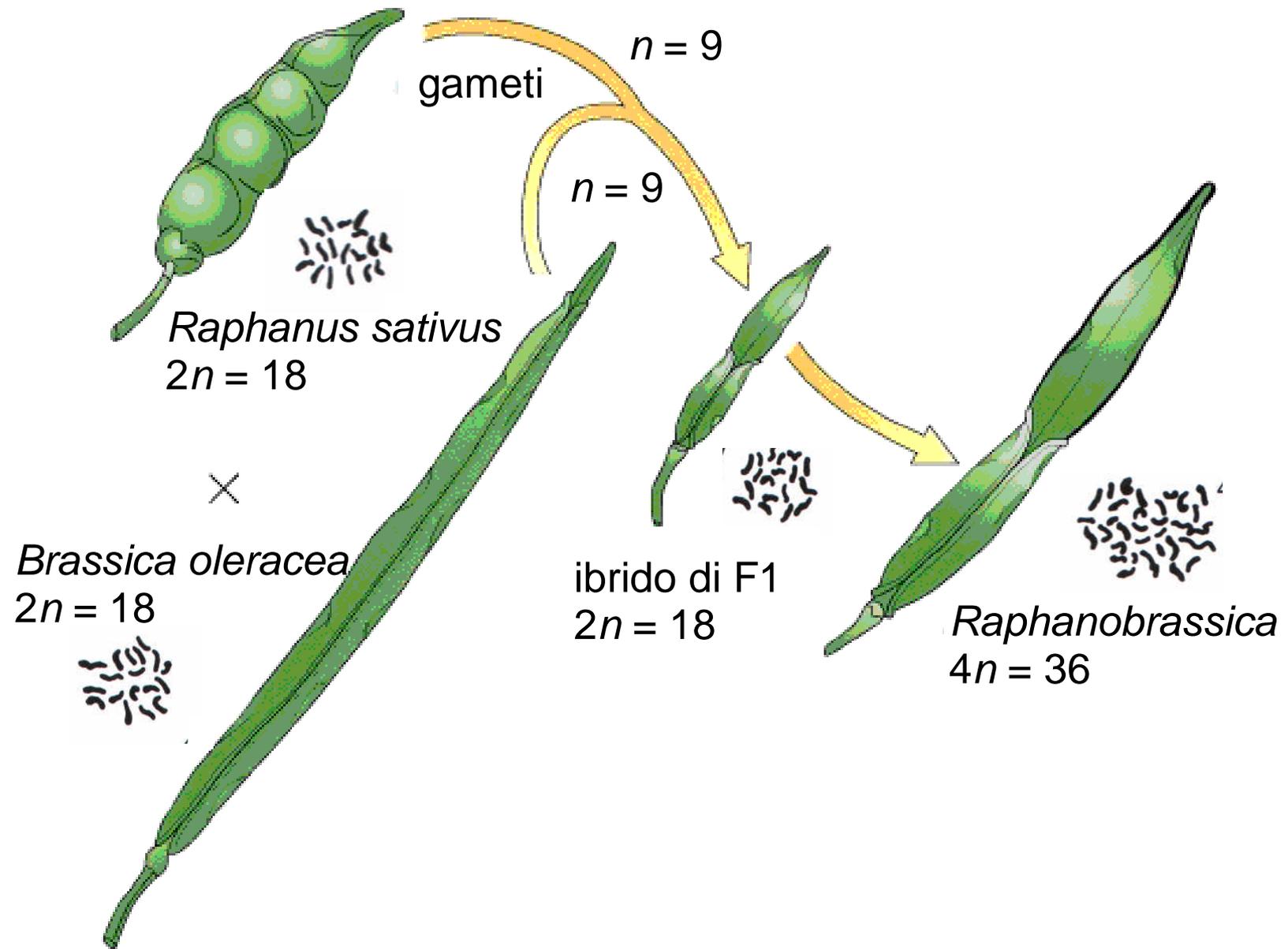
Ulteriori eventi di ibridazione tra taxa ibridi e/o specie affini possono produrre “nuove specie” con un livello di ploidia superiore: EVOLUZIONE RETICOLATA

Autopoliploidia



Allopolyploida





HYBRID SPECIATION

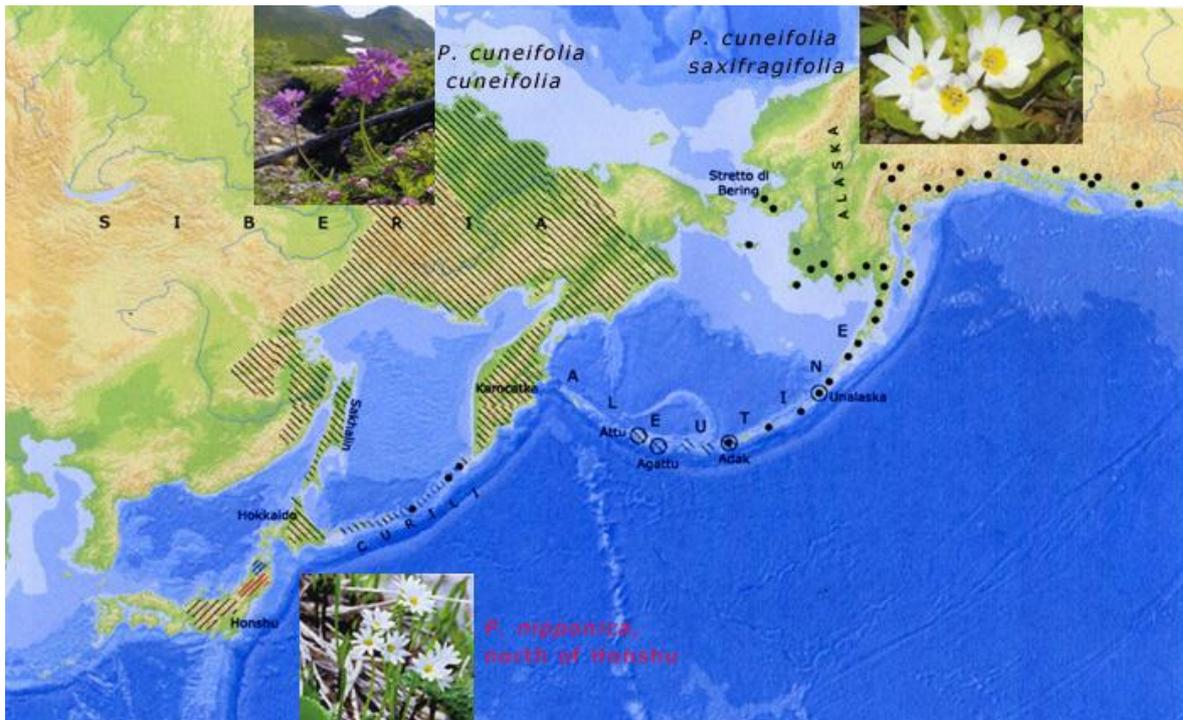
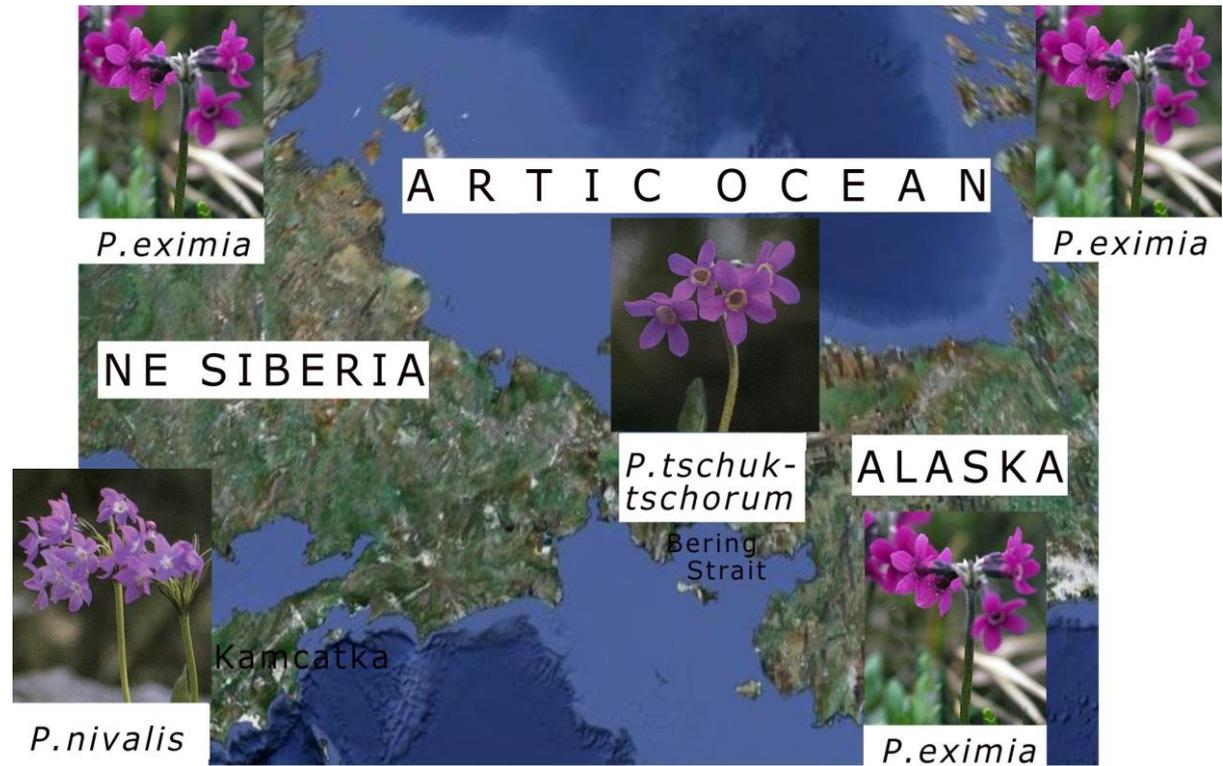
Speciation by hybridization is a sympatric, rapid event (quantum speciation) giving rise to a new species that combines the genomes of two distinct parental species.

hybridization in plants



genera *Primula* (subgenus *Auriculastrum*) and *Dodecatheon*
genus *Dactylorhiza* (*maculata* and *sambucina* groups)

Ranges of diploid *Primula* (*Aleuritia*) *eximia*, *P.* (*A.*) *nivalis* and *P.* (*A.*) *tschuktschorum*. All these three species are diploid and show a circumpolar range in NE Siberia and Alaska



Ranges of diploid *Primula cuneifolia cuneifolia* (section *Cunifolia*, subgenus *Auriculastrum*)

Population genetic

Phylogeny

Phylogeography



Origin, evolution and spread of allotetraploid *Auriculastrum* and *Dodecatheon* and of allohexaploid *Auricula*

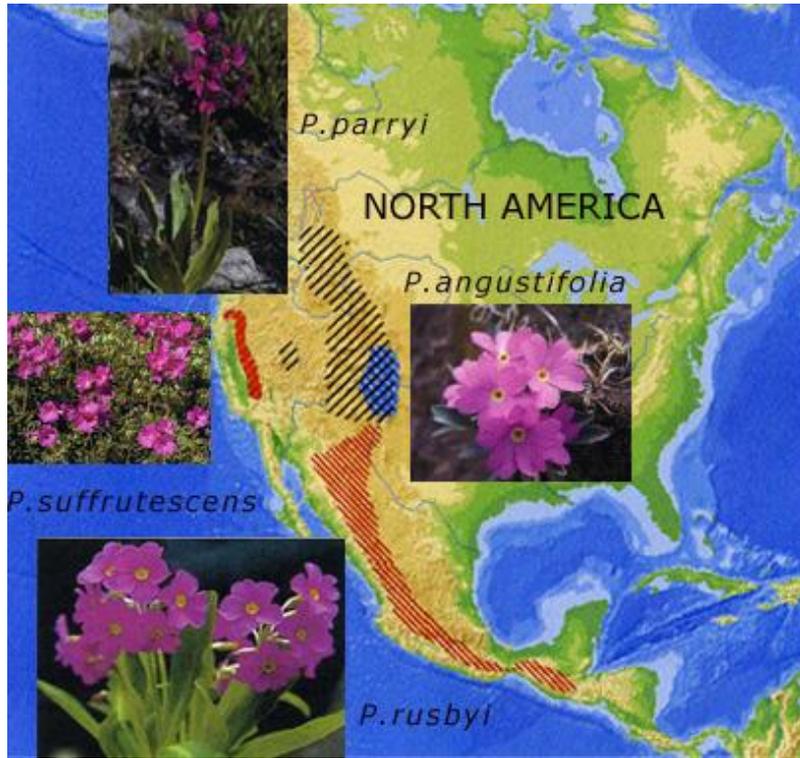
all *Auriculastrum* and *Dodecatheon* polyploid species were found to be allopolyploids

[diploid *Cuneifolia* (*P. cuneifolia*-like) x diploid *Crystallophlomis* (*P. eximia*, *P. nivalis*, *P. tschuktschorum*)
→ allodiploid hybrids → polyploidization → allotetraploid *Auriculastrum* and *Dodecatheon* species].



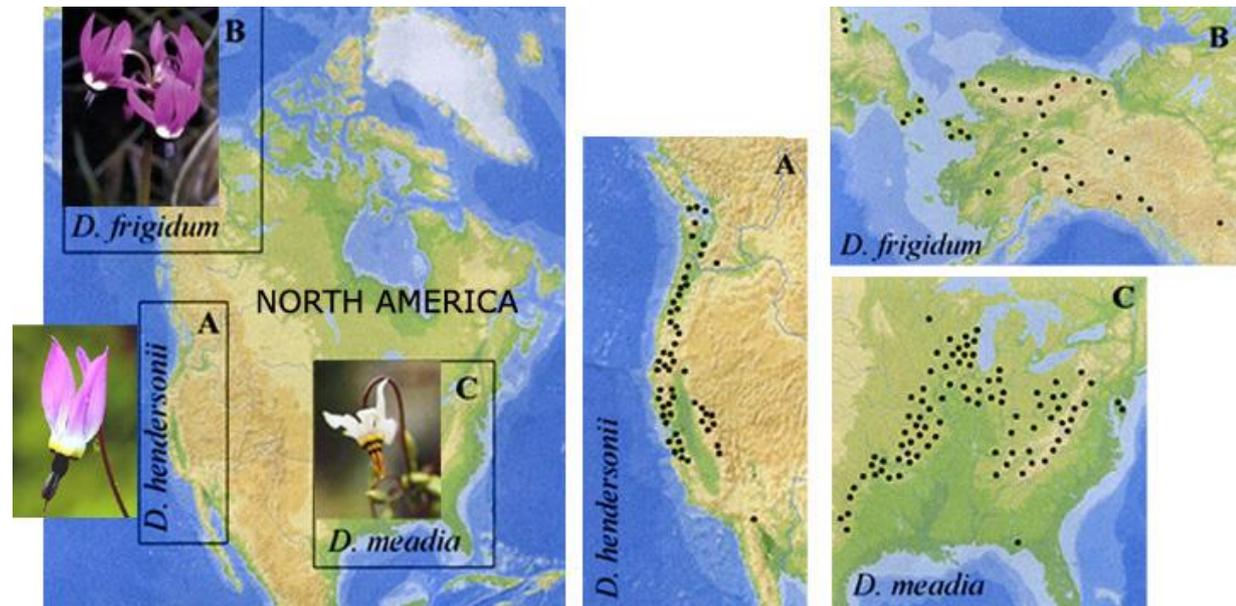
***Auricula* species was found to be allohexaploid**

[diploid *Cuneifolia* (*P. cuneifolia*-like) x allotetraploid *Auriculastrum* or *Dodecatheon*
→ allotriploid hybrids → polyploidization → allohexaploid *Auricula* species].



Ranges of tetraploid species of the subgenus *Auriculastrum*

Ranges of three tetraploid species of the genus *Dodecatheon* (*D. frigidum*, *D. hendersonii*, and *D. meadia*)



Ranges of **25 exaploid species** described in the section *Auricula*.

21 species in central-western Alps, Prealps, Apennines, Pyrenees, Cantabrian Mountains, Sudety Mountains, Carpathians, 12 of which endemic, present in the Alps

