

FLUXO GÊNICO E ESTRUTURAÇÃO EM POPULAÇÕES DE INVERTEBRADOS MARINHOS BÊNITICOS

Antonio Solé-Cava, C. A. M. Russo & E. P. Silva

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dpto. Genética
21941 Rio de Janeiro, RJ, Brasil

Devido à sua pouca mobilidade na fase adulta, organismos benthicos sésseis têm como fase dispersora principal a larva, de maneira análoga ao que ocorre, no ambiente terrestre, com as sementes da maioria das espécies de plantas. Invertebrados benthicos apresentam uma alta diversidade em modos de reprodução, tipos de larvas e tempo de permanência destas no plâncton. Classicamente, era assumida por ecólogos marinhos uma relação causal simples entre tempo de permanência da larva no plancton e capacidade de dispersão. Estudos com eletroforese de isoenzimas, no entanto, mostraram que, em alguns casos, espécies com larvas chamadas "de vida longa" podiam apresentar populações altamente estruturadas (Burton, 1983; Knowlton & Keller, 1986). Este paradoxo gerou um grande número de trabalhos e hipóteses, centrados principalmente em torno dos fatores limitantes da dispersão ou de sua conversão em fluxo gênico efetivo.

A capacidade de dispersão de um organismo marinho está relacionada tanto com fatores externos como correntes e ondas (Baynes & Szmant, 1989), como também reflete características intrínsecas à espécie como modo de reprodução, tempo de viabilidade de gametas, larvas, propágulos e indivíduos na coluna d'água (Olson & McPherson, 1987; Scheltema, 1989). Além disto, para que a dispersão se efetive em fluxo gênico os novos recrutas devem ser capazes de sobreviver até a idade reprodutiva, o que torna a seleção natural pós-fixação também um fator importante (Burton, 1983; Hedgecock, 1986).

Como resultado da heterogeneidade ambiental típica da região entre-marés, com zonas rochosas intercaladas com zonas arenosas, cada qual com sua biota própria, populações de organismos intertidais vão se apresentar espacialmente estruturadas. Se o fluxo gênico entre os demes assim produzidos for limitado pela capacidade de dispersão, então suas populações vão se apresentar estruturadas de acordo com o modelo de

¹CNPq e CAPES

isolamento por distância ou "stepping stones" unidimensional (Wright, 1943; Kimura & Weiss, 1964). Por outro lado, se a dispersão efetiva das espécies for suficiente para que atinjam toda a sua faixa de distribuição, mas a população se apresentar estruturada devido a um número pequeno (ou por diferenças no genótipo) de migrantes efetivos, a população estará estruturada de acordo com o modelo de ilhas (Wright, 1943). Desta forma, dependendo do modelo assumido, algumas hipóteses podem ser levantadas para explicar a estruturação das populações bênticas:

Modelo de ilhas (espécies com alta capacidade dispersora, mas com populações estruturadas localmente):

- 1) seleção pós-fixação intensa e diferenciada de acordo com o habitat - Hedgecock, 1986
- 2) variação intra-específica com seleção de habitat por organismos que vêm o ambiente como de "grão grosso" - Doyle, 1976, Sale, 1990
- 3) recrutamento episódico, com coortes diferentes de recrutas em regimes seletivos diferentes, ou vindo de fontes diferentes - Johnson & Black, 1984, Watts *et al.*, 1990
- 4) auto-fertilização - Bucklin *et al.*, 1984
- 6) agressão inter-genotípica - Ayre, 1983

Modelo de isolamento por distância (estruturação resultante de restrições no tempo de permanência das larvas no plâncton):

- 1) filopatria - Grosberg & Quinn, 1986, Knowlton & Keller, 1986
- 2) tempo de competência larvar reduzido - Slatkin, 1987
- 3) baixa viabilidade de gametas - Grosberg, 1991
- 4) dispersão restrita de propágulos produzidos assexualmente - Hoffman, 1986, Jackson, 1986

Estas hipóteses não são exclusivas, e frequentemente o fluxo gênico entre demes é influenciado por vários fatores ao mesmo tempo. Além disso, o recrutamento em muitas espécies marinhas se dá de maneira caótica (Sale, 1990). Em outras palavras, em organismos marinhos a variância associada à taxa de recrutamento efetivo das larvas é muito elevada, de maneira que a estrutura atual de suas populações é o resultado de uma história irregular de recrutamentos.

A dispersão e a dispersão efetiva podem ser medidas diretamente, através da observação *in situ* do deslocamento e do destino das larvas (Olson, 1985) e da marcação

gênica dos gametas (Grosberg, 1991) ou larvas (Olson & McPherson, 1987) e recaptura e tipagem dos adultos. Estes métodos, no entanto, são extremamente trabalhosos, além de representarem eventos pontuais, com as limitações discutidas anteriormente. Métodos indiretos, baseados na distribuição de alelos (Slatkin 1987) e sua variância (Wright, 1943), ou na similaridade global entre demes (Nei, 1978) têm como desvantagem o ruído introduzido pela seleção natural e a sua baixa capacidade de discriminar entre similaridade devida ao fluxo gênico daquela devida a curto tempo de isolamento (Slatkin, 1987). As vantagens dos métodos indiretos são a simplicidade da análise e a observação, sob o pressuposto de estabilidade evolutiva, do resultado do fluxo gênico acumulado em vários eventos de recrutamento. Apesar disto, descontando-se estudos em biologia pesqueira, poucos trabalhos têm sido feitos para a avaliação dos níveis de estruturação em populações marinhas ao longo de distâncias geográficas longas (>1000 km).

O método indireto de análise de estruturação e fluxo gênico tem sido utilizado por nós para o estudo de alguns invertebrados marinhos ao longo de 2000 km da costa brasileira (Russo, 1991; Silva, 1991; Russo & Solé-Cava, 1992). As relações entre modos de reprodução, dispersão e fluxo gênico foram investigadas em 2 espécies de anêmonas-do-mar (*Bunodosoma caissarum* e *Actinia bermudensis*) e aspectos da dispersão e fluxo gênico em 2 moluscos bivalves de importância comercial (o mexilhão, *Perna perna* e o vôngole, *Anomalocardia brasiliiana*). O método usado foi a eletroforese de isoenzimas em gel de amido e sua interpretação mendeliana. Foram testadas 30 enzimas em quatro sistemas de tampão, e os resultados apresentados são das enzimas que puderam ser interpretadas com confiança. Detalhes dos métodos de preparação das amostras e eletroforese podem ser encontrados em Solé-Cava *et al.* (1991), Russo (1991) e Silva (1991). Os dados foram analisados com o programa BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981), e o nível de fluxo gênico foi estimado a partir dos índices de endocruzamento F_{st} de Wright (1951), assumindo um modelo de ilhas, como

$$Nm = ((1/F_{st}) - 1) / 4$$

onde, N é o tamanho da população local, e m é a taxa média de migração efetiva.

Em populações distribuídas entre Salvador e Florianópolis, observamos, para as três espécies de reprodução sexuada com produção de larvas planctônicas, uma grande

variação gênica intra-específica, como observado em outros invertebrados marinhos (Solé-Cava & Thorpe, 1991) e uma alta homogeneidade gênica entre demes (ver tabela). Por outro lado, na anêmona *Actinia bermudensis*, a única que apresenta reprodução assexuada facultativa, foi observado um grau de variação gênica menor, e uma estruturação maior de suas populações.

Tabela - Níveis de variação e estruturação gênica, e estimativa do fluxo gênico entre populações de 4 espécies de invertebrados marinhos brasileiros.

- ni - número total de indivíduos amostrados
 nd - número de pontos de coleta (supostos demes)
 Dist - Distância entre os pontos de coleta mais distantes (em quilômetros)
 nl - número de locos gênicos analisados
 H - heterozigiosidade média (esperada para populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg)
 F_{st} - índice de fixação
 Nm - estimativa de fluxo gênico entre demes (ver texto)

	ni	nd	Dist	nl	H	F_{st}	Nm
<i>Actinia bermudensis</i>	88	5	1200	19	0.170	0.322	0.53
<i>Bunodosoma caissarum</i>	220	9	1200	16	0.350	0.042	5.70
<i>Anomalocardia brasiliana</i>	790	7	2000	10	0.270	0.669	3.37
<i>Perna perna</i>	156	5	50	16	0.368	0.078	2.96

A maior estruturação da espécie com reprodução assexuada facultativa em relação às outras três pode ser devida ao seu tamanho efetivo menor, com conseqüente maior deriva gênica a nível local, que também seria responsável pelo menor nível de heterozigiosidade observado. Apesar de terem sido observados juvenis produzidos assexuadamente no interior dos adultos, os demes amostrados não constituíam clones, indicando a existência também de reprodução sexuada na espécie, portanto com liberação de larvas plantônicas, como é típico do gênero. Não temos evidências diretas da capacidade de dispersão dessas larvas, mas em outros organismos com reprodução clonal, as larvas produzidas

sexuadamente parecem ter tempo de competência planctonica menor do que aquele em espécies próximas exclusivamente sexuadas (Jackson, 1986).

As outras três espécies que estudamos, pelo menos na faixa geográfica amostrada, apresentam tamanhos populacionais muito elevados (observação pessoal), o que serve para explicar o seu maior nível de heterozigosidade, de acordo com o modelo neutralista de evolução molecular (Kimura, 1968). Além disto, os demes mais próximos geograficamente apresentaram em geral as maiores identidades gênicas (para fórmula ver Nei, 1978), o que está de acordo com o modelo de isolamento por distância, com uma alta taxa de migração entre demes ($2.96 < Nm < 5.70$). No entanto, foi observada uma deficiência de heterozigotos na maioria das populações amostradas, o que indica que outros processos (seleção pós-fixação? recrutamento episódico? filopatria?) devem estar ocorrendo. Para testar estas hipóteses devem ser feitos novos testes, a nível microgeográfico, bem como a estratificação de amostras de acordo com idade para detecção de possíveis heterogeneidades temporais no recrutamento.

Referências citadas:

- Ayre, D.J. - 1983 - The effects of asexual reproduction and inter-genotypic aggression on the genotypic structure of populations of the sea anemone *Actinia tenebrosa*. *Oecologia*, **57**:158-165.
- Baynes, T.W. e Szmant, A.M. - 1989 - Effect of current on the sessile benthic community structure of an artificial reef. *Bull. Mar. Sci.*, **44**: 545-566.
- Rucklin, A., Hedgecock, D. e Hand, C. - 1984 - Genetic evidence of self-fertilization in the sea anemone, *Epiactis prolifera*. *Mar. Biol.*, **84**:175-182.
- Burton, R.S. - 1983 - Protein polymorphism and genetic differentiation of marine invertebrate populations. *Mar. Biol. Letters*, **4**:193-206.
- Doyle, R.W. - 1976 - Analysis of habitat loyalty and habitat preferences in the settlement behavior of planktonic marine larvae. *Am. Nat.* **110**:719-730.
- Grosberg, R.K. e Quinn, J.F. - 1986 - The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate. *Nature*, **322**: 456-459.
- Hedgecock, D. - 1986 - Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates? *Bull. Mar. Sci.*, **39**: 550-564.
- Hoffmann, R.J. - 1986 - Variation in contributions of asexual reproduction to the genetic structure of populations of the sea anemone *Metridium senile*. *Evolution*, **40**: 357-365.
- Jackson, J.B.C. - 1986 - Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates: consequences for species' distributions and genetic structure of local populations. *Bull. Mar. Sci.*, **39**: 588-606.
- Johnson, M.S. e Black, R. - 1984 - Pattern beneath the chaos: the effect of recruitment on genetic patchiness in an intertidal limpet. *Evolution*, **38**:1371-1383.