



Fabrício R Santos

Cayo A. R. Dias

Fascículo - Evolução

CAED- UFMG

Belo Horizonte
2013

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS

Prof^º Clélio Campolina Diniz
Reitor
Prof^ª Rocksane de Carvalho Norton
Vice-Reitoria
Prof^ª Antônia Vitória Soares Aranha
Pró Reitora de Graduação
Prof^º Walmir Matos Caminhas
Pró Reitor Adjunto de Graduação

CENTRO DE APOIO À EDUCAÇÃO A DISTÂNCIA

Prof^º Fernando Selmar Rocha Fidalgo
Diretor de Educação a Distância
Prof^º Wagner José Corradi Barbosa
Coordenador da UAB/UFMG
Prof^º Hormindo Pereira de Souza Junior
Coordenador Adjunto da UAB/UFMG

EDITORA CAED-UFMG

Editor: Prof^º Fernando Selmar Rocha Fidalgo
Produção Editorial: Cyrana Borges Veloso
Marcos Vinícius Tarquinio

CONSELHO EDITORIAL

Prof^º André Márcio Picanço Favacho
Prof^ª. Ângela Imaculada Loureiro de Freitas Dalben
Prof^º. Dan Avritzer
Prof^ª. Eliane Novato Silva
Prof^º Eucídio Pimenta Arruda
Prof^º André Márcio Picanço Favacho
Prof^ª. Paulina Maria Maia Barbosa
Prof^ª. Simone de Fátima Barbosa Tófani
Prof^ª. Vilma Lúcia Macagnan Carvalho
Prof^º. Vito Modesto de Bellis
Prof^º. Wagner José Corradi Barbosa

COLEÇÃO EAD - BIOLOGIA

Coordenadora: Gleydes Gambogi Parreira
Livro: Fascículo - Evolução
Autores: Fabrício R Santos / Cayo A. R. Dias
Projeto Gráfico: Departamento de Design/Caed
Formatação: Laboratório de Arte e Tecnologia para Educação/
EBA/UFMG

Este livro recebeu apoio financeiro da Secretaria de Educação a Distância do MEC.

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Luciana de Oliveira M. Cunha, CRB-6/2725)

Santos, F. R.
S237f Fascículo – evolução / Fabrício R Santos e Cayo Dias. – Belo
Horizonte : CAED-UFMG, 2013.
152 p. : il. ; 27 cm. – (Coleção EAD – Biologia)

Inclui bibliografia.
ISBN

1. Evolução (Biologia). 2. Evolução molecular. 3. Evolução humana. 4. Ensino a distância. I. Dias, C. A. R. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Centro de Apoio à Educação a Distância. III. Título. IV. Série.

CDD 575
CDU 575.8

NOTA DO EDITOR

A Universidade Federal de Minas Gerais atua em diversos projetos de Educação a Distância, que incluem atividades de ensino, pesquisa e extensão. Dentre elas, destacam-se as ações vinculadas ao Centro de Apoio à Educação a Distância (CAED), que iniciou suas atividades em 2003, credenciando a UFMG junto ao Ministério da Educação para a oferta de cursos a distância.

O CAED-UFMG (Centro de Apoio à Educação a Distância da Universidade Federal de Minas Gerais), Unidade Administrativa da Pró-Reitoria de Graduação, tem por objetivo administrar, coordenar e assessorar o desenvolvimento de cursos de graduação, de pós-graduação e de extensão na modalidade a distância, desenvolver estudos e pesquisas sobre educação a distância, promover a articulação da UFMG com os polos de apoio presencial, como também, produzir e editar livros acadêmicos e/ou didáticos, impressos e digitais, bem como a produção de outros materiais pedagógicos sobre EAD.

Em 2007, diante do objetivo de formação inicial de professores em serviço, foi criado o Programa Pró-Licenciatura com a criação dos cursos de graduação a distância

e, em 2008, com a necessidade de expansão da educação superior pública foi criado pelo Ministério da Educação, o Sistema Universidade Aberta do Brasil – UAB. A UFMG integrou-se a esses programas visando apoiar a formação de professores em Minas Gerais, além de desenvolver um ensino superior de qualidade em municípios brasileiros desprovidos de instituições de ensino superior.

Atualmente, a UFMG oferece - através do Pró-licenciatura e da UAB - cinco cursos de graduação, quatro cursos de pós-graduação lato sensu, sete cursos de aperfeiçoamento e um de atualização.

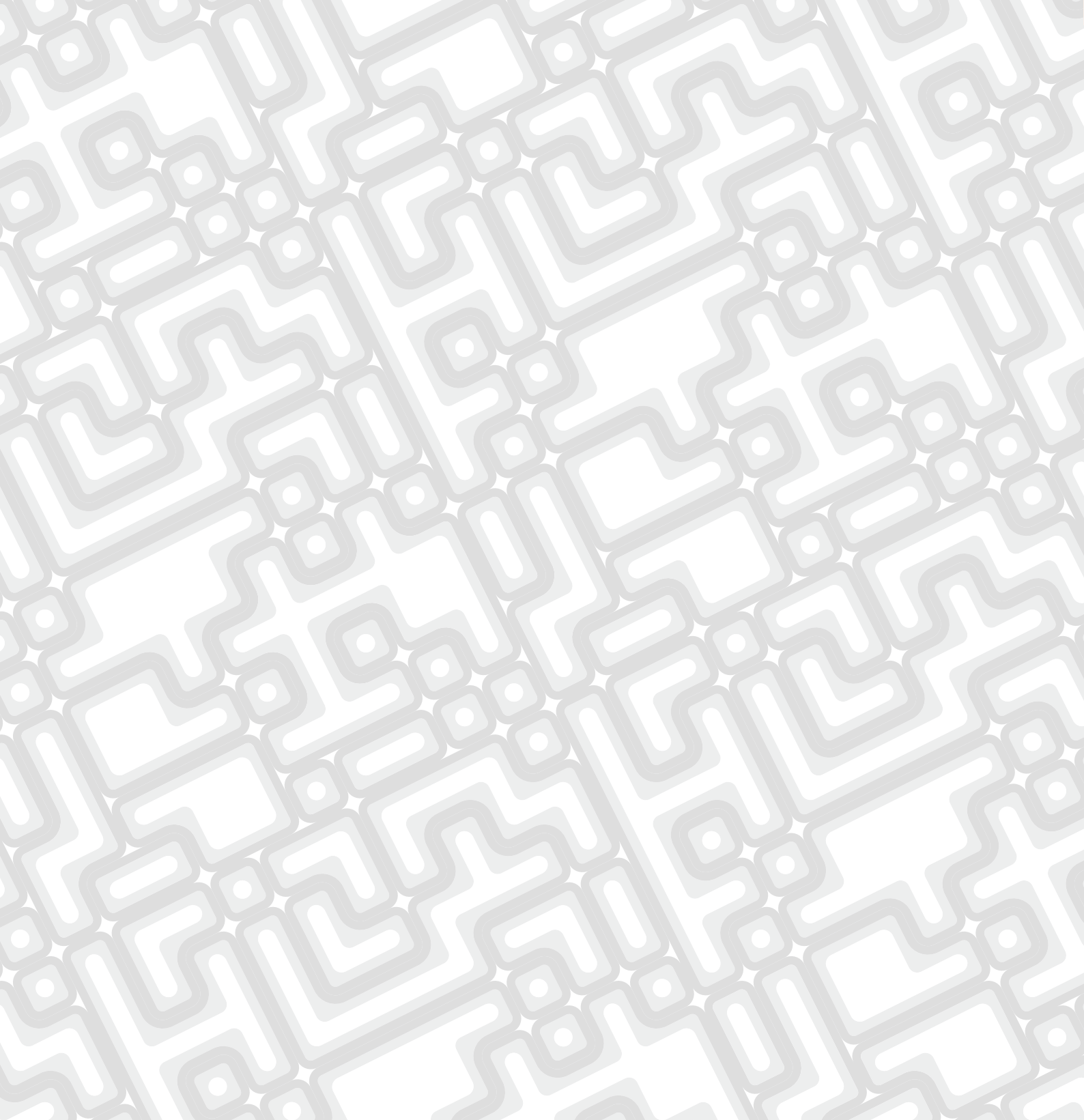
Como um passo importante e decisivo o CAED-UFMG decidiu, no ano de 2011, criar a Editora CAED-UFMG como forma de potencializar a produção do material didático a ser disponibilizado para os cursos em funcionamento. Nesse sentido, publicamos mais esse livro da coleção Educação a Distância, série Biologia. Agradecemos aos autores e à equipe de produção pela competência e dedicação que garantiram, com certeza, o nível de excelência desta obra apresentada à comunidade acadêmica.

Fernando Selmar Rocha Fidalgo

Editor

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	03
INTRODUÇÃO	
Aula 1: As Ciências Biológicas e a Teoria da Evolução	2
Aula 2: O desenvolver da Teoria da Evolução pré e pós-Darwin	9
Aula 3: O que mudou com a Teoria da Evolução a partir de 1859	23
Aula 4: Origem da variação genética e mecanismos evolutivos estocásticos (deriva genética, fluxo gênico, endogamia) e determinísticos (Seleção Natural e Sexual)	32
Aula 5: Adaptação e modos diferentes de Seleção Natural	49
Aula 6: Conceitos de espécie, unidades evolutivas e unidades taxonômicas	63
Aula 7: Especiação	68
Aula 8: Macroevolução I – Origem da vida e o ancestral de todas as formas de vida atuais (LUCA)	82
Aula 9: Macroevolução II – Grandes transições evolutivas	93
Aula 10: Coevolução e dinâmica das interações interespecíficas	100
Aula 11: Evolução Molecular I – Reconstruções filogenéticas	113
Aula 12: Evolução Molecular II – Estrutura e dinâmica evolutiva dos genes e genomas	132
Aula 13: Evolução Humana I – Origem dos Primatas e da linhagem humana	141
Aula 14: Evolução Humana II – Fósseis da linhagem humana	147
Aula 15: Evolução Humana III – A origem do homem moderno	156
REFERÊNCIAS	226



Aula 1

AS CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E A TEORIA DA EVOLUÇÃO

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar ao estudante a biologia evolutiva como a ciência que explica a origem da vida e das espécies, bem como os mecanismos e processos ligados à evolução biológica. Detalhar como é feita a busca do conhecimento através da objetividade das ciências, principalmente em biologia, contrastando com alternativas e formas pseudocientíficas de abordar os fenômenos..

A busca do conhecimento através das ciências

O *Homo sapiens* é a única espécie neste planeta que reflete sobre as causas dos fenômenos materiais e que busca explicações para estas, mesmo antes da ciência experimental. Por muitos séculos, as narrativas da mitologia e da religião foram as únicas explicações para os fenômenos materiais em diversas culturas humanas. Estas explicações míticas sempre foram dogmáticas, inquestionáveis, geralmente invocando a existência de divindades diversas e todas as causas seguiam um propósito ou tinham um agente. As causas naturais só se tornaram explicações razoáveis com a experimentação e a prática científica. Dentre as ciências naturais, a Física e a Astronomia foram as primeiras a quebrarem alguns destes dogmas, associando causas naturais para os fenômenos, o que levou alguns cientistas a serem excomungados pela Igreja ou mandados literalmente para a fogueira.

Por séculos, o obscurantismo e o dogma predominaram e ainda estão presentes na sociedade, mas em alguns casos também na prática científica, já que esta é exercida por cientistas que não necessariamente estão isentos de crenças. Em pleno século XXI, a Evolução Biológica é vista por inúmeros crentes, entre eles alguns “cientistas” de diferentes especialidades (físicos, geólogos, bioquímicos etc), como uma alternativa muito improvável para explicar a vida e a diversidade de espécies em nosso planeta. Para os “crentes”, a explicação não científica do criacionismo é a única alternativa viável e esta “certeza” advém de sua própria crença (alguém ou um livro disse) ou do desconhecimento destas pessoas sobre a realidade da prática científica. Um dos argumentos mais utilizados pelos criacionistas se baseia na constatação de que se a ciência não pode explicar em todos os detalhes a origem da vida e das várias espécies, portanto isto indicaria, para eles, que esta foi criada por Deus. Este argumento é uma falácia já que a ciência é uma busca constante por explicações alternativas advindas de hipóteses científicas, objetivas, as quais são questionáveis, e as alternativas não científicas são apenas suposições subjetivas (poder divino, olho gordo, alquimia, bruxaria, fantasmas, geneticistas-extraterrestres etc), geralmente transcendentais, que não são normalmente passíveis de questionamento científico.

Parte da incompreensão da sociedade e também por alguns “cientistas” e biólogos acerca da Evolução se deve ao fato de que existe um desconhecimento da filosofia e prática científica. Assumir a Ciência como panaceia universal, como a verdade natural das coisas, pode levar a uma grande “descrença” quando esta é percebida como falha. A Ciência é justamente o caminho da dúvida, do questionamento, portanto é uma busca incessante pela explicação dos fenômenos materiais que está restringida pelo estado atual do conhecimento em cada área, pelas limitações experimentais de cada ciência e pelos fundamentos e hipóteses inerentes ao fenômeno investigado. Outra confusão comum de interpretação se deve ao uso desigual do termo “Teoria” no meio acadêmico-científico e pela sociedade. Uma teoria científica, diferente do que se assume como teoria pela sociedade, é muito bem consolidada cientificamente pela existência de inúmeras evidências científicas, da qual se derivam inúmeras outras hipóteses e questionamentos. As hipóteses derivadas de teorias científicas são expectativas para serem questionadas, e caso sejam negadas, geralmente há hipóteses alternativas. Uma teoria científica só deve ser reinterpretada ou substituída, caso inúmeras hipóteses dentro da teoria original sejam negadas e sugerirem esta mudança de paradigma. Algumas ciências possuem mais de uma Teoria, por exemplo, na área da Física existe a Teoria quântica, a Teoria da gravitação universal, a Teoria da relatividade etc. A Teoria da relatividade de Einstein inclui as hipóteses da Teoria da gravitação universal de Newton, mas é muito mais abrangente e surgiu como uma explicação para fenômenos astrofísicos e moleculares que as inúmeras hipóteses de Newton não abordavam ou satisfaziam.

A ciência da biologia

A Teoria da Evolução é o grande e único fundamento geral unificador das Ciências Biológicas, que permeia todas as disciplinas da biologia e inspira inúmeras hipóteses e pesquisas científicas. Isto se resume na frase do geneticista Theodosius Dobzhanski: “Nada em biologia faz sentido, exceto à luz da Evolução”. Por isto, a Teoria da Evolução é o componente principal das diretrizes do curso de graduação em Ciências Biológicas de acordo com o Ministério da Educação do Brasil, que também indica que todas as disciplinas do curso devem ter a Evolução biológica como seu eixo integrador (<http://portal.mec.gov.br>).

A sociedade tem uma visão muito enviesada e estática do que são as ciências, principalmente no que tange a Evolução. Para muitos, a ciência é a panaceia universal, pois já vemos tanta tecnologia e avanços científicos em nosso mundo, que para alguns é difícil acreditar que a ciência é feita de dúvidas, incluindo as Ciências Biológicas (ver Adendo 1). No entanto, como qualquer teoria científica, a Evolução vem sendo testada e modificada desde a época de Darwin, além de receber novas evidências de diferentes experimentações e observações empíricas. Por exemplo, não era conhecido o mecanismo da hereditariedade no século XIX, um conhecimento mendeliano que fundou a Genética no início do século XX. Na falta da genética, Darwin e Wallace utilizaram o “Princípio da Mistura”, uma crença da época que tentava explicar como as características eram passadas de pais para filhos, assumindo que estas eram misturadas (fundidas) nos filhos, perdendo as características originais dos pais. Por causa desta ideia errada, algumas das explicações de Darwin que dependiam de conhecer o mecanismo de herança foram também equivocadas. Portanto, a Evolução Biológica é atualmente uma teoria científica com muito mais detalhes e com diferenças importantes em alguns aspectos em relação à concepção original de Darwin. No entanto, os fundamentos primordiais da Evolução Biológica continuam inal-

terados: fatores evolutivos aleatórios ou estocásticos (mutação, deriva) e determinísticos (seleção natural) modificam (transformam) as populações ao longo das gerações de forma gradual. É incrível constatar que Darwin e Wallace, com todas as limitações experimentais e empíricas do século XIX, chegaram a elaborar uma teoria científica tão sólida e bem fundamentada, que ainda é vigente e extremamente respaldada pelas ciências biológicas do século XXI.

A ciência e as alternativas não científicas para a origem das espécies

Tal como qualquer outra ciência natural, a biologia opera com o questionamento do físico, do material, daquilo que pode ser observado e mensurado experimentalmente. Portanto, o questionamento científico não abrange hipóteses transcendentais sobre a origem das espécies, tal como a criação das espécies por uma divindade ou por seres extraterrestres, que não são alternativas científicas neste início do século XXI.

Mesmo que haja cientistas que assumam uma posição ateuista e outras pessoas que consideram a ciência ou a religião de forma dogmática (fundamentalista), ciência e religião não deveriam, teoricamente, ter qualquer conflito porque estas têm abordagens diferentes: a ciência opera com o questionamento dos fatos e fenômenos físicos que compõem o mundo natural e a religião com a busca do significado “espiritual” (transcendental) e dos valores morais e éticos. Portanto, apesar de que as realidades operacionais da ciência e da religião não sejam superpostas, o conflito aparece quando a explicação científica para a origem da vida e das espécies, em especial para a espécie humana, é vista como uma ameaça por fundamentalistas religiosos, normalmente seguidores do criacionismo, principalmente nas grandes religiões monoteístas: judaísmo, cristianismo e islamismo.

Um argumento antievolucionista comum usado por criacionistas é tentar igualar a teoria científica a uma crença ou dogma. Como a sociedade não compreende a prática científica que é feita através de questionamentos de hipóteses e dúvidas (ver Adendo 1), os antievolucionistas apresentam controvérsias científicas sobre hipóteses evolutivas não resolvidas como “evidência” de que a Evolução Biológica não seja parte da ciência, já que para eles a ciência não tem falhas ou dúvidas. Entretanto, os mesmos criacionistas tentam esconder que a teoria evolutiva está por trás de toda pesquisa biológica e dos vários alcances tecnológicos: do diagnóstico e tratamento de doenças, do desenvolvimento de vacinas, do melhoramento genético na agricultura e pecuária, da engenharia genética etc... Toda pesquisa ou avanço tecnológico tem suas limitações, falhas e dúvidas: a vacina contra febre amarela que é elaborada com o vírus atenuado pode levar à morte um indivíduo a cada 10-100 milhões de pessoas vacinadas, mas protege mais de 99% destas de contraírem a doença que pode ser fatal em ~50% dos casos. A incerteza existe em todas as ciências, por exemplo, não é possível garantir que todos os foguetes e naves espaciais irão cumprir sua missão extraplanetária, mesmo com todo o avanço da tecnologia e ciência aeroespacial no século XXI.

Fato e Teoria na Evolução Biológica

O paleontólogo Stephen Jay Gould escreveu: “Evolução é um fenômeno tão bem documentado em Ciência, tal qual o fato de que a Terra move ao redor do Sol, e não o contrário. Neste sentido, consideramos evolução como um fato”. Fato e teoria são componentes importantes e complementares da Evolução Biológica. A história evolutiva que narra estágios sucessivos de evolução de novas espécies a partir de ancestrais comuns é considera-

da um fato científico, tamanha a quantidade de evidências fósseis, dos dados genômicos e diferentes observações e experimentos de zoologia, botânica, microbiologia, fisiologia, bioquímica, parasitologia, genética, ecologia etc.

A teoria na Evolução Biológica corresponde aos mecanismos e processos que explicam os fenômenos biológicos de origem da variação, diferenciação populacional, adaptação, especiação, coevolução etc, assim como os detalhes não esclarecidos das relações dos ancestrais comuns com seus descendentes. Este componente teórico da Evolução Biológica é o mais importante para a prática científica, já que todos os experimentos e questionamentos são elaborados para investigar estes aspectos. No entanto, em alguns momentos, uma hipótese pode se transformar em fato científico. Por exemplo, até 1990, consideravam-se três hipóteses alternativas para explicar a relação de ancestralidade do homem com seus dois parentes mais próximos, chimpanzé e gorila (figura 1.1). Atualmente, após vários estudos e análises de inúmeros dados morfológicos e genéticos, incluindo os genomas das três espécies, indicam que o homem e o chimpanzé compartilharam um ancestral comum mais recente do que com o gorila. Aquelas três hipóteses alternativas faziam parte da Teoria Evolutiva há duas décadas, mas atualmente as inúmeras evidências apontam para o fato científico da história única de ancestralidade recente comum entre homem e chimpanzé (figura 1.1, alternativa do meio).

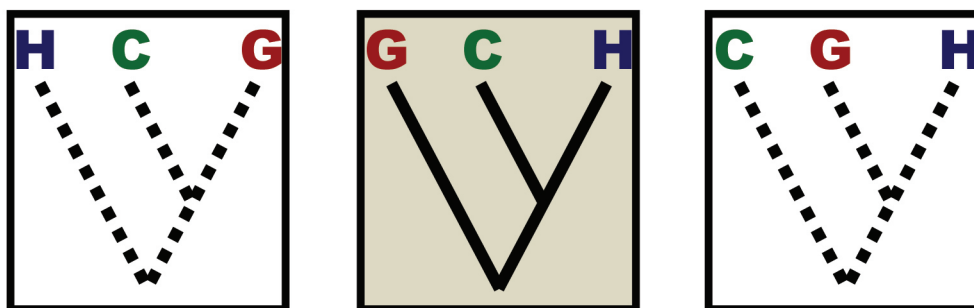


Figura 1.1 Três hipóteses alternativas eram consideradas até 1990 para a história de diversificação dos três grandes símios sem cauda: homem (H), chimpanzé (C) e gorila (G). Evidências mais recentes de DNA e morfologia corroboram a hipótese do meio, de que o ancestral mais recente se encontra entre homem e chimpanzé, alternativa que atualmente é considerada como um fato científico.

Adendo 1 - O Valor da Ciência e da Divulgação Científica

Francisco Ângelo Coutinho, filósofo da ciência e professor da FAE-UFMG e Rogério Parentoni Martins, professor do ICB-UFMG - Grupo de Estudos Interdisciplinares da UFMG

“O sujeito (cientista) em seu relacionamento com o mundo (atividade científica), consigo mesmo e com o absoluto, nada encontra de firme. A existência é algo incerto e inseguro” Kierkegaard

Outra característica importante da atividade científica é o de que a Ciência não é panacéia universal. Ocorre com frequência o oposto: por exemplo, a aplicação dos princípios teóricos e tecnológicos para a elaboração de armas nucleares. Assim, muitos

cientistas trabalham para a indústria militar (que por cruel ironia produz emprego e riqueza em certas nações, que por consequência dispõem de mais recursos para investir na atividade científica - este não é caso do Brasil, onde se produz 80% das minas que mutilam africanos). Seres humanos são usados como cobaias para o estudo de certas doenças, como ocorreu em Tuskegee, Alabama de 1932 a 1972. Nesse estudo, foi informado a um grupo de 309 negros com sífilis e outro com 210 sem a doença, que estavam com o sangue ruim. A todos foi prometido tratamento (penicilina), mas recebiam somente água com açúcar. Em 1969, morreram 28, em 1972, 74 e em 1997, apenas sete sobreviveram. Além disso, a ciência e tecnologia produziram talidomida, CFC (responsável por parte da destruição da camada de ozônio), gases que atacam o sistema nervoso, poluições diversas que podem arruinar o clima do planeta e extinguir espécies animais e vegetais.

Tais imperfeições da prática científica têm justificado para alguns o aumento da propagação da crença em superstições ou explicações pseudocientíficas: se a ciência nem sempre está correta e não é uma fonte de riquezas morais, então o melhor é buscar uma “ciência alternativa”. Uma vez colocado em dúvida os conhecimentos científicos, abre-se o caminho para crenças sobre a vida emocional das plantas, continentes que emergem e afundam rapidamente, Terras ocas, canalização dos mortos, deuses astronautas, estupro astral, alienígenas entre nós, civilizações subterrâneas e criacionismo científico. Um dos responsáveis pelo apego a superstições é o desconhecimento de como a atividade científica é desempenhada. Antes, porém, algo deve ser dito sobre os que acreditam na “ciência alternativa”. Desde os gregos, sabemos que o desejo de conhecer o mundo é inerente à nossa natureza. Por isso, pessoas que pagam por crenças e superstições, em boas livrarias, não devem ser consideradas ignorantes. Elas desejam sinceramente compreender e sondar o mundo ao seu redor, mas por não entenderem como o conhecimento científico é adquirido, caem no conto do vigário, acreditando estar comprando livros com alguma informação sensata.

A Ciência tem muitas deficiências. Porém, para investigar fenômenos naturais e fornecer soluções para problemas concretos, o procedimento científico é o melhor de que dispomos. Além disso, os conhecimentos produzidos podem ser testados e se necessário corrigidos. O máximo que o cientista pode esperar é o aperfeiçoamento de seu conhecimento pela colaboração e crítica, inerentes ao conhecimento científico. Inversamente, a pseudociência produz certezas imunes à crítica e correções. Como debater ou corrigir o que não se tem acesso?

A Ciência moderna tem conseguido avançar em várias áreas. Doenças que vitimavam a humanidade têm sido curadas. A expectativa de vida na Europa Ocidental passou de 30 anos, na Idade Média, para 50 em 1915 e se aproxima dos 75 anos. Caso haja vontade política, já há meios eficientes e seguros de produzir mais alimentos nutritivos. Conhecemos muito da intimidade constitutiva da matéria e dispomos de boas hipóteses sobre a origem do Universo. O conhecimento da mais incipiente das ciências tem mais valor do que toda a história da astrologia. Prever eclipses com séculos de antecedência não é um problema difícil para a astronomia — mas em 11 de agosto de 1999 não ocorreu o fim do mundo!

Por que pessoas inteligentes ignoram certos conhecimentos científicos modernos e se apegam a crenças pré-medievais? Uma das respostas é a de que o desconhecimento da capacidade explicativa limitada da ciência, abre caminho para a superstição. Quando uma pessoa adoece ela pode tomar remédio, rezar ou ambos. Se ela reza e não

toma o remédio é porque está convicta do poder curativo da reza e desconhece ou despreza um tratamento cientificamente comprovado.

Esta dificuldade em se perceber o valor da Ciência resulta da linguagem hermética dos cientistas. O conhecimento científico assim fica restrito às quatro paredes das Universidades e Institutos de Pesquisas. Apenas a democratização do conhecimento tornará acessível este conhecimento, o que poderá barrar o avanço da superstição e da pseudociência. Para mostrar que a divulgação científica é possível, basta citar Carl Sagan, Stephen Jay Gould, Edward Wilson e o brasileiro José Reis. Um livro árido como supostamente deveria ser um sobre história da Filosofia, esteve, há pouco tempo, na lista dos mais vendidos. Atividades de extensão e aperfeiçoamento de professores do ensino básico e fundamental podem ser realizadas por cientistas sem comprometer seu tempo de dedicação à pesquisa. Basta que mudem sua linguagem, o mínimo que se espera numa democracia, onde as pessoas precisam se entender. Aliás, este seria um serviço útil dos cientistas para a própria compreensão da Ciência que tanto prezam.

Finalmente, se quisermos o apoio da sociedade às reivindicações de mais verbas para a pesquisa, devemos divulgar para o público, ou mesmo facilitar para que um jornalista o faça, o valor social da atividade que desempenhamos.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Compare a busca do conhecimento através do método científico (através da dúvida) com outras buscas baseadas na fé.
2. Tente identificar alguns fatos científicos (“verdades provisórias”) revelados pela biologia evolutiva, ressaltando também as alternativas científicas para as explicações de tais fatos.



Aula 2

O DESENVOLVER DA TEORIA DA EVOLUÇÃO PRÉ E PÓS-DARWIN

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar um histórico dos precursores do pensamento biológico e o desenvolvimento da Teoria Evolutiva nos séculos XIX e XX, bem como a autenticidade das ideias de Darwin e Wallace na elaboração da teoria...

Histórico do pensamento evolutivo

Na tabela 2.1, são apresentadas as ideias filosóficas e científicas que de alguma forma discutiram a origem das espécies ou foram importantes para o desenvolvimento da Teoria Evolutiva por Charles Darwin e Alfred Wallace, assim como ideias posteriores que modificaram a compreensão da Teoria Evolutiva no século XX. A Teoria da Evolução, como em qualquer outra Ciência, foi uma grande mudança de paradigmas em relação ao conhecimento que existia na época de sua elaboração.

As principais ideias dogmáticas rompidas pela biologia evolutiva no século XIX foram:

- Bastam causas naturais para explicar a origem e diversidade das espécies;
- As espécies não são entidades fixas, elas se modificam com o tempo e são originadas a partir de ancestrais comuns, até o último ancestral comum universal para todas as formas de vida existentes na Terra.

Apesar de vários autores terem proposto ideias sobre a transformação de espécies e a existência de alguns ancestrais comuns, nenhum apresentou evidências empíricas, dados experimentais ou mecanismos naturais (não transcendentais) contundentes que pudessem explicar estas ideias, tal como detalhadamente descrito por Darwin e Wallace usando um método científico minucioso em suas publicações.

Tabela 2.1 **Precursos do pensamento evolutivo**

Data	Ideias, livros, artigos e conceitos	Autores
Séculos IV-VI a.C.	Primeiras ideias sobre a evolução orgânica, geração espontânea, Essencialismo e Scala Naturae (adotados pelo cristianismo)	Anaximandro, Empédocles, Platão e Aristóteles
Idade Média	Fósseis seriam restos de plantas e animais antigos	Avicena, Alberto Magno, Leonardo da Vinci

Século XVIII	Classificação dos seres vivos (nome de espécies em latim), desenvolvimento de crenças transformistas.	Linnaeus, Maupertuis, Goethe, Buffon, Erasmus Darwin
1809	Philosophie Zoologique - uso e desuso, herança de caracteres adquiridos, Scala Naturae a partir da transformação de espécies direcionadas à perfeição.	Lamarck
1813	Teoria do Catastrofismo – fósseis seriam formados por dilúvios e outras catástrofes;	Curvier
1844	Vestiges of the Natural History of Creation	Chambers
1858-59	The Origin of Species by means of Natural Selection On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type	Darwin Wallace
1866	Versuche ueber Pflanzenhybriden - Princípios da hereditariedade.	Mendel
1900-40	Redescoberta dos trabalhos de Mendel: Mutacionismo, Monstros bem sucedidos, Saltacionismo	de Vries, Morgan, Schindewolf, Goldschmidt
1908	Comportamento dos variantes gênicos nas populações.	Hardy e Weinberg
1930	The Genetical Theory of Natural Selection - papel da seleção na alteração das frequências gênicas.	R. A. Fisher
1931	Evolution in Mendelian Populations - incorporação de outros fatores evolutivos (deriva, fluxo gênico) aos modelos matemáticos populacionais.	S. Wright
1932	The Causes of Evolution – uma avaliação dos mecanismos evolutivos frente ao conhecimento biológico no início do século XX.	J.B.S. Haldane
1937	Genetics and the Origin of Species - reconciliação da Teoria de Darwin com os conhecimentos da genética	T. Dobzhansky
1941	Systematics and the Origin of Species – descrição dos processos de especiação.	E. Mayr
1944-49	Tempo and Mode in Evolution, The Meaning of Evolution - Paleontologia Darwiniana	G.G. Simpson
1950	Variation and Evolution in Plants – as plantas seguem os mesmos princípios darwinianos de evolução	G. Stebbins
1953	Descoberta do DNA e dos processos de transmissão molecular da variação genética.	Watson e Crick

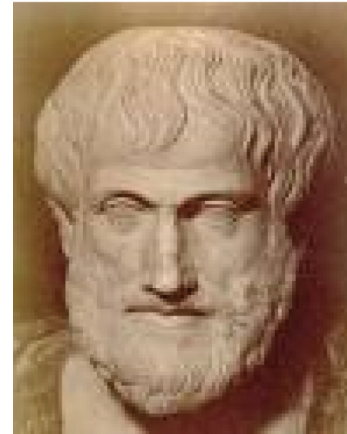
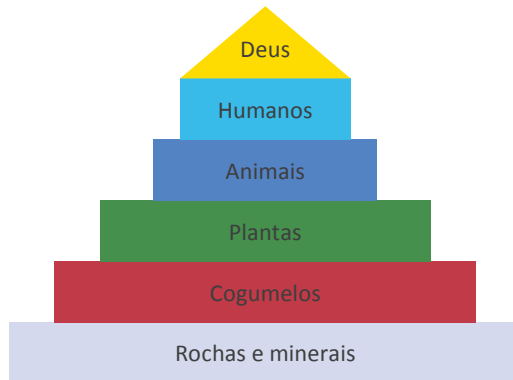
1968	Neutralismo - variação neutra seria mais comum que a adaptativa e, portanto, deriva genética também é o fator evolutivo mais comum.	M. Kimura
1972	Equilíbrio Pontuado - análise de fósseis indicaria que a evolução consiste de grandes períodos de estase intercalados de períodos de grande diversificação (especiação).	S.J. Gould N. Eldredge
1995	Era Genômica – vários genomas começaram a ser sequenciados: procariotos e eucariotos apresentam evidências contundentes do processo evolutivo.	Vários cientistas

Com certeza, um dos precursores de Darwin que mais influenciaram sua obra foi Jean Baptiste de Lamarck. A própria palavra Evolução foi inicialmente utilizada por Lamarck, mas designada ao transcorrer dos estágios de desenvolvimento do feto. Darwin somente utilizou a palavra Evolução nas suas últimas publicações e preferia o termo “transmutacionismo”.

Atualmente, grande parte das pessoas e alguns cientistas acreditam que Evolução Biológica tenha alguma conotação de progresso ou aperfeiçoamento, tal como utilizado muitas vezes na mídia. A palavra Evolução nas Ciências Biológicas deve preferencialmente ser utilizada no seu sentido original, derivada das palavras latinas “evolutio” e “evolvere”, significando desdobramento ou modificação, sem qualquer propósito ou sentido de progresso ou aperfeiçoamento. Como no século XIX o conceito de progresso e aperfeiçoamento estava muito associado à ideia de transformação das espécies, tal como representado na Scala Naturae de Lamarck (figura 2.1), para recordar a si mesmo, Darwin escrevia nos pés de páginas do manuscrito “Origem das Espécies” o seguinte: “Nunca escrever que um organismo é superior ou inferior”. A ideia de hierarquia progressiva entre espécies descrita na Scala Naturae lamarckista é que induz a discriminação de organismos contemporâneos entre inferiores (primitivos) ou superiores (avançados). Infelizmente, este conceito equivocado ainda está em uso por algumas disciplinas biológicas e é muito popular entre cientistas das áreas humanas e sociais, que afirmam erroneamente que o aperfeiçoamento lamarckista das espécies representa a Evolução Biológica do século XXI.

Qualquer uso dos termos inferior ou superior para comparação entre espécies é inadequado de acordo com a biologia evolutiva atual por duas razões principais: i) todas as espécies contemporâneas são um mosaico de características primitivas (cinco dedos nas mãos humanas e nos lagartos) e características derivadas (ausência de cauda nos sapos, homens e chimpanzés); ii) conceituar uma população ou espécie como superior em relação a outra é subjetivo, remete à ideia equivocada de hierarquia e aperfeiçoamento sequencial dos organismos na Scala Naturae dos gregos e de Lamarck, respectivamente. Todas as espécies se diferenciaram a partir de seus ancestrais comuns pelo mesmo tempo de divergência (homem e chimpanzé se separaram de seu ancestral comum imediato há aproximadamente 6 milhões de anos).

SCALA NATURAE DE ARISTÓTELES



SCALA NATURAE DE LAMARCK

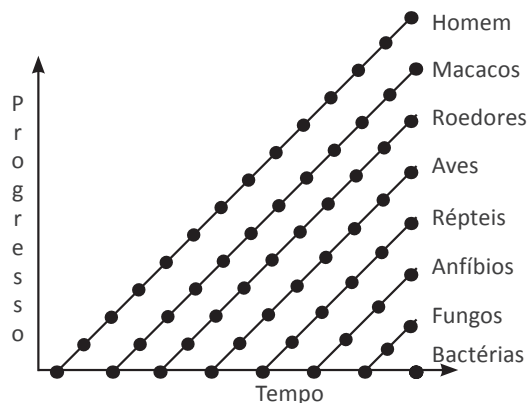


Figura 2.1 A Scala Naturae dos filósofos gregos (acima) foi adaptada posteriormente pela ideia de transformação perfeccionista de linhagens (embaixo), elaborada por Jean Baptiste Lamarck no início do século XIX.

No entanto, em algumas situações pode ser apropriado falar de espécies primitivas, por exemplo, quando designar organismos do registro fóssil, sendo “primitivo” usado no sentido de “mais antigo”. Ex: o *Tyrannosaurus rex* é primitivo em relação ao *Bufo marinus*, ou sapo cururu, porque a primeira espécie viveu há muito tempo e não porque alguém subjetivamente acredita que *B. marinus* é espécie superior ou avançada em relação ao *T. rex*. Como visto anteriormente, também é correto utilizar os termos “derivados” e “primitivos” para os caracteres, quando empregados nas comparações relativas, por exemplo, as escamas de répteis são caracteres derivados em relação à epiderme nua dos anfíbios, mas ancestrais em relação aos pelos dos mamíferos. Entretanto, rotular uma espécie contem-

porânea como primitiva/inferior/menos-evoluída ou avançada/superior/mais-evoluída é equivocado também pelo fato de que cada espécie na natureza evolui em “mosaico”, isto é, como um conjunto complexo de caracteres primitivos e derivados. Por exemplo, a espécie humana possui uma característica derivada em relação à maioria dos tetrápodes, pois é bípede, de forma análoga a alguns dinossauros. No entanto, nossa espécie possui também vários caracteres que mantêm seu estado primitivo, tal como os cinco dedos que temos nas mãos e pés, um estado que persiste, desde os nossos ancestrais, os primeiros vertebrados terrestres. Em contraparte, os dedos foram modificados (derivados) em várias outras linhagens: os equinos têm um dedo em cada pata, as capivaras têm quatro dedos nas anteriores e três nas posteriores, as preguiças, dependendo do gênero, têm dois ou três dedos nas patas anteriores e sempre três nas posteriores.

Os sapos e demais anfíbios são muitas vezes equivocadamente rotulados de “espécies primitivas ou inferiores”, mas possuem várias características derivadas, tais como quatro dedos nos membros anteriores, um uróstilo no lugar da cauda e muitas estratégias reprodutivas altamente modificadas como incubação dos ovos no estômago (*Rheobatrachus sp.*) ou viviparidade, dando a luz a pequenos sapos sem passar pelo estágio de girino (*Nectophrynoides sp.*). O mesmo pode-se dizer de briófitas, também rotuladas por alguns botânicos de “primitivas ou inferiores” em relação às angiospermas, mas como os sapos, elas possuem várias características derivadas em relação às briófitas primitivas (do passado), isto é, suas ancestrais de milhões de anos atrás. Então, por que cada táxon contemporâneo é um mosaico, resultado da combinação de caracteres primitivos e derivados, também não é correto rotular espécies ou populações desta forma.

Ideias evolutivas nas publicações de Darwin e Wallace

No século XIX, algumas pessoas sugeriram que Darwin e Wallace simplesmente sintetizaram as ideias de vários cientistas de sua época. Na verdade, atualmente é reconhecido que ambos foram inovadores e originais na escrita de seus livros, com duas teses principais:

- 1- A descendência com modificação a partir de ancestrais comuns;**
- 2- A seleção natural como o principal mecanismo para a origem das espécies.**

Apesar de que Darwin e Wallace propuseram os mesmos mecanismos evolutivos para a origem das espécies e chegaram às mesmas conclusões, Darwin foi o primeiro a propor a ideia de Evolução (apesar de não ter publicado) e concretizou sua teoria com uma série de publicações posteriores, expondo detalhada e concisamente a biologia evolutiva em vários campos: interações insetos e orquídeas, relações entre plantas e organismos decompositores, famílias de besouros, evolução humana, etc...

No entanto, como qualquer cientista, Darwin e Wallace sofreram influências de vários outros pesquisadores precursores e contemporâneos. Os seguintes tópicos foram apresentados e discutidos em suas publicações e tiveram algumas influências de seus predecessores.

i) Transmutacionismo (descendência com modificação)

Erasmus Darwin (avô de Charles Darwin) escreveu alguns ensaios sobre suas teorias transmutacionistas (transformistas ou transformacionistas) que foram lidas por Charles Darwin na adolescência, mas não parecem ter contribuído para sua teoria evolutiva. No entanto,

Charles Darwin disse que se lembrara de seu avô assim que teve sua primeira ideia de que as espécies pudessem se transformar em outras.

Algumas ideias de transformação de espécies também foram propostas pelo francês Conde de Buffon no século XVIII (figura 2.2), mas que estavam associadas a processos degenerativos a partir de ancestrais, ou moldes originais, de acordo com o próprio Buffon. E o próprio Lamarck também apresentou a sua *Scala Naturae*, em que uma linhagem transformava-se rumo à perfeição, sendo o homem a espécie perfeita e superior. Na ideia lamarckista não havia ancestrais comuns, apenas ancestrais diretos em que cada linhagem evolutiva era independente uma da outra (figura 2.1).



Figura 2.2 Georges Louis Leclerc, o Conde de Buffon (1707-1788)

Darwin e Wallace leram atentamente a obra “Princípios de Geologia” do grande geólogo Charles Lyell (figura 2.3). Este livro descrevia a teoria do “uniformitarismo”, afirmando que a Terra estava em constante mudança, normalmente imperceptível pelo observador humano. Darwin sincronizou a mudança geológica com a biológica e passou a observar os fósseis como possíveis ancestrais dos organismos modernos, que mudavam lentamente ao longo do tempo da mesma forma que o relevo da Terra.

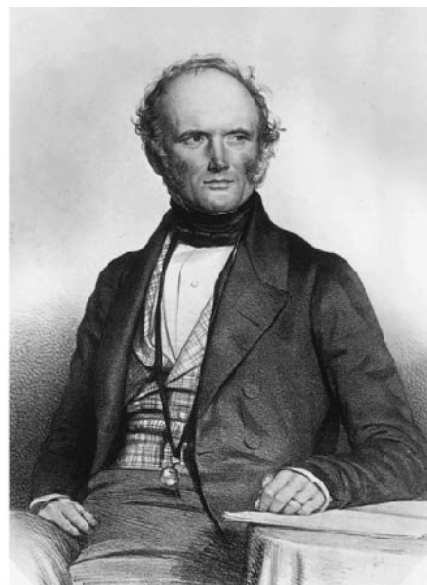


Figura 2.3 Charles Lyell (1797-1875)

ii) Ancestralidade comum

Richard Owen (figura 2.4) iniciou a pesquisa em anatomia comparada e introduziu os termos e princípios de “Homologia” e “Analogia”. Asas de patos e colibris seriam homólogas, mas as asas de morcegos e borboletas seriam análogas a estas primeiras. Owen era um ardoroso criacionista e acreditava estar descobrindo e revelando os “planos da criação divina”, mas Darwin utilizou as estruturas homólogas para inferir a existência dos ancestrais comuns entre espécies que herdavam estas características.

Entre 1828 e 1832, von Baer publicou sua hipótese de que o desenvolvimento do embrião registrava características embrionárias compartilhadas dos animais pertencentes ao mesmo plano corporal. No entanto, Ernest Haeckel (após a publicação de Darwin) renovou estas ideias na sua “Teoria da Recapitulação” associada à tese Darwiniana de ancestralidade comum, publicando a chamada Lei Biogenética - Ontogenia recapitula a Filogenia. Atualmente, sabe-se que o desenvolvimento embrionário registra a existência de várias características plesiomórficas (primitivas) que não modificaram desde os ancestrais comuns com os peixes, anfíbios e répteis, mas estas devem ser vistas apenas como um vestígio desta ancestralidade e não como uma história fielmente recontada do passado de qualquer espécie.

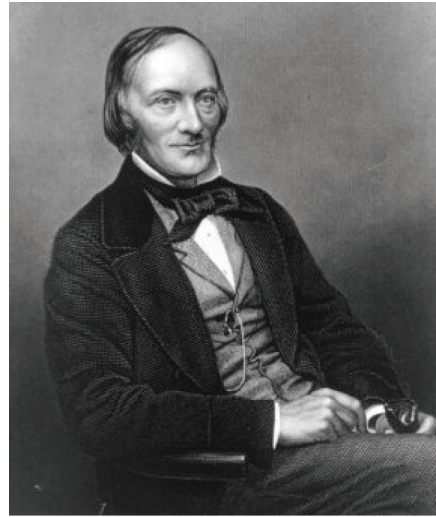


Figura 2.4 Richard Owen (1804-1892)

Em 1844, Robert Chambers publicou anonimamente o livro “Vestígios da história natural da criação”, que de acordo com Darwin, teria preparado a sociedade para uma mudança de paradigma que foi a publicação da teoria da evolução em 1859. Neste livro, Chambers apresenta algumas ideias sem profundidade científica, sugerindo a transformação de espécies parecida com as ideias da Scala Naturae de Lamarck (figura 2.1), mas com algumas bifurcações a partir de anfíbios originando peixes, répteis e mamíferos. Este livro também foi lido detalhadamente por Wallace que discutia suas ideias transformistas junto ao colega Henry Bates, com quem viajou pela Amazônia brasileira.

iii) Luta pela existência (ou sobrevivência do mais apto)

O lamarckista Herbert Spencer cunhou o termo “sobrevivência do mais apto”, frequentemente atribuído a Darwin de forma equivocada. Este aspecto abordado frequentemente na teoria evolutiva diz respeito à competição inter e intra-específica. As primeiras ideias sobre este tema vieram a Darwin durante a leitura do ensaio de Thomas Malthus (figura 2.5) em 1838, Princípio da População, no qual se postula que o mundo chegará a ter mais pessoas do que a quantidade de comida produzida. Como nascem mais pessoas do que é possível sobreviver em cada geração, isto geraria uma alta competição na espécie humana de acordo com Malthus. Darwin extrapolou estas ideias para toda biodiversidade, pois notou que em todas as espécies nasciam mais in-



Figura 2.5 Thomas Robert Malthus (1766 – 1834)

divíduos do que poderiam sobreviver e se reproduzir, fenômeno resultado da competição entre indivíduos e espécies pelos recursos limitados.

iv) Seleção natural

Lamarck (1809) apontava duas causas ou mecanismos para sua ideia de mudança evolutiva: direcionamento à perfeição (progresso) e capacidade intrínseca de adaptação do organismo (uso e desuso associado à herança dos caracteres adquiridos). A primeira parte foi inteiramente discordante da teoria evolutiva, mas a possibilidade de influência do ambiente na herança influenciou Darwin. Na verdade, os mecanismos de herança não eram conhecidos (ver hereditariedade em seguida) e se imaginava que as chamadas gêmulas pudessem captar sinais do ambiente e influenciar algumas características (Pangênese de Darwin). No entanto, Darwin atribuiu como o principal mecanismo causal da mudança evolutiva, a Seleção Natural, que se baseava na ação do ambiente ao longo das gerações sobre variantes geradas aleatoriamente e previamente existentes nas populações. Portanto, Darwin negava a importância da herança de caracteres adquiridos, apesar de supor que isto poderia explicar algumas situações excepcionais, relatado principalmente em algumas cartas a colegas no final de sua vida.

A Seleção Natural, de forma muito parecida à que Darwin publicara, foi abordada brevemente em alguns ensaios pelo botânico Patrick Mathew (1831) e pelo naturalista Charles Wells (1813), este último trabalhando sobre “raças” humanas. Darwin deu um sentido global, abrangente a todos os organismos, para o papel da Seleção Natural. Além disto, Darwin, didaticamente, fez analogias entre os métodos de seleção artificial de animais domésticos e o princípio da Seleção Natural.

v) Seleção sexual



Figura 2.6 Seleção sexual: o beija-flor macho é escolhido pela fêmea (ilustração do livro “A ancestralidade do homem e seleção em relação ao sexo” de Charles Darwin).

Aparentemente não houve precursores a abordarem este tema, mas Darwin e Wallace exploraram bastante o tópico para explicar a plumagem diferencial de machos e fêmeas, principalmente em aves (figura 2.6). No entanto, Wallace não concordava com Darwin a respeito da escolha da fêmea se relacionar com a plumagem mais colorida dos machos, e somente considerava que estas eram selecionadas desta forma para proporcionar camuflagem.

vi) Biogeografia

Alguns precursores, tais como o Conde de Buffon e os botânicos Johann Reinhold Foster e Alexander von Humboldt sugeriram a existência de múltiplos centros de origem das espécies no mundo, consideradas produtos das condições da região onde estas se originavam. Darwin propôs um modelo de especiação alopátrica (com separação de populações) em que esta distribuição era interrompida por barreiras geográficas. No entanto, Darwin parecia dar mais peso aos modos de especiação simpátrica, isto é, sem necessidade de isolamento geográfico.

Charles Darwin e, particularmente, Alfred Russel Wallace (figura 2.7), utilizaram-se de extensa informação biogeográfica advinda de suas coletas de material biológico de diferentes regiões: América do Sul e Galápagos durante a viagem do Beagle de Darwin (1831-1836) e na Amazônia e arquipélago Malaio nas viagens de Wallace (1844-1858). Os dois descobriram de forma independente os princípios de especiação e o mecanismo da Seleção Natural que explicava esta diferenciação entre distintas zonas geográficas.

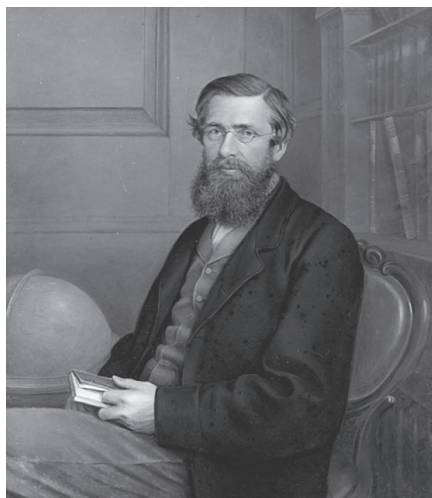


Figura 2.7 Alfred Russel Wallace (1823 – 1913)

vii) Hereditariedade

O princípio das gêmulas de Hipócrates foi reformulado por Darwin com a hipótese da Pangênese para explicar o mecanismo de herança por mistura de caracteres que poderia envolver alguma influência ambiental, inspirado por Lamarck. No entanto, a maior parte da variabilidade genética, de acordo com Darwin, teria uma origem alheia ao ambiente,

isto é, seria gerada totalmente ao acaso, não ocorrendo ao longo da vida do indivíduo e nem servindo a um determinado propósito ambiental como Lamarck sugeria.

A herança por mistura, uma crença comum no século XIX, dizia que em geral os filhos herdavam caracteres que seriam a média daqueles dos pais. Deste modo a variabilidade se perdia rapidamente a cada geração. Para tentar resolver esta questão, Darwin sugeriu que talvez o ambiente fizesse com que muitas variantes novas e aleatórias aparecessem, aumentando a variabilidade que era perdida pela mistura.

Após a sexta edição do livro “Origem das espécies”, a Pangênese recebeu maior ênfase, o que hoje é visto como resultado da perplexidade de Darwin em não conseguir explicar a hereditariedade e seu papel na Evolução, que apesar de ter sido elucidada e publicada por Gregor Mendel em 1865-1866, não foi reconhecida e divulgada até o ano de 1900. Para muitos, Darwin se tornou mais lamarckista com o passar dos anos. No entanto, apesar do desconhecimento de Darwin acerca da hereditariedade, os princípios evolutivos e o mecanismo de seleção natural são inteiramente compatíveis com a moderna visão da genética, incorporada à Teoria da Evolução entre 1920 e 1950, na chamada Síntese Moderna, Síntese Evolutiva ou Neodarwinismo.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Quais as principais diferenças entre a proposta de evolução (transformação) das espécies proposta por Lamarck e a descendência com modificação proposta por Darwin?
2. Qual era o papel do ambiente nas ideias de Lamarck e na Teoria Evolutiva de Darwin?



Aula 3

O QUE MUDOU COM A TEORIA DA EVOLUÇÃO A PARTIR DE 1859

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar os principais argumentos utilizados por Darwin e Wallace em seus livros, os dogmas que foram quebrados, o novo paradigma científico da explicação sobre a origem da vida e das espécies por causas naturais, o desenvolvimento das ciências biológicas no início do século XX com a Síntese Moderna, e no final do século XX e início do XXI com a biologia molecular e a genômica. Detalhar o que ainda persiste e o que foi modificado, além dos equívocos comuns na interpretação da teoria evolutiva.

Conceitos em evolução e equívocos comuns

1. Uma das definições mais comuns de Evolução Darwiniana pode ser considerada:

“Mudança nas propriedades das populações de organismos ao longo das gerações que transcendem o período de vida de um único indivíduo”.

2. Vários conceitos equivocados ainda persistem, principalmente porque a própria palavra Evolução é às vezes utilizada coloquialmente no sentido de aperfeiçoamento, como se tivesse um direcionamento pré-concebido ou um propósito.

Evolução não significa progresso ou avanço de acordo com Darwin e com a biologia evolutiva moderna, mas existem algumas tendências evolutivas, mudanças previsíveis devido à Seleção Natural e ocorrência de evolução convergente.

3. O principal fator causador de mudanças evolutivas seria a Seleção Natural de acordo com Darwin, mas o acaso (ou estocasticidade) é parte da Evolução biológica. O componente estocástico do processo evolutivo se deve a quatro fatores principais:
 - I) a mutação é o evento que gera novos alelos aleatoriamente, que inicia como uma variante nova em um indivíduo da população que é heterozigoto (se é espécie diploide) neste gene ou locus;
 - II) a deriva genética, que é a flutuação aleatória de frequências alélicas nas populações ao longo das gerações;
 - III) mudanças estocásticas do regime seletivo: quando as condições ambientais alteradas (climáticas, competidores etc) refletem em uma seleção de fenótipos

diferente do regime anterior. Isto significa que em curto prazo, com mesmas condições ambientais, o regime seletivo pode ter um resultado previsível, determinístico, mas no longo prazo, não há como saber quais fenótipos a seleção natural estará favorecendo;

- IV) outros eventos contingentes na história evolutiva tais como vicariância climática (glaciações, secas etc), geográfica (montanhas, rios, continentes etc) e catástrofes (meteoros, vulcões etc) afetam não apenas o regime seletivo (item anterior), podendo gerar eventos de extinção em massa, mas também modificam padrões regionais e globais de fluxo gênico, geram reduções ou expansões populacionais, promovem contatos secundários de populações ou espécies que evoluíram isoladamente por milhares a milhões de anos etc.
- 4. Como o acaso é parte da biologia evolutiva e não há um propósito ou direcionamento global na Evolução, não há como prever em longo prazo como ocorrerá o processo de diversificação de novas espécies. Por isto, de acordo com a biologia evolutiva não é sensato pensar que a evolução biológica em outro planeta se daria da mesma forma que na Terra. Além disto, se pudéssemos reiniciar a evolução na Terra com um organismo procarioto de quatro bilhões de anos atrás, o resultado não deveria ser o mesmo, aparecendo a espécie humana, por exemplo. Steven Jay Gold fala bastante em seus livros sobre a contingência histórica que existe na evolução: “se não tivesse caído um meteoro na Terra há 65 milhões de anos, o resultado hoje seria bem diferente, provavelmente não estaríamos aqui.”
- 5. Evolução não é Ontogenia, processo que se refere apenas ao desenvolvimento do zigoto à fase adulta. Lembre-se que os processos evolutivos são observados nas populações (Darwin) ao longo das gerações e não nos indivíduos (Lamarck).
- 6. As mudanças evolutivas são apenas as hereditárias. Algumas espécies têm certa plasticidade fenotípica na qual o caráter pode se modificar caso o ambiente seja alterado, como por exemplo, plantas que desenvolvem raízes diferentes dependendo da umidade do solo. A adaptação evolutiva se refere à mudança que ocorre nas populações ao longo do tempo, das gerações. Adaptação fisiológica (não evolutiva) é apenas uma adequação temporária de um indivíduo a um ambiente específico como, por exemplo, uma pessoa que é exposta à luz ultravioleta excessiva terá mais melanina na pele.
- 7. Ao invés de dizer formas de vida superiores (avançadas) ou inferiores (primitivas) para se referir aos organismos atuais, use o nome dos grupos (humanos, fungos, briófitas) ou use o termo basal para se referir a um grupo ou linhagem que se diverge anteriormente na filogenia. Ex: o grupo dos anfíbios é basal em relação ao grupo dos mamíferos.

O que mudou na Teoria da Evolução após Darwin?

Abaixo serão apresentadas diferentes ideias compartilhadas por Darwin e seus contemporâneos, e como estas ideias são consideradas atualmente na biologia evolutiva. Como em qualquer ciência, novas metodologias e conhecimentos são agregados às teorias científicas, que são constantemente alteradas ou complementadas. No entanto, as alterações promovidas não afetaram a estrutura da teoria evolutiva, sendo que o conhecimento gerado desde o início do século XX, incluindo os dados recentes da genômica, confirmou e

ampliou ainda mais, várias hipóteses e explicações levantadas por Darwin a partir de dados muito preliminares no século XIX. A seguir serão discutidas algumas das ideias daquela época, enfatizando aquelas que foram modificadas com pesquisas posteriores (ideias de hoje).

1. HERANÇA

- A) Acreditava-se que a herança se dava através da mistura de “elementos”, o que fazia com que, de geração para geração, decaísse a variabilidade existente nas populações.

Hoje: A partir do início do século XX já sabemos bastante sobre a herança das características, sobre os genes e genomas e esta ideia não faz nenhum sentido.

2. VARIAÇÕES HEREDITÁRIAS

- B) Deve ser muito elevada a taxa de surgimento de variações novas nas populações

Hoje: A taxa de mutação é na verdade muito baixa em termos relativos, por exemplo, ocorre 1 mutação a cada 100.000.000 (10^{-8}) de nucleotídeos replicados durante a meiose.

- C) A variação hereditária que surge de novo em cada geração aparece ao acaso, isto é, não é uma resposta às necessidades adaptativas dos indivíduos em relação ao ambiente.

Hoje: Sim, todos os novos alelos aparecem de forma espontânea, aleatoriamente.

- D) A mudança das condições de vida dos seres vivos tende a aumentar a taxa de aparecimento dessas variações herdáveis.

Hoje: Isto está relativamente correto, podendo ser mais elevada em microrganismos sujeitos a radiações ou químicos ionizantes etc, mas nem todo stress aumenta a taxa de mutação.

- E) As variações formam um continuum (Ex.: Números de vértebras, pétalas, cromossomos)

Hoje: Nem sempre, há variantes discretas que não apresentam continuidade entre elas (cor da íris etc). Há ainda possibilidade de que algumas características apresentem variantes não contínuas (ver a seguir).

3. EVOLUÇÃO LENTA, GRADUAL E INTERMITENTE

- F) A evolução é gradual. Constitui-se num processo lento e contínuo ao longo do tempo, marcado por certas intermitências. Se pudéssemos ter todos os fósseis à nossa disposição, poderíamos “ver” como teriam lentamente ocorrido os mínimos passos de cada mudança evolutiva nas várias estruturas corporais.

Hoje: A maior parte das mudanças fenotípicas e genotípicas é gradual, de pequeno efeito, mas há alguns casos de mudanças grandes no fenótipo, como nas mutações pleiotrópicas que afetam genes do desenvolvimento, que são minoria e de menor importância para a evolução porque em grande parte são muito deletérias. Atualmente temos à disposição dos cientistas muito mais fósseis do que na época de Darwin. Até mesmo a história evolutiva dos cetáceos está bem representada com fósseis que nos permitem descrever vários dos estágios intermediários fenotípicos previstos por Darwin. No entanto, o registro fóssil é cheio de lacunas, pois a fossilização é um evento raro (estima-se que 1 em cada 1000 espécies deixaram fósseis) e a descoberta dos fósseis depende de estarem acessíveis, de sorte (que aconteceu em vários casos) e de vasta pesquisa paleontológica. Além disto, muitos grupos taxonômicos sempre viveram em locais de fossilização muito improvável ou possuíam corpos moles ou muito pequenos, para os quais não se espera encontrar fósseis.

4. SELEÇÃO NATURAL

- G) O fator direcionador da seleção natural é a capacidade variável dos seres vivos deixarem descendentes que sobrevivam até a idade reprodutiva.

Hoje: Sim, a Seleção Natural é muito parecida com a proposta original de Darwin, com explicações mais coerentes devido ao conhecimento da hereditariedade e da relação genótipo e fenótipo.

- H) A Seleção Natural é perfeccionista; trabalha para o “bem” da população, promovendo sua maior adaptabilidade ao meio e, caso mudem as condições ecológicas/ambientais, ocorre a readaptação às novas condições.

Hoje: A Seleção Natural é oportunista, depende das condições do meio, pois o regime seletivo é alterado com a mudança ambiental. Em outros casos específicos (Ex: cérebro humano), Darwin sugeriu possíveis explicações com influência lamarckista (certa tendência à perfeição). No entanto, a grande maioria das publicações e cartas de Darwin demonstra que ele considerava a falta de qualquer objetivo ou “propósito” na seleção natural.

- I) Como a taxa de reprodução é o elemento básico através do qual a Seleção Natural é definida, subentende-se que os seres vivos apresentem uma tendência para aumentar ao máximo o seu número.

Hoje: Isto é um equívoco, pois organismos têm diferentes estratégias reprodutivas, alguns com maior ou menor cuidado parental, com tendência a um menor ou maior número de descendência, respectivamente.

5. SELEÇÃO SEXUAL

- J) Decorrente da competição entre os machos de uma mesma espécie em disputas pelas fêmeas

Hoje: Sim, a ideia de Seleção Sexual também continua basicamente a mesma (ver Aula 4).

- K) A Seleção Sexual é muito importante na evolução, tendo sido provavelmente o fator mais significativo na “raciação” humana.

Hoje: Não é bem assim. Há Seleção Sexual na espécie humana e em vários outros primatas, mas não há qualquer evidência de que tenha sido o principal fator na diferenciação de populações humanas. Para a biologia evolutiva também não existem “raças” ou subespécies no homem, quando comparadas, por exemplo, com as subespécies existentes no chimpanzé (Aula 15).

6. CARGA GENÉTICA NA SELEÇÃO SEXUAL

- L) A Seleção Sexual, que resulta no aparecimento dentro de cada espécie de variações sem relação com a adaptação às condições ambientais, pode favorecer características aparentemente desvantajosas para a sobrevivência dos indivíduos, baixando o valor adaptativo médio das populações.

Hoje: Sim, isto é muito bem descrito para várias espécies. Por exemplo, os pavões com cauda grande e colorida atraem mais fêmeas durante a corte, mas ficam mais vulneráveis à predação do que os pavões com cauda curta e menos colorida.

7. O ACASO E AS VARIAÇÕES NEUTRAS

- M) As variações são em sua grande maioria adaptativas.

Hoje: Na época de Darwin, grande parte das variações analisadas podia ser adaptativa, mas atualmente sabemos que a maior parte da variação genética é neutra, principalmente no nível genotípico.

- N) O simples acaso pode gerar diferenciações interpopulacionais, alterando as frequências das formas polimórficas ou até mesmo fixando uma delas.

Hoje: Sim, Darwin considerava bastante o papel do acaso que atualmente chamamos de Deriva Genética, mesmo sem conhecer a natureza da hereditariedade e dos genes.

8. CARACTERES ADQUIRIDOS

- O) Alguns caracteres adquiridos (em função do uso e desuso) podem transformar-se em hereditários. “Na minha opinião, o maior erro que cometi foi o de não haver dado suficiente valor à ação direta do ambiente, isto é, alimento, clima, etc., independentemente da Seleção Natural” (Darwin, Carta a Moritz Wagner, 13/10/1876)

Hoje: Não existe herança de caracteres adquiridos da forma como descrita por Lamarck. Darwin expressou em algumas cartas e livros no final de sua vida, uma insatisfação em não conseguir explicar a origem de algumas variações por desconhecer como se dava a herança de caracteres. Nestes momentos, ele pensava que talvez devesse ter dado mais créditos a Lamarck, o que felizmente não aconteceu.

9. PANGÊNESE E TELEGONIA

- P) As gêmulas explicam o aumento da taxa de mutação e alguns caracteres adquiridos.

Hoje: Isto é uma ideia equivocada que apareceu na hipótese da Pangênese de Darwin,

baseada na herança por mistura, uma crença da época. A herança dos genes só veio a ser descrita em 1866 por Mendel, que foi divulgada no início do século XX pelos primeiros geneticistas.

Q) A telegonia existe.

Hoje: Outro equívoco da biologia do século XIX. Dentro da Pangênese, Darwin admitiu a existência da telegonia, que seria a herança de características paternas de indivíduos que copularam anteriormente com uma mesma fêmea. Assim, um indivíduo poderia ter mais de um pai de acordo com esta ideia equivocada e machista da época de Darwin.

10. ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

R) Duas ou mais espécies novas podem surgir a partir de uma única população (cladogênese) que ocupe, sem descontinuidade, uma única área.

Hoje: Sim, embora mais rara, a especiação simpátrica foi demonstrada em alguns grupos, como algumas plantas e os ciclídeos dos lagos da África ocidental (ver Aula 7).

11. RAÇAS (SUBESPÉCIES) E ESPÉCIES

S) A atribuição de grupos de organismos a determinadas variedades, subespécies e espécies baseia-se apenas em semelhanças e deriva de mera conveniência.

Hoje: Darwin compreendia muito bem o papel e a ambiguidade dos conceitos de espécie e outras divisões taxonômicas na explicação de sua teoria. A evolução é um processo contínuo, não existem limites claros e objetivos que possam ser utilizados para delimitar espécies de forma universal. A definição improvável de um conceito universal de espécies é uma expectativa da teoria evolutiva que, portanto, contraria os tipologistas, mas não os biólogos evolucionistas (ver Aula 6).

12. EVOLUÇÃO E PROGRESSO

T) A evolução não implica em “progresso”.

Hoje: Esta ideia darwiniana é muito mais clara atualmente do que há 50 anos, justamente devido ao fato que é difícil desvincular-se da ideia de aperfeiçoamento e superioridade do homem, considerado o “topo da evolução” de acordo com princípios aristotélicos, lamarckistas e criacionistas. Alguns “cientistas” e leigos ainda insistem em exagerar a diferença da nossa espécie para as demais com base nesta ideia equivocada, mas em pleno século XXI, ainda não sabemos o que nos torna realmente diferentes do chimpanzé em termos neurobiológicos.

13. IMPULSO EVOLUTIVO

U) Não há um impulso evolutivo, uma força diretriz transcendente na evolução.

Hoje: Darwin retirava qualquer explicação transcendental para o transcurso evolutivo, portanto, isto significa apenas aceitar que fenômenos biológicos são explicados cientificamente, uma ideia consensual nas ciências naturais.

- V) Todos os seres vivos atuais derivam de uma ou algumas formas de vida criadas por Deus. Aparece em uma única frase a partir da segunda edição do livro *Origem das espécies*: “There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed by the Creator into a few forms or into one”

Hoje: Este pensamento de Darwin expressava sua crença na possível existência de um Deus que ele não abandonou, apesar de nunca utilizar o transcendental na sua teoria científica. Para ser um cientista não é preciso ser ateu, basta fazer como Darwin, não misture crença e ciência. A origem da vida a partir da matéria inorgânica não é abordada por Darwin, mas atualmente também utilizamos conceitos e mecanismos darwinianos para explicá-la (Aula 8).

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Se Darwin é considerado o pai da Evolução Biológica como teoria, por que algumas de suas ideias não são seguidas hoje pela Ciência?
2. Qual era o aspecto mais equivocado nas ideias de Darwin que foram publicadas em 1859 e qual disciplina foi responsável pela reinterpretação destas ideias no século XX?



Aula 4

ORIGEM DA VARIAÇÃO GENÉTICA E MECANISMOS EVOLUTIVOS ESTOCÁSTICOS (DERIVA GENÉTICA, FLUXO GÊNICO, ENDOGAMIA) E DETERMINÍSTICOS (SELEÇÃO NATURAL E SEXUAL)

OBJETIVO PRINCIPAL

- Conhecer os mecanismos de origem das variações (novos alelos e fenótipos) por mutação e recombinação, e introduzir os processos aleatórios e determinísticos de mudanças das frequências alélicas e genotípicas entre gerações de populações que promovem a diversificação da biodiversidade.

Evolução, em seu sentido mais elementar, pode ser definida como a alteração nas frequências alélicas, em uma população, ao longo das gerações. Colocando dessa maneira, é possível perceber que o ponto fundamental do processo evolutivo é o aparecimento da variação hereditária, que se manifesta como uma alteração genotípica no DNA e muitas vezes também como um fenótipo que pode ser bioquímico, celular, morfológico, comportamental etc. Estas variações que chamamos de alelos são posteriormente sujeitas a alterações de suas frequências entre as gerações pelos demais mecanismos evolutivos como a Deriva Genética e a Seleção Natural. Mas como surge a variação genética representada por novos alelos?

Origem dos novos alelos e combinações por Mutação e Recombinação

A mutação é definida como um evento que gera uma alteração permanente no DNA. Estas alterações são às vezes também chamadas de mutações, mas iremos considerá-las aqui como variações, variantes ou alelos. A mutação pode ocorrer durante a replicação do DNA, tanto em células da linhagem germinativa como em células somáticas. No entanto, apenas aquelas mutações que aparecem nos gametas de espécies sexuadas são realmente importantes para a evolução, pois as que ocorrem em células somáticas não são hereditárias. Nos organismos assexuados unicelulares, as mutações que acontecem na divisão celular por cissiparidade originam novos alelos que podem ser passados de forma clonal à sua descendência, diferente dos organismos sexuados. Desta forma, embora a dinâmica da variação hereditária entre organismos sexuados e assexuados seja muito diferente, os mecanismos aleatórios e determinísticos que promovem mudanças entre gerações de populações sexuadas e de linhagens clonais assexuadas são igualmente importantes. Uma diferença básica é observada em espécies assexuadas no fluxo gênico que é ao mesmo tempo restrito (menos comum que em espécies sexuadas) e promíscuo (pode ocorrer até mesmo entre espécies de reinos e domínios diferentes). O fluxo gênico é muito importante na dinâmica populacional e delimitação de unidades evolutivas em espécies sexuadas.

Outra fonte de variação nos organismos sexuados é a recombinação que permite o intercâmbio de alelos dentro de genes (Ex: entre éxons diferentes) e entre genes diferentes. As trocas de segmentos de DNA entre diferentes cromátides (paterna e materna) podem gerar novas combinações alélicas que não existiam previamente. Estes alelos combinados

podem representar novos fenótipos que nunca existiriam sem a recombinação, portanto ela é uma fonte importante de variação de novo nas espécies sexuadas.

Nos organismos assexuados há outras formas análogas à recombinação sexuada que permitem a incorporação de novas variantes genéticas, envolvendo a assimilação de moléculas de DNA de outras espécies passivamente (transformação) ou através de um vetor viral (transdução), além da troca de material genético entre espécies afins pela conjugação bacteriana etc. Estes processos permitem o fluxo de genes entre membros da mesma espécie ou espécies relacionadas proximamente ou mesmo de domínios diferentes (Bacteria e Archaea), que neste último caso chamamos de transferência horizontal. Os processos recombinantes assexuados não serão abordados em detalhe neste livro, assim como grande parte dos mecanismos evolutivos existentes em organismos assexuados, mas obviamente, são igualmente importantes para compreensão da evolução da biodiversidade.

Eventos mutacionais

As mutações podem envolver alterações cromossômicas (quebra, deleção, duplicação ou rearranjo dos cromossomos) e mutações gênicas (substituições de nucleotídeos, inserções e deleções etc). Assim pode-se considerar que a mutação é a fonte primária de variação, pois dá origem a novos alelos, genótipos e fenótipos.

As mutações podem acarretar diferentes resultados dependendo do tipo de alteração molecular provocada e do local genômico onde esta ocorreu. Os tipos de alterações mais comuns envolvem a substituição de nucleotídeos, também chamadas de mutações de ponto.

Quando ocorre a troca de nucleotídeos entre bases do mesmo tipo, entre purinas (A e G) ou entre pirimidinas (C e T), diz-se que ocorreu uma transição, mas quando muda este tipo, de purina para pirimidina e vice-versa, chama-se transversão (figura 4.1).

A substituição de um único nucleotídeo (ou mutação de ponto) em uma sequência de

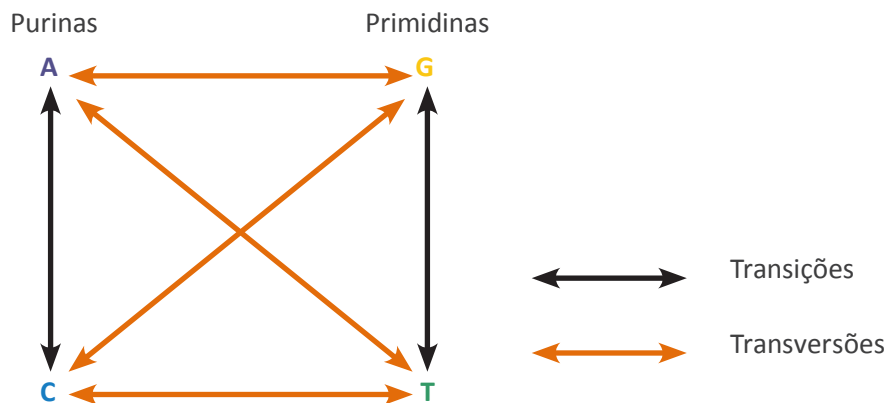


Figura 4.1 Esquema representando transições e transversões nucleotídicas

DNA pode muitas vezes ser neutra, isto é, não afeta o fenótipo. Mas caso ocorra dentro da região codificadora de um gene (éxon) pode alterar os nucleotídeos dos códons e levar à alteração do aminoácido correspondente (mutação não sinônima ou de sentido trocado – figura 4.2) ou manter o mesmo aminoácido (mutação sinônima ou silenciosa).

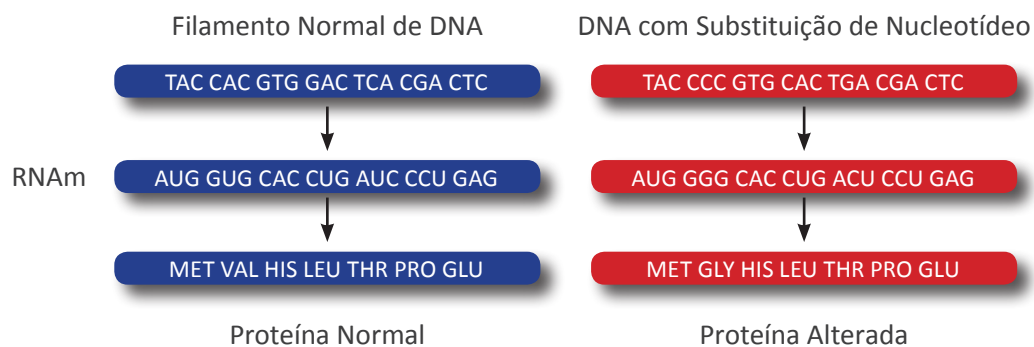


Figura 4.2 Mutações de sentido trocado

Outros tipos de ponto alteram o tamanho final da proteína. Por exemplo, geralmente a tradução do RNA mensageiro termina quando um códon finalizador (UAA, UAG e UGA) é alcançado. As mutações que geram outros códons de parada a partir de códons de aminoácidos são denominadas sem sentido (figura 4.3), resultando em polipeptídeos menores. Outras mutações causam o efeito contrário, transformam o códon de parada normal em um códon para um aminoácido, estendendo a cadeia de aminoácidos até encontrar aleatoriamente outro códon de parada.

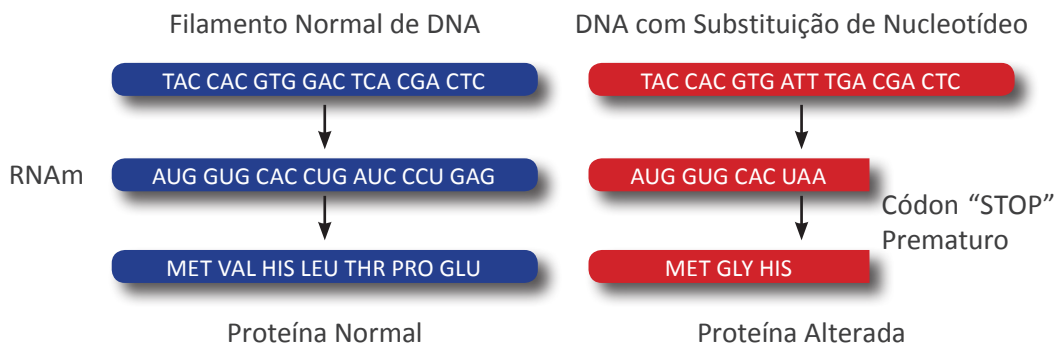


Figura 4.3 Mutações sem sentido

As substituições nucleotídicas também podem ocorrer fora dos éxons, além de outras regiões genômicas neutras, por exemplo, nos íntrons ou em regiões regulatórias, nas quais podem também afetar o fenótipo, mesmo não sendo regiões codificadoras. Por exemplo, se há uma mutação de ponto na região do íntron que funciona como sítio de processamento (splicing) do RNA mensageiro, isto pode levar à incorporação de um íntron ao éxon e gerar, na maioria das vezes, uma consequência deletéria à função gênica.

Outros tipos de mutações de ponto envolvem pequenas inserções e deleções (indels), portanto se ocorrem na porção codificadora, podem também trazer consequências que na maioria das vezes são deletérias, principalmente se envolver um ou dois nucleotídeos. Se o número de nucleotídeos é múltiplo de três, o indel pode não alterar a matriz de leitura da tradução dos aminoácidos, geralmente adicionando ou eliminando apenas um aminoácido da proteína completa. Nos indels envolvendo 1 ou 2 nucleotídeos dentro dos éxons, a proteína terá uma sequência de aminoácidos completamente diferente a partir do ponto de mutação (figura 4.4), o que geralmente afeta negativamente a função proteica.

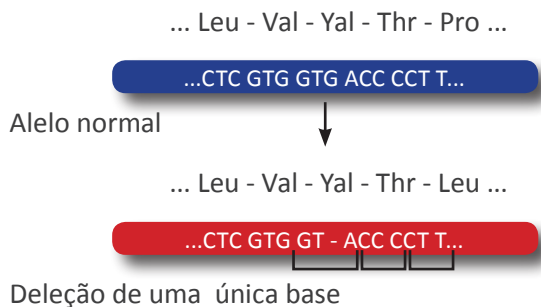


Figura 4.4 Mutação envolvendo a deleção de um nucleotídeo em um éxon que leva ao desvio da matriz de leitura dos códons.

Recombinação

A recombinação que ocorre na gametogênese, durante a meiose de espécies sexuadas, é feita pelo mecanismo de crossing-over (figura 4.5), envolvendo dois cromossomos homólogos pareados (sinapse). Durante o emparelhamento, pode acontecer a quebra provisória de regiões cromossômicas homólogas, que são posteriormente reatadas. Nesse evento ocorre troca entre pedaços de cromátides (fitas de DNA) de cromossomos diferentes (um deles de origem materna e o outro de origem paterna), promovendo um rearranjo que pode levar a uma nova combinação alélica (figura 4.5). Este processo sexual aumenta a variabilidade fenotípica nas populações, permitindo a expressão de novos fenótipos derivados destas combinações novas de alelos pré-formados por mutação dentro de um mesmo gene ou entre genes diferentes.

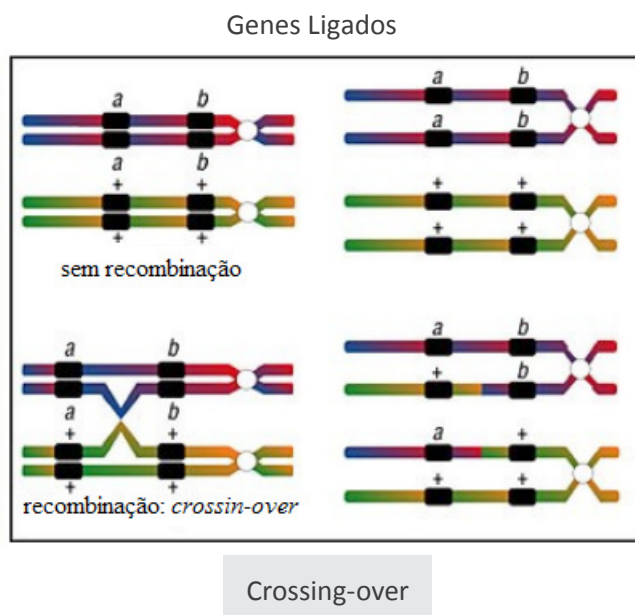


Figura 4.5 Recombinação por crossing-over durante a meiose pode gerar novas combinações alélicas em um determinado genoma.

Caso ocorra um crossing-over desigual (pareamento impreciso que resulta em trocas não recíprocas de segmentos de DNA entre as cromátides – figura 4.6), podem ocorrer deleções gênicas e em outros casos, duplicações de segmentos redundantes (parálogos) que podem, posteriormente, acumular mutações independentes, resultando em genes com funções diferentes (figura 4.6).

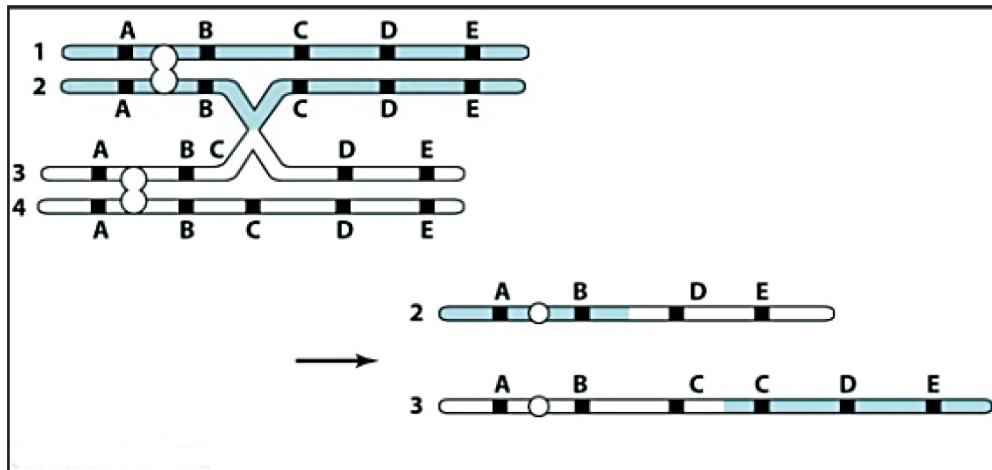


Figura 4.6 Crossing-over desigual levando à deleção e duplicação de genes.

Na realidade, os dados genômicos indicam que vários genes parálogos se originaram por este mecanismo de recombinação desigual que duplica diferentes segmentos genômicos. Como fonte de novidades evolutivas, as duplicações gênicas são muito importantes para a evolução de novas proteínas nos genomas de vários táxons porque genes redundantes podem ser diversificar funcionalmente. Um exemplo disso é a família gênica das globinas, para a qual é inferida uma origem comum de todos os seus genes com diferentes funções relacionadas em metazoários e também em algumas plantas (figura 4.7).

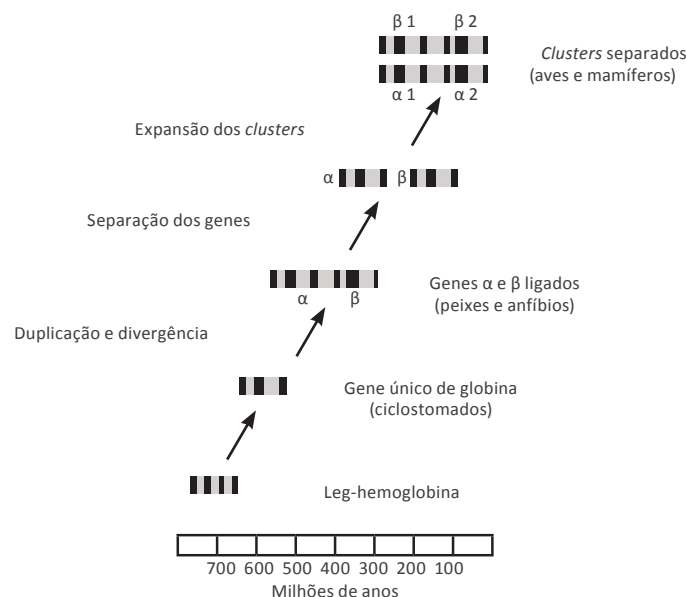


Figura 4.7 Duplicação gênica levando à formação da família das globinas

Variação genética e evolução

A variação genética, representada pelos novos alelos originados por mutação e novas combinações alélicas formadas por recombinação em um indivíduo recém-nascido, é a matéria prima para as mudanças evolutivas que ocorrem em uma população. Sem os variantes alélicos, consequentemente, não há evolução das populações por deriva, seleção natural, fluxo gênico etc. Diante disso, é plausível concluir que a variação genética é necessária para que populações sejam capazes de lidar com mudanças ambientais. Nos vários estudos de populações naturais de animais e plantas, e de cativeiro (ou plantas cultivadas), tamanhos maiores estão relacionados a uma maior probabilidade de sobrevivência das populações (figura 4.8). Nas populações menores há, geralmente, uma menor diversidade genética e, consequentemente, menor potencial evolutivo, pois a chance de extinção é maior devido à existência de oscilações demográficas aleatórias entre gerações.

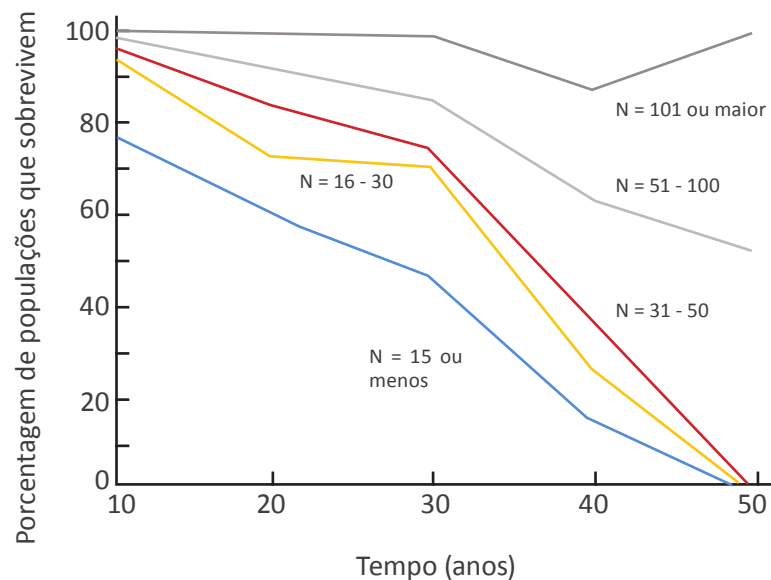


Figura 4.8 Gráfico ilustrando a relação entre tamanho populacional (N) e o potencial evolutivo (porcentagem de populações sobreviventes).

Deriva Genética

Mudanças nas frequências alélicas de uma geração para a outra podem ocorrer ao acaso devido a “erros de amostragem” dos gametas. Isso ocorre porque os alelos ou variantes que estarão presentes em uma nova geração (descendente) serão uma amostra aleatória dos variantes alélicos da geração parental. Essa mudança aleatória nas frequências gênicas entre as gerações é chamada deriva genética e sua magnitude é dependente do tamanho populacional, isto é, quanto menor a população, maior será a diferença esperada entre frequências alélicas de uma geração para outra. Por isto, alelos são perdidos mais frequentemente nas populações com tamanho pequeno, já que é maior a probabilidade de que este alelo não seja passado para gerações seguintes. Isto também explica porque

é eliminada a maior parte das variantes novas que aparecem por mutação. Estes alelos novos aparecem em um indivíduo que pode não passá-los às gerações seguintes, isto é, alelos raros são facilmente perdidos por deriva genética.

Como a magnitude da deriva genética depende do tamanho populacional, oscilações demográficas têm uma grande influência nas flutuações aleatórias das frequências alélicas. As oscilações demográficas podem ocorrer de maneira drástica ao longo das gerações. Uma redução repentina do tamanho populacional (figura 4.9) pode resultar em poucos indivíduos sobreviventes, o que é chamado de gargalo de garrafa (bottleneck) populacional. Esta pequena população carregará uma pequena amostra da variação presente na população original. Nesta população reduzida há uma grande perda subsequente de variabilidade por deriva genética, que também será proporcional ao tempo (em gerações) que esta população permanecer com tamanho reduzido.

“Gargalo de garrafa” e efeito fundador

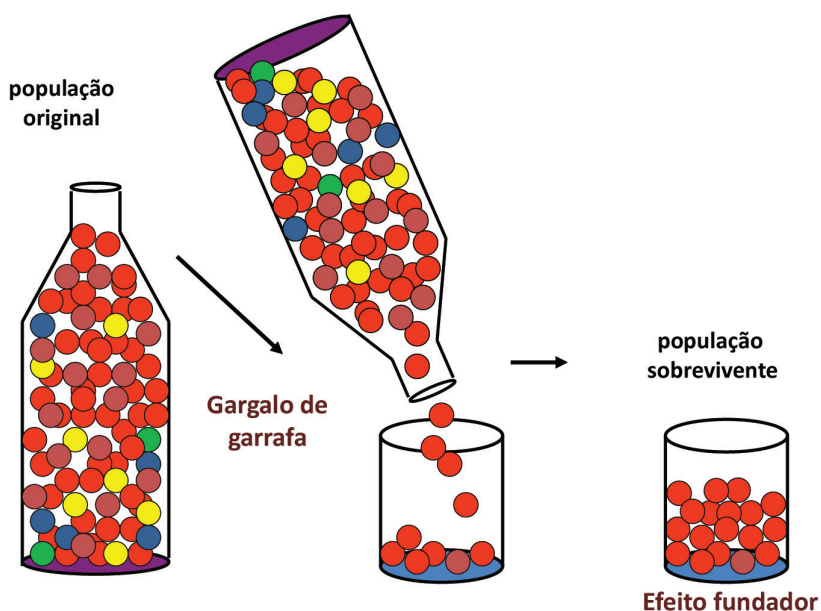


Figura 4.9 Analogia que ilustra o gargalo de garrafa, evento de redução drástica no tamanho populacional que é acompanhado pela alteração nas frequências alélicas, levando à diminuição da diversidade genética intrapopulacional. A população resultante após o gargalo que pode se expandir posteriormente, sofre um efeito fundador.

Muitas vezes, após um gargalo de garrafa, a população pode recuperar o tamanho populacional das gerações anteriores e até expandir numericamente. Este evento demográfico em que poucos indivíduos fundam uma população é chamado de efeito fundador, cuja população descendente carrega apenas uma fração da variação genética contida na população parental. Este evento está intimamente relacionado com processos rápidos de diferenciação interpopulacional e com o mecanismo de especiação peripátrica (Aula 7).

A deriva genética traz algumas implicações importantes para a evolução:

- O efeito da deriva genética é mais rápido e drástico nas populações com tamanho reduzido, portanto oscilações demográficas entre gerações envolvem subsequentes flutuações das frequências alélicas que serão mais acentuadas, quanto maior e mais tempo durar uma redução do censo populacional.
- Leva à perda aleatória da diversidade genética em populações naturais ou de cativeiro, potencialmente diminuindo a capacidade de estas responderem a novas pressões seletivas (figura 4.8), principalmente naquelas populações com tamanho muito pequeno, como nas espécies ameaçadas (figura 4.10).
- A deriva pode contribuir para a especiação, pois tende a aumentar as diferenças genéticas entre populações relativamente isoladas. Por exemplo, a deriva genética no gargalo populacional e efeito fundador é muito importante no caso de especiação peripátrica (ver Aula 7), na qual uma pequena população deslocada da população maior (tal como populações de ilhas em relação ao continente) começa a se divergir em decorrência de eventos aleatórios.

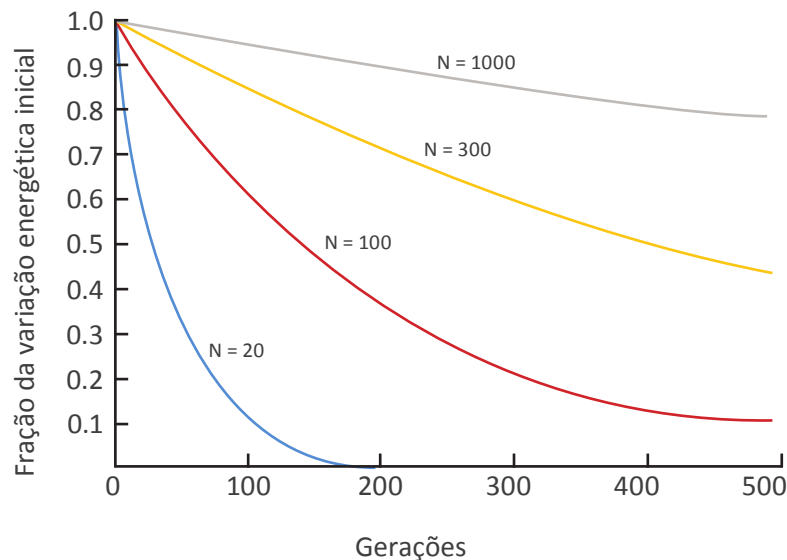


Figura 4.10 Gráfico relacionando o tamanho populacional (N) e a perda de diversidade genética por deriva.

Endogamia

Endogamia (ou endocruzamento) é o acasalamento entre indivíduos aparentados. É detectado em uma população quando a união entre parentes ocorre mais frequentemente do que o esperado pelo acaso. Em acasalamentos endogâmicos, os progenitores compartilham ancestrais comuns muito recentes, de modo que podem compartilhar alelos gênicos que são cópias idênticas herdadas do mesmo ancestral. Assim é possível inferir que a prole originada de endocruzamentos terá maior probabilidade de ser homozigota do que aquela gerada por meio de acasalamentos ao acaso (exogâmicos).

O coeficiente de endogamia F é utilizado para quantificar a endogamia e pode ser entendido como a probabilidade de dois alelos em um mesmo locus, tomados ao acaso de uma população, serem idênticos por descendência. Sendo F uma probabilidade, esta pode assumir valores que variam entre 0 (nenhuma chance de identidade por descendência) e 1 (todos os loci autossômicos são idênticos por descendência).

Como uma consequência da endogamia é o aumento da homozigose, em muitas populações e espécies isto pode trazer um efeito negativo que é chamado de Depressão Endogâmica. Este problema ocorre devido à expressão de disfunções recessivas que aparecem em homozigose, portanto populações com maior carga genética, isto é, como maior número relativo de alelos deletérios recessivos, terão maiores problemas devido à depressão endogâmica. Além disto, populações também têm uma perda do valor adaptativo devido à perda da heterose, por aumento da homozigose. Vários estudos realizados em populações endogâmicas na natureza e no cativeiro evidenciam que muitas destas apresentam fenótipos anormais e consequente redução na sobrevivência, no desempenho reprodutivo, crescimento, viabilidade populacional de médio prazo etc.

No entanto, a endogamia tem sido empregada no melhoramento animal e vegetal há muito tempo. Através de cruzamentos dirigidos e seleção artificial da prole é possível fixar características de interesse do melhorista. Mas neste caso, todos os problemas decorrentes de depressão endogâmica são sistematicamente (e artificialmente) eliminados da população que está sendo melhorada.

Fluxo Gênico

A probabilidade de dois indivíduos se acasarem, de certo modo, depende de onde eles se encontram geograficamente. Assim faz sentido supor que há grande probabilidade de que membros de uma mesma população serão, na maior parte das vezes, os únicos a contribuir com genes para uma nova geração. Quando isso ocorre de forma muito significativa, diz-se que a população está relativamente isolada, tendendo a se diferenciar das demais populações por deriva genética.

O isolamento entre população e subsequente diferenciação entre elas pode levar à estruturação genética entre populações, que nada mais é do que a heterogeneidade nas frequências alélicas entre populações de áreas diferentes, devido ao fluxo gênico restrito ou inexistente. O fluxo gênico pode ser definido como o movimento de alelos entre populações ou subpopulações. É um fator importante, responsável por inserir variantes genéticas em uma população e também por homogeneizar as frequências alélicas entre duas populações que possuem fluxo gênico recíproco. Portanto, o fluxo gênico tende a aumentar a diversidade genética em populações que recebem imigrantes, e diminuir as diferenças entre duas ou mais populações que intercambiam migrantes entre si. Assim, o fluxo gênico impede ou retarda o processo de diferenciação populacional, que está relacionado com o mecanismo mais comum de especiação do tipo alopátrica (Aula 7).

Seleção Natural

Os organismos vivos, de um modo geral, produzem muito mais filhos do que o ambiente pode sustentar, fato que, naturalmente, levará à competição (inter e intraespecífica) por recursos limitados. Como há uma grande variação genética nas populações naturais originada por mutação e recombinação, indivíduos possuem características fenotípicas diferentes que os fazem melhores ou piores competidores. No entanto, esta competição se dá não apenas em termos de sobrevivência, disputando alimento, abrigos etc, mas também em relação ao privilégio reprodutivo nas espécies sexuadas, geralmente envolvendo dis-

puta entre os machos pelas fêmeas. Desta forma, têm maiores chances de sobreviver e se reproduzir (deixando mais descendentes do que a média), aqueles indivíduos de uma população cujos atributos (características) lhes conferem uma maior adaptação em relação aos demais indivíduos com outros atributos em desvantagem num determinado ambiente.

Apesar de que iremos utilizar muitas vezes o termo Seleção Natural na voz ativa, é importante frisar que esta é uma forma metafórica de linguagem. Este mecanismo é apenas um fenômeno observado ao longo das gerações como um efeito das condições ambientais sobre a variabilidade pré-existente nas populações. Estas variantes hereditárias podem ser especificamente favorecidas ou desfavorecidas de acordo com o ambiente, tendo suas frequências aumentadas ou diminuídas entre gerações, respectivamente. Portanto, a seleção natural é o único fator evolutivo que possui um viés determinístico, em um determinado ambiente com suas condições bióticas e abióticas particulares, alguns indivíduos com atributos específicos, mais adaptados, são favorecidos, deixando mais descendentes ao longo das gerações. Isto é o que chamamos de processo adaptativo em evolução biológica e a característica (tipo de fenótipo) que está sendo favorecida naquela população, chamamos de adaptação (ver Aula 5).

Em 1858, Charles Darwin e Alfred Wallace propuseram a seleção natural como o principal mecanismo direcionador das mudanças evolutivas. É um processo dinâmico que emerge da interação de fenótipos (e seus genótipos) em populações com o ambiente biótico e abiótico ao longo das gerações. Para que haja uma mudança evolutiva reconhecida como seleção natural, devem coexistir estes pré-requisitos:

- Variações fenotípicas hereditárias entre os membros de uma população;
- Sobrevivência e reprodução diferenciada: diferenças adaptativas (vantajosas ou desvantajosas) entre as variações fenotípicas;
- Alto número de descendentes na prole (nascem mais indivíduos do que sobrevivem e se reproduzem em cada geração);
- Competição por recursos limitados e privilégio reprodutivo (restrições do ambiente).

A vantagem relativa que possui um indivíduo ou uma população (com determinadas características) em relação a outros indivíduos ou outras populações, respectivamente, pode ser medida por um coeficiente que é chamado de valor adaptativo (w - fitness). Como vimos anteriormente, a endogamia pode levar a uma diminuição deste valor adaptativo populacional (depressão endogâmica), já que características deletérias são expressas mais frequentemente na população endogâmica devido ao aumento da homozigose. Assim, apenas a seleção natural pode aumentar o valor adaptativo populacional ao longo de várias gerações, mas isto só ocorre se a pressão seletiva for a mesma durante todo este tempo. No entanto, como a seleção natural depende das condições bióticas (alimentos, competidores, predadores, parasitas etc) e abióticas (solo, temperatura, umidade etc) do ambiente em que está a população, qualquer alteração nestas condições altera o regime seletivo. Podemos então inferir que apesar de a seleção natural ter um resultado determinístico em curto prazo, não há como prever alguns fenômenos adaptativos de longo prazo, já que as condições ambientais podem alterar drasticamente. Por exemplo, as extinções em massa são decorrentes de mudanças drásticas no ambiente, geralmente associadas

a catástrofes globais, como o vulcanismo e as mudanças climáticas que provocaram a maior extinção em massa no final do Permiano. Caso estas catástrofes não sucedessem, a história evolutiva do planeta Terra poderia ter sido bem diferente, visto que as pressões seletivas mudaram completamente a biodiversidade terrestre após este incidente. A esta sequência de eventos imprevisíveis definimos como contingência histórica, um argumento que contesta muitas tentativas de prever o destino evolutivo da biodiversidade em um planeta.

Seleção Sexual

A Seleção Natural explica porque um caráter fenotípico é mantido em uma população ao longo das gerações quando este influencia positivamente a sobrevivência dos indivíduos, mas como explicar a permanência de um caráter que tem efeito oposto? Em seus livros “A origem das espécies” e “A descendência do homem e seleção em relação ao sexo”, Charles Darwin chamou de “Seleção Sexual” o processo de escolha de parceiros, nos quais algumas características nestes parceiros escolhidos podem ter algum efeito deletério à sua sobrevivência, mas são vantajosas no sentido de atrair o parceiro e deixar descendentes.

A seleção sexual é, então, a explicação para o surgimento de características que dão aos organismos vantagem reprodutiva, características essas que nem sempre elevam suas chances de sobrevivência. Dessa maneira, a permanência de alguns fenótipos preferidos pelas fêmeas é favorecida, apesar de não acrescentarem nenhuma vantagem adaptativa para a sobrevivência. Um caso típico é a presença de estruturas exageradamente grandes e coloridas como a cauda do pavão. Esta cauda extravagante dificulta o voo do pavão macho, diminuindo suas chances de sobrevivência, pois estes ficam mais suscetíveis à predação. No entanto, mesmo vivendo menos, os pavões com cauda maior e mais colorida atraem mais fêmeas e deixam muito mais descendentes que outros pavões de cauda curta e vida mais longa.

O dimorfismo sexual existente em muitas espécies animais é a principal consequência da seleção sexual (figura 4.11). No entanto, dois mecanismos ligeiramente diferentes estão envolvidos com a seleção sexual em diferentes espécies:

- a. Seleção intrasexual: competição entre indivíduos do mesmo sexo.
- b. Seleção intersexual: escolha do parceiro.

Na seleção intrasexual se dá a competição direta entre indivíduos do mesmo sexo (geralmente machos) para acasalar com o sexo oposto. Esta competição pelo privilégio reprodutivo pode se dar na forma de batalhas físicas, mas a forma mais comum envolve apresentações ritualizadas em que competidores desencorajam os rivais e determinam a dominância. A seleção intersexual se dá quando membros de um sexo (geralmente fêmeas) possuem preferências em relação a indivíduos do outro sexo. Geralmente, machos com características mais “masculinas” ou “atrativas” são escolhidos, mas muitas destas características não são adaptativas para a sobrevivência (ex: pavão). Este tipo de seleção sexual é muito comum em pássaros que formam agrupamentos de corte na forma de leques poligínicos, nos quais algumas fêmeas selecionam os machos que vão se acasalar (figura 4.11). Geralmente, um único macho pode ser escolhido por várias fêmeas por ter as características mais atrativas reprodutivamente.

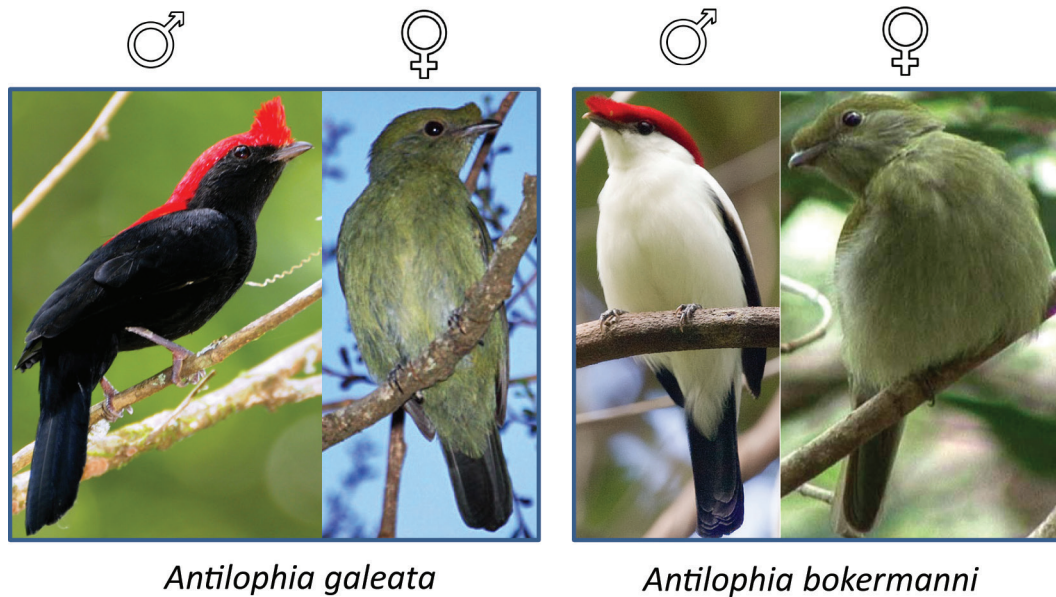
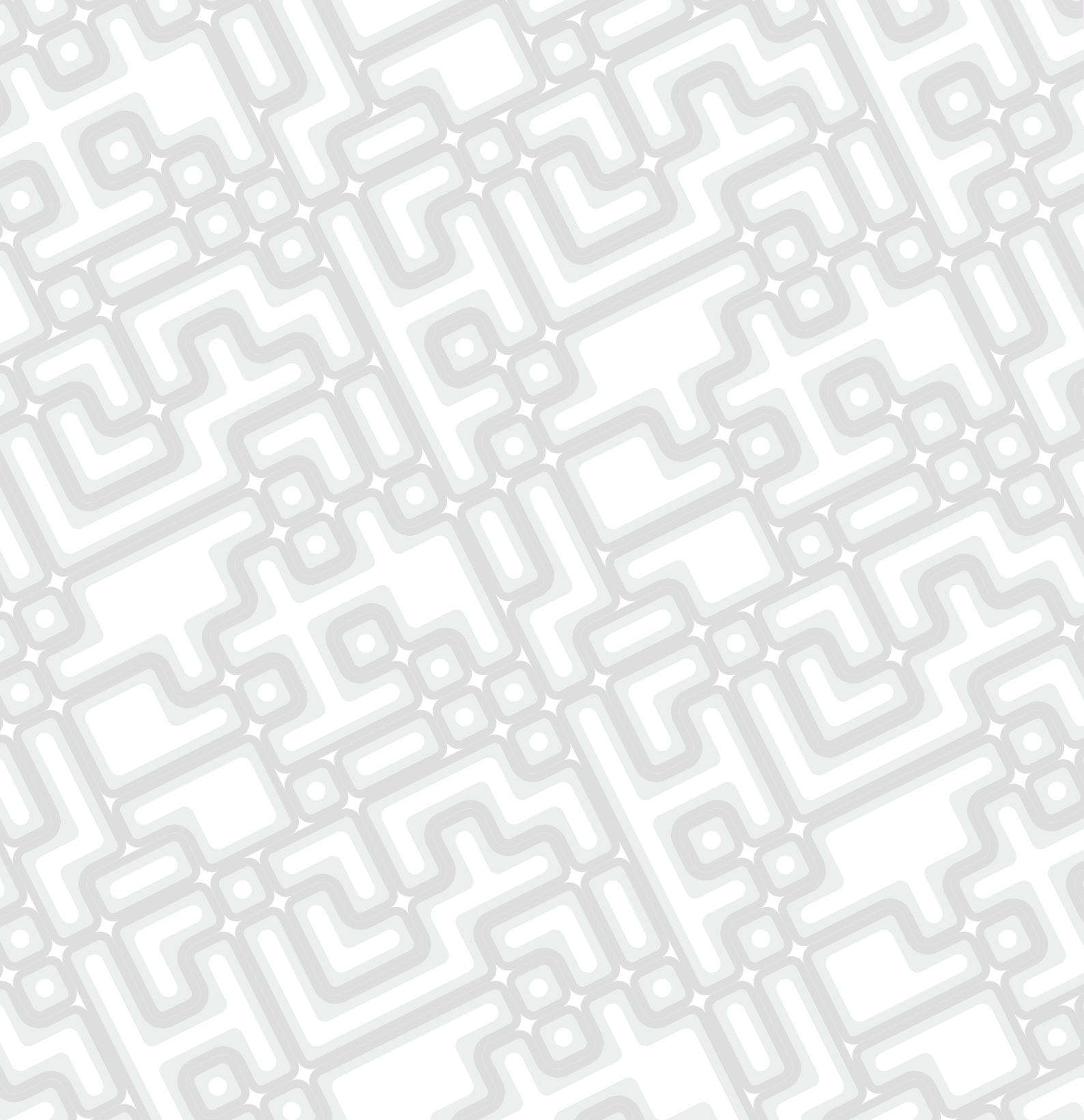


Figura 4.11 Dimorfismo sexual em duas espécies de piprídeos do Brasil, resultado do mecanismo de seleção sexual por escolha das fêmeas em sistemas de leque. As fêmeas das duas espécies não podem ser diferenciadas morfologicamente.

Nos dois mecanismos de seleção sexual, normalmente a disputa pela prioridade reprodutiva se dá entre machos, mas existem algumas possíveis exceções, como o caso da Jacana (Jacana jacana), cujas fêmeas territorialistas disputam entre si (seleção intrasexual) a prioridade de ser fecundada pelos machos, que incubam os ovos e criam os filhotes.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Quais são os processos evolutivos estocásticos na Evolução Biológica?
2. Por que a seleção natural (e sexual) é considerada um mecanismo determinístico, isto é, não casual?
3. Como a seleção sexual pode favorecer características que sejam prejudiciais à sobrevivência dos organismos?



Aula 5

ADAPTAÇÃO E MODOS DIFERENTES DE SELEÇÃO NATURAL

OBJETIVO PRINCIPAL

- Descrever em detalhes o principal mecanismo de mudança na Evolução Biológica, assim como as adaptações que resultaram deste mecanismo.

Adaptação evolutiva

No capítulo anterior foi introduzido o conceito de seleção natural, bem como as condições necessárias para que ela ocorra. Uma decorrência direta da seleção natural é o processo adaptativo que culmina com a fixação de adaptações nos organismos, que são estados de caráter que conferem adaptabilidade ao seu portador em determinadas condições ambientais. Na perspectiva da biologia evolutiva, as adaptações são características mantidas nas populações ou fixadas nas espécies por seleção natural porque têm uma importância relativa na sobrevivência e reprodução dos organismos e não porque há um propósito!

Características são consideradas adaptativas se estas estão relacionadas à maior sobrevivência e reprodução dos indivíduos em determinadas condições ambientais. Dependendo do estado do caráter e da pressão seletiva, uma determinada característica pode ser vantajosa ou desvantajosa em uma condição específica. Por exemplo, respiração branquial é uma adaptação no meio aquático, mas não no ambiente terrestre. No entanto, também usamos o termo adaptação (ver acima) em referência àquelas características funcionalmente vantajosas, não importando se originalmente tinham esta função (adaptação) ou outra diferente (exaptação). A exaptação é uma adaptação que tem uma função específica atual, mas que inicialmente foi fixada por Seleção Natural com outra função, diferente daquela original, para a qual foi cooptada posteriormente. Por exemplo, as penas das aves provavelmente se originaram no contexto da seleção natural como um mecanismo de isolamento térmico (e provavelmente em dinossauros ancestrais das aves de hoje) e posteriormente foram cooptadas para o voo. Neste caso, as penas são uma adaptação típica para o isolamento térmico e uma exaptação para o voo.

Na síntese moderna do início do século XX, vários cientistas começaram a investigar em detalhe o processo de adaptação, mas algumas perspectivas daquela época são consideradas atualmente pouco prováveis e até mesmo erradas. Por exemplo, o adaptacionismo extremo é uma corrente de pensamento que assume que a maioria das características fenotípicas é resultante do processo adaptativo, mas é considerado por muitos biólogos evolucionistas um grande equívoco. Na ideia do adaptacionismo extremo há algumas falácias como: i) o processo adaptativo sempre produzirá um fenótipo ótimo, perfeito; ii) todas as características evoluem independentemente; e iii) a maior parte das variantes genotípicas presentes nas populações são mantidas por seleção natural.

Não há como ignorar o papel de outros mecanismos evolutivos de natureza estocástica (aleatória), bem como várias restrições genéticas, anatômicas e ligadas ao desenvolvimento dos organismos. Por exemplo, a seleção natural sempre opera a partir da variabilidade pré-existente, gerada ao acaso por mutação. Portanto, ao assumir, equivocadamente, que após certo tempo evolutivo todos os fenótipos serão ótimos em um determinado ambiente, desconsidera-se este fato, já que é sempre possível aparecer um novo fenótipo que confira maior adaptabilidade relativa ao indivíduo portador. Além disto, características fenotípicas que atualmente são consideradas adaptações, podem ter sido mantidas no passado por deriva genética (era uma variante neutra), ou até mesmo podem ter sido deletérias se o regime seletivo era muito diferente.

Na biologia evolutiva do século XXI, novos dados advindos da pesquisa em genômica e biologia funcional estão proporcionando uma perspectiva muito mais clara da seleção natural. Grande parte dos variantes alélicos gerados de novo por mutação é neutra, i.e., não sofre influência da seleção natural, principalmente em genomas cuja maioria do DNA é composta de regiões não codificadoras (ver Aula 12). Algumas características fenotípicas são codificadas por genes que, quando selecionados, afetam também as frequências das características codificadas por genes vizinhos no genoma, chamado de efeito carona (hitchhiking), portanto as características não são tão independentes. Algo parecido acontece com algumas características morfológicas, como ossos de vertebrados que possuem vias gênicas regulatórias compartilhadas, comandadas por genes pleiotrópicos. Algumas mudanças adaptativas em alguns ossos podem ser acompanhadas por outras alterações morfológicas em outras partes do esqueleto, que podem ser neutras ou até mesmo deletérias em alguns casos.

Tipos de seleção natural

A seleção natural é o mecanismo relacionado a mudanças fenotípicas populacionais, geração após geração, devido às condições ambientais abióticas e bióticas. Quando ocorre o aumento da frequência de indivíduos portadores de uma característica vantajosa específica, ela é chamada genericamente de seleção positiva. Quando indivíduos com características deletérias (disfunções genéticas etc) deixam menos descendentes ou são sistematicamente eliminados a cada geração, ela é chamada de seleção negativa. No entanto, esses são apenas dois modos contrastantes e genéricos, dentre os quais se observa o efeito da seleção natural, que pode também ser contextualizada dependendo do tipo de característica selecionada (fenótipos discretos ou contínuos) ou se é observada no nível do DNA (genótipos).

Dentre os caracteres contínuos, a compreensão dos diferentes tipos de seleção pode ser feita utilizando gráficos de distribuição normal da variação do caráter quantitativo ou contínuo (peso, altura, por exemplo) e como esta distribuição se altera ao longo das gerações de acordo com o tipo de seleção: direcional, estabilizadora e disruptiva.

Seleção direcional afetando caracteres contínuos

Quando a seleção favorece (seleção positiva) uma das extremidades da variação de um caráter contínuo, a frequência destes caracteres selecionados será aumentada nas gerações seguintes. Isso fará com que haja ao longo das gerações um deslocamento na curva de distribuição do caráter na direção dessas variantes positivamente selecionadas (figura 5.1). Por exemplo, entre os proboscídeos (elefantes e afins) há uma clara tendência observada no registro fóssil de aumento do tamanho corporal, provavelmente relacionado com escape da predação, portanto infere-se que há uma seleção direcional para aumento do

tamanho do corpo. Mas esta seleção favorecendo aumento do tamanho corporal foi também observada em populações de pardais de regiões frias. Em outras espécies, pode-se imaginar que o oposto (diminuição do tamanho) aconteça, caso os indivíduos mais aptos sejam os menores.

Vários estudos com os tentilhões de Galápagos demonstraram o efeito da seleção direcional, correlacionando o ambiente abiótico (precipitação e umidade) e disponibilidade de recursos alimentares com a mudança de tamanho dos bicos, que aumentam ou diminuem ao longo das gerações dependendo do regime seletivo, neste caso era o tipo de semente disponível (maiores, menores, mais ou menos duras etc). Assim, foi demonstrado que a seleção direcional pode também resultar de seleção negativa afetando uma das extremidades de variação do caráter. Por exemplo, no caso de uma mudança ambiental abrupta afetar negativamente apenas alguns extremos variantes que antes eram igualmente vantajosos.

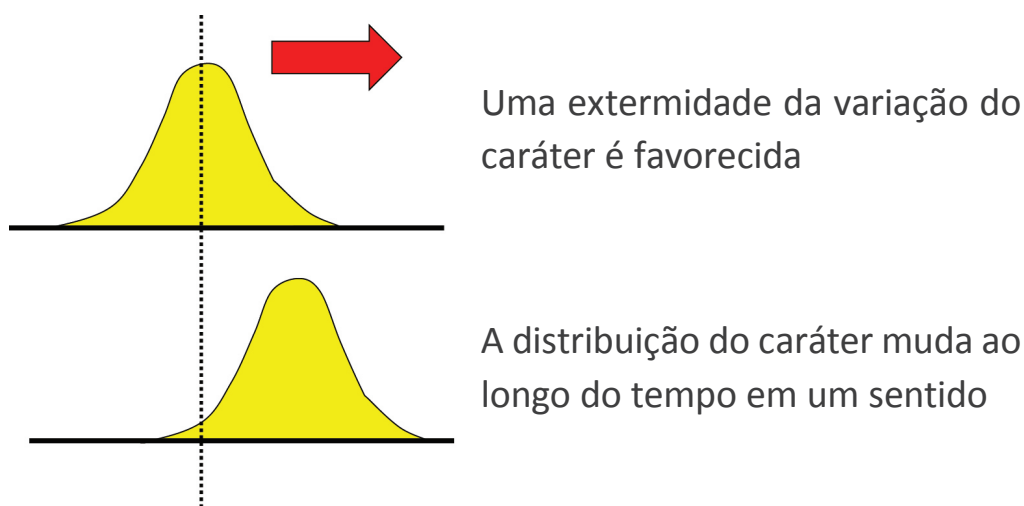


Figura 5.1 Os gráficos representam a distribuição do caráter de variação contínua (curva normal) em uma população antes (acima) e depois (abaixo) da seleção direcional. A extremidade da direita na variação do caráter (ex: maior tamanho) é favorecida a cada geração.

Seleção estabilizadora afetando caracteres contínuos

Uma população experimentará os efeitos da seleção estabilizadora quando os estados intermediários de um caráter contínuo são vantajosos em relação às variantes extremas. Por exemplo, em uma população de plantas, as mais baixas podem ter seu acesso ao sol restringido, ao mesmo tempo em que as plantas mais altas são mais suscetíveis aos efeitos de ventos fortes. Tais condições podem resultar numa maior aptidão das plantas de tamanho intermediário. Outro exemplo muito claro é o tamanho (e peso) dos recém-nascidos de mamíferos placentários. Existe uma seleção negativa contra fetos muito pequenos (têm alta mortalidade) ou muito grandes (dificultam o parto e aumentam a mortalidade materna). Como resultado desse tipo de seleção, não apenas será mantido o tamanho médio dos indivíduos da população, como também haverá o aumento na frequência de indivíduos portando o estado intermediário do caráter (figura 5.2).

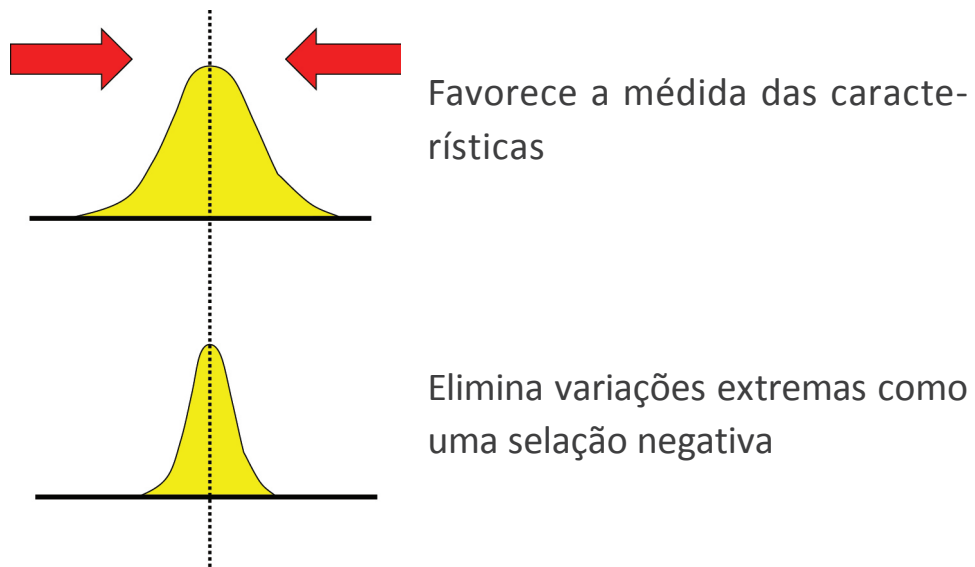


Figura 5.2 Os gráficos representam a distribuição do caráter de variação contínua (curva normal) em uma população antes (acima) e depois (abaixo) da seleção estabilizadora. Os estados intermediários do caráter são favorecidos a cada geração.

Seleção disruptiva afetando caracteres contínuos

A seleção disruptiva ocorrerá sempre que há vantagens adaptativas dos indivíduos com caracteres nas extremidades da distribuição normal, em relação aos portadores das variantes intermediárias (figura 5.3). Muitas vezes, este tipo de seleção está associado com a especiação simpátrica devido à especialização de nicho (ver Aula 7), em que indivíduos com caracteres extremos são selecionados de acordo com nichos alimentares diferentes disponíveis (peixes que se alimentam de moluscos e crustáceos, por exemplo). Este tipo de seleção deve ter sido importante na especiação dos tentilhões comedores de sementes de Galápagos, pois há diferentes tamanhos dos bicos em cada espécie correlacionados com as variedades de sementes que os tentilhões utilizam como alimento.

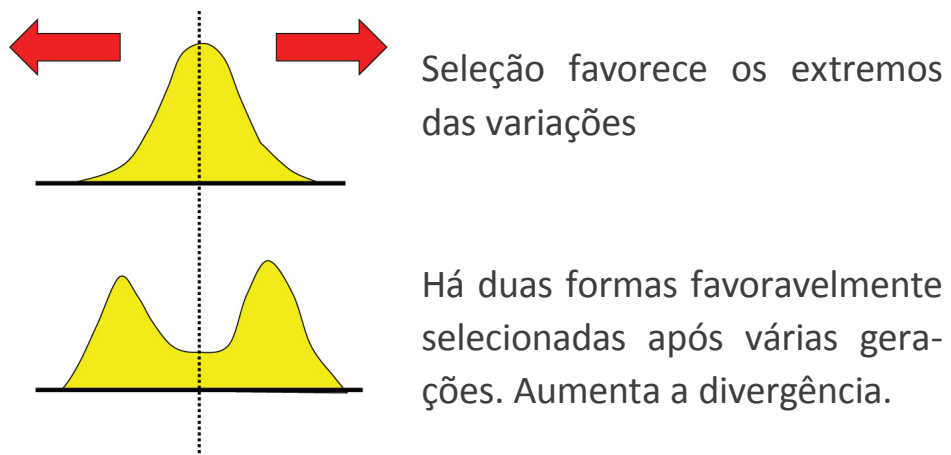


Figura 5.3 Os gráficos representam a distribuição do caráter de variação contínua (curva normal) em uma população antes (acima) e depois (abaixo) da seleção disruptiva. Os estados extremos do caráter são favorecidos a cada geração.

Seleção purificadora afetando caracteres discretos e genótipos

A seleção purificadora é um tipo de seleção negativa que elimina alelos específicos da população ao longo das gerações porque as características codificadas por estes são deletérias em uma determinada condição ambiental. A maior parte dos genes funcionalmente importantes nas células apresenta, geralmente, poucas mutações nas 1ª e 2ª bases dos códons, pois estas, muitas vezes, alteram os aminoácidos e podem danificar a função da proteína. Também, por causa da seleção purificadora, observamos muito menos variação nucleotídica nas regiões codificadoras (éxons) do que nos íntrons ou em outras regiões não codificadoras.



Figura 5.4 Esquema representando o efeito da seleção purificadora após muitas gerações em uma população com diferentes variantes genotípicas neutras e deletérias.

Seleção positiva afetando caracteres discretos e genótipos

Neste tipo de seleção, uma variante alélica correspondente a um caráter vantajoso, é positivamente selecionada. Esta seleção, após várias gerações, pode fixar na população estas variantes em um fenômeno chamado “varredura seletiva” (figura 5.5). Quanto mais vantajosa for a variante adaptativa, mais rápido (menor número de gerações) ocorrerá a substituição desta nova característica na população. Do ponto de vista molecular, alelos neutros ligados ao alelo vantajoso, isto é, que estão próximos o bastante para não haver recombinação, também podem aumentar igualmente em frequência, resultando no efeito carona (hitchhiking). A seleção positiva pode ser observada em vários genes, por exemplo, naqueles relacionados à visão de cores (fotopigmentos opsinas) entre os primatas.

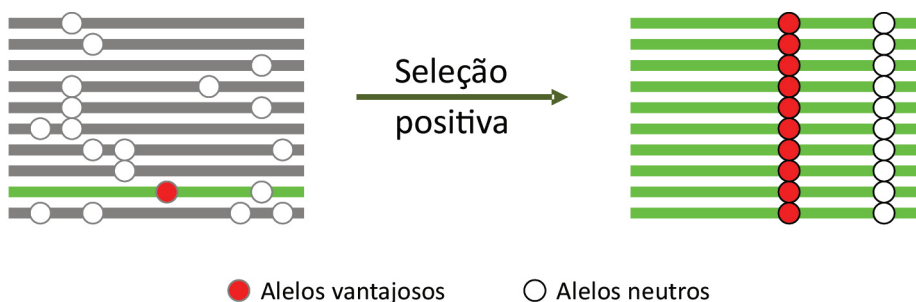


Figura 5.5 Esquema representando o efeito da seleção positiva em genótipos após muitas gerações em uma população com diferentes variantes neutras e vantajosas. Neste caso ocorre o fenômeno da varredura seletiva, um alelo vantajoso específico aumenta em frequência na população, podendo se fixar. Alguns alelos neutros próximos (ligados) podem pegar carona (hitchhiking).

Seleção balanceadora afetando caracteres discretos e genótipos

A seleção balanceadora é também chamada de diversificadora porque, em muitos casos (nem sempre), está associada ao aumento da diversidade alélica, como no caso dos genes do sistema imune (MHC). Este modo de seleção pode ter diferentes causas e está dividida em alguns subtipos: i) vantagem do heterozigoto (ou superdominância); ii) seleção dependente de frequência; iii) variações adaptativas no tempo e espaço; iv) ação diferencial da seleção em níveis diferentes. Geralmente, duas ou mais variantes alélicas são vantajosas e têm sua frequência aumentada ou mantida por seleção natural na população ao longo das gerações (figura 5.5). Os vários tipos de seleção balanceadora podem também afetar caracteres contínuos (quantitativos), mas sua observação é muito mais complicada devido à natureza multifatorial da expressão destes caracteres.

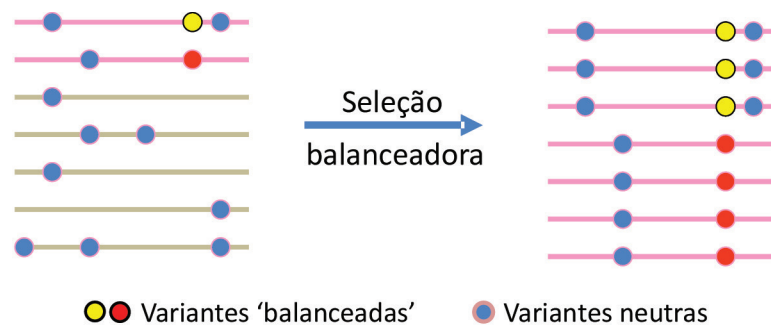


Figura 5.5 Esquema representando o efeito da seleção balanceadora após muitas gerações em uma população com diferentes variantes genóticas neutras e outras mutuamente vantajosas (balanceadas).

Quando indivíduos heterozigotos têm uma vantagem em relação aos homozigotos, há a manutenção de uma frequência mais alta do que esperado para alelos que sejam muito deletérios na forma homozigota. Portanto, a seleção balanceadora por vantagem do heterozigoto mantém a diversidade alélica em características nas quais a combinação de alelos diferentes em um mesmo indivíduo possui valor adaptativo maior (superdominância) do que as combinações homozigotas. O caso típico deste modo de seleção ocorre com o alelo S da anemia falciforme no gene β -globina, cujos indivíduos heterozigotos (AS) têm uma vantagem adaptativa em relação aos indivíduos homozigotos normais (AA) e homozigotos falcêmicos (SS) nas localidades em que há alta incidência de malária na África.

Na seleção balanceadora dependente de frequência, existe um valor adaptativo populacional maior nas populações que mantêm indivíduos com características diferentes em certa proporção. Por exemplo, em algumas plantas existem genes de autoincompatibilidade que impedem a autofertilização e promovem a exogamia. Nos genes de autoincompatibilidade (genes I) há uma seleção negativa contra os alelos I em maior frequência, impedindo duas plantas com o mesmo alelo de se acasalar, portanto, os alelos raros aumentam em frequência nestas populações. Este tipo de seleção é encontrado também nos genes do sistema imune (MHC) e em várias interações de patógenos e hospedeiros, por exemplo, as cepas raras de vírus Influenza da gripe humana são favorecidas pela seleção porque para as cepas comuns, a maior parte dos indivíduos terá desenvolvido resposta imune. Em outros casos, há seleção positiva associada ao balanceamento adaptativo, devido a uma vantagem relativa dos alelos comuns. Este é o caso dos genes de coloração

aposemática (de advertência) nas relações de mimetismo (Aula 10), cujos alelos mais frequentes de coloração estão em vantagem em relação aos alelos raros, já que os predadores não atacam aquelas presas com a coloração que aprenderam a evitar, geralmente, os padrões mais comuns.

Os demais tipos de seleção balanceadora (iii e iv) dependem da combinação de vários fatores e condições diversas que alteram o regime seletivo, incluindo mudanças climáticas, disponibilidade de recursos alimentares, interações epistáticas dos genes, diferenças seletivas nos caracteres entre os sexos ou diferentes estágios de desenvolvimento etc. Como a pressão seletiva é oscilante, isto é, nem sempre um mesmo estado de fenótipo está sendo favorecido, há um aumento da diversidade alélica em loci sujeitos a este tipo de seleção balanceadora. Alguns exemplos incluem o melanismo industrial nas mariposas *Biston betularia* da Inglaterra, cuja heterogeneidade ambiental (ausência ou presença de poluição) favorece diferentes colorações (claras ou escuras), cuja predação por pássaros é a principal força seletiva. Outro exemplo, o caramujo *Cepaea nemoralis* (figura 5.6) pode ter sua predação aumentada ou diminuída, dependendo da interação entre o padrão de coloração do caramujo e o tipo de solo e vegetação em que ele se encontra, isto é, um indivíduo com determinada coloração pode estar bem camuflado em alguma folha, mas muito visível no solo.



Figura 5.6 O polimorfismo balanceado (diferentes padrões de cores) no caramujo *Cepaea nemoralis* é mantido por seleção divergente em ambientes heterogêneos.

Fenômenos macroevolutivos ligados à seleção natural

Até o momento, vimos o impacto da seleção no nível populacional. No nível macroevolutivo, das espécies e de outros agrupamentos taxonômicos superiores (ver Aula 8), a seleção natural é responsável pela fixação de várias características em diferentes grupos taxonômicos. Por exemplo, as baleias da subordem Mysticeti possuem lâminas filtradoras (barbas), uma adaptação herdada do ancestral comum deste grupo, no qual esta carac-

terística se fixou por seleção natural. Em outros casos, a seleção natural está associada a fenômenos macroevolutivos localizados, como eventos rápidos de especiação (radiação adaptativa) e evolução convergente adaptativa.

Vários grupos taxonômicos que possuem atualmente uma grande riqueza de espécies sofrem o processo de radiação adaptativa, que é a rápida diversificação de espécies em novos nichos a partir de uma mesma espécie ancestral. Exemplos claros são os passeriformes suboscines e os morcegos filostomídeos (figura 5.7) na América do Sul. Estes grupos taxonômicos possuem características funcionais muito importantes, chamadas de adaptações chave (voo em ambos os táxons, bicos e penas nos pássaros e ecolocalização nos morcegos), que permitiram uma especiação muito rápida, correlacionada com diferentes ocupações de nichos alimentares. Este tipo de evento é muito comum em ilhas, como ocorreu com várias espécies de pássaros em Galápagos (tentilhões) e no Havaí (drepanídeos).



Figura 5.7 Espécies de morcegos da família Phyllostomidae com adaptações a diferentes nichos alimentares, surgiram a partir de um processo rápido de especiação na América do Sul.

Evolução adaptativa convergente

Este é um fenômeno evolutivo que revela o aparecimento de fenótipos parecidos em linhagens não imediatamente relacionadas, devido à ocupação de nichos parecidos em diferentes regiões geográficas. Por exemplo, adaptações similares (focinhos alongados, línguas pegajosas) apareceram entre diferentes espécies de mamíferos comedores de formigas de diferentes continentes (figura 5.8). Isto se deve à natureza determinística da seleção natural e à existência de nichos similares em diferentes regiões, onde diferentes linhagens de organismos estão presentes e são selecionadas. Um fenômeno de evolução convergente muito bem estudado foi observado entre espécies de ciclídeos nos três lagos de cratera do leste da África: Victoria, Tanganika e Malawi. Várias espécies com fenótipo

muito parecido, que ocupam o mesmo nicho alimentar (raspadores de algas, comedores de crustáceos, caramujos etc), existem nos três lagos, mas são mais relacionadas filogeneticamente com outras espécies do mesmo lago (e muito diferentes morfologicamente), do que entre lagos diferentes.

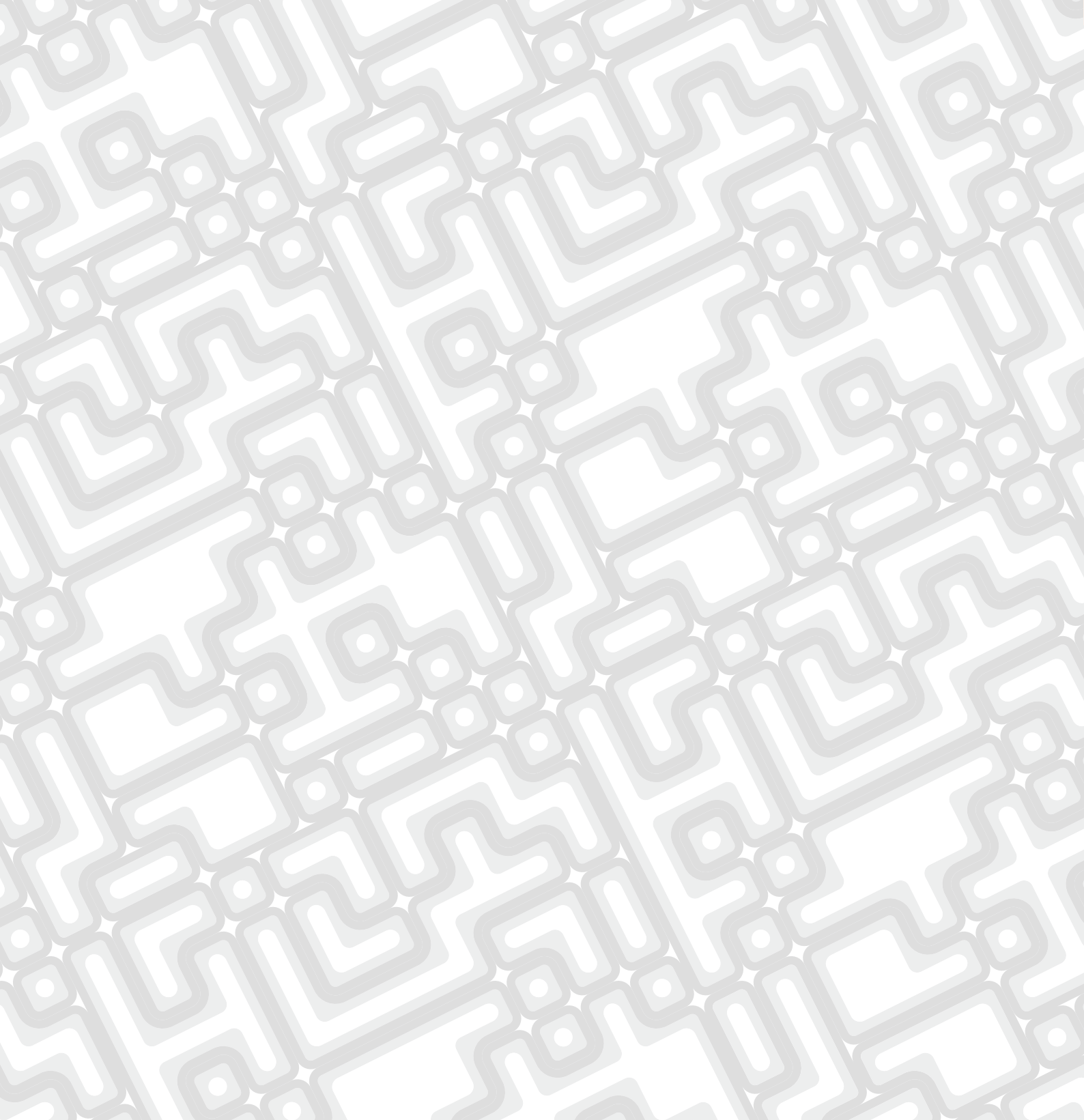
Por causa da existência de vários exemplos de evolução adaptativa convergente, alguns pesquisadores teóricos da evolução biológica propuseram a aplicação de alguns modelos preditivos em biologia. Por exemplo, de acordo com estes modelos, é possível prever alguns tipos de fenótipos que poderão aparecer, dado o conhecimento das oportunidades adaptativas do ambiente. No entanto, muitos estudos são ainda necessários para refinar este modelo, pois tudo indica que outros fatores estocásticos como mutação e deriva, e a própria contingência histórica, devem afetar bastante significativamente estas previsões. Mas talvez pensando na evolução em médio prazo (alguns milhares ou milhões de anos) em ambientes bem conhecidos, este modelo preditivo possa ser aplicado.



Figura 5.8 Evolução convergente em mamíferos comedores de cupins e formigas. Da esquerda acima para direita abaixo: tamanduá da América do Sul, numbat da Austrália, porco-da-terra da África e pangolim da África e Ásia.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Como a seleção natural pode aumentar a diversidade biológica?
2. A evolução convergente demonstra que algumas características ou formas parecidas podem aparecer em regiões geográficas distintas. No entanto, o estudo detalhado destas características demonstra que, embora aparentemente similares, são características mudadas a partir de estruturas, enzimas e genes diferentes, por quê?



Aula 6

CONCEITOS DE ESPÉCIE, UNIDADES EVOLUTIVAS E UNIDADES TAXONÔMICAS

OBJETIVO PRINCIPAL

- Discutir alguns conceitos utilizados para definir espécies e a utilidade do conhecimento evolutivo para a elaboração e crítica destes conceitos.

Por que definir espécies?

A pergunta “o que é uma espécie?” certamente resultará em uma infinidade de conceitos, empregados de forma diferente nas inúmeras áreas da biologia. Apesar de não haver um consenso universal entre os conceitos de espécie propostos, é quase unânime, entre os cientistas, a importância deste nível taxonômico como unidade fundamental nos vários campos das ciências biológicas, tais como sistemática, evolução, genética, zoologia, botânica, microbiologia etc. Diferentes etnias humanas reconhecem facilmente uma grande quantidade de espécies diferentes com as quais nomeiam com diversos nomes comuns, portanto grande parte das espécies é prontamente identificada sem necessidade de um aprofundamento científico (figura 6.1). No entanto, várias espécies estreitamente relacionadas não têm diferenças morfológicas aparentes ou apresentam diferenças sutis, necessitando de elaborados estudos feitos por cientistas especializados na identificação destes táxons. Cabe a estes sistematas e taxônomos, a árdua tarefa de rotular espécies com nomes científicos, classificando-as nos diversos agrupamentos taxonômicos (ver Aula 11), mas para isto, necessitam inicialmente utilizar um conceito de espécie.



Figura 6.1 Algumas espécies diferentes de aves são facilmente reconhecidas pelo leigo.

Espécie, em sua origem latina (*species*), remete a “tipo”, que atualmente é mais condizente com uma ideia essencialista e tipológica pré-darwiniana. Com a biologia evolutiva passou-se a compreender a biodiversidade atual como um momento de uma história dinâmica, de constante transformação das populações. Assim, entendemos estes agrupamentos de populações da biodiversidade que queremos chamar de espécies como unidades evolutivas e não como tipos imutáveis ou igualmente rotuláveis por um conceito universal.

É importante notar que conceitos de espécie são convenções adotadas para facilitar a comunicação humana e definir unidades biológicas que dependem do emprego de outras características arbitrariamente escolhidas. Por exemplo, o conceito tipológico de espécie utiliza-se de uma relação de atributos morfológicos para identificar uma determinada espécie, que é definida por um organismo tipo, ou holótipo.

O conceito tipológico empregado por Carolus Linnaeus no século XVIII e outros taxonomistas de seu tempo assumia, baseado no essencialismo (*eidos*) da filosofia Platônica, determinada uma espécie a partir de características diagnósticas fixas, encontradas em uma forma ideal, representadas no plano material pelo tipo da espécie (holótipo). Concepções, como essa, que carreguem a ideia de imutabilidade das espécies, trazem consigo várias incoerências, tal como a grande diversidade de formas em que se manifesta a variação intraespecífica: alta variação interindividual, dimorfismo sexual, formas sexuadas e assexuadas, casos de desenvolvimento indireto (ovo, larva, pupa, adulto; gametófito e esporófito) etc. Parte desta metodologia tipológica ainda está presente em grande parte da taxonomia, mas cada vez mais são incorporados novos conhecimentos de biologia evolutiva que dependem do estudo detalhado de populações.

Charles Darwin reconhecia espécies como construtos da mente humana impostos sobre um continuum de variações. Esta observação é análoga ao que sabemos fisicamente sobre a natureza do arco-íris, que apesar de ter inúmeros comprimentos de onda, a maior parte de nós humanos (excluindo daltônicos e algumas etnias que distinguem menos cores) reconhece apenas sete cores. De forma parecida, o reconhecimento das espécies na natureza pode variar dependendo da experiência e campo de conhecimento do indivíduo, por exemplo, entre um botânico que trabalhe com orquídeas e um zoólogo que trabalhe com aves, ou para um indígena Yanomami e um habitante de Belo Horizonte.

Diferentes conceitos de espécie e a biologia evolutiva

Os conceitos de espécie começaram a ser discutidos na biologia evolutiva durante a Síntese Moderna por Theodosius Dobzhansky que propôs um conceito baseado no intercruzamento, que mais tarde foi popularizado e descrito detalhadamente por Ernest Mayr como o Conceito Biológico de Espécie (CBE).

Em 1942 Mayr documentou que populações em localizações geográficas diferentes normalmente diferem em um ou mais caracteres, mas existem formas intermediárias onde essas populações se encontram. Neste caso, o intercruzamento mantém estas populações coesas como uma única espécie. Às vezes, o que parece ser tipologicamente uma única espécie, na verdade pode incluir duas ou mais populações que ocupam uma mesma área, mas que não cruzam entre si, sendo reconhecidas duas ou mais espécies de acordo com o CBE. Desta forma, Mayr demonstrava que barreiras reprodutivas entre populações seriam critérios muito importantes para definição de espécies sexuadas como unidades evolutivas independentes. Isso levou à aceitação geral do CBE que pode ser definido assim: “Espécies são grupos de populações real ou potencialmente intercruzantes que estão isolados reprodutivamente de outros grupos”. A expressão “isolados reprodutivamente” im-

plica que as diferenças existentes entre os “grupos” são grandes o bastante para reduzir consideravelmente as chances de fluxo gênico entre eles, mesmo ocorrendo em simpatria (na mesma localidade). Ele também adiciona a expressão “potencialmente intercruzantes”, pois não há como observar ou testar o intercruzamento entre populações que não mantêm atualmente a possibilidade de fluxo gênico entre si, por estarem geograficamente separadas na natureza.

Apesar do fato de o CBE ser amplamente usado, sendo o mais empregado por biólogos evolucionistas, há discussões e críticas relativas a este conceito que permeiam o ato de definir espécie com os critérios adotados:

- Domínio restrito de aplicação: como definir espécies em organismos assexuados, partenogenéticos ou organismos extintos e fósseis? Os antepassados de formas atuais devem ter o mesmo nome?
- A definição é colocada em termos populacionais, não de organismos individuais. Dois indivíduos podem ser incapazes de intercruzamento (dois machos, Cão Dinamarquês e Chihuahua) e, mesmo assim, serem membros de uma mesma comunidade intercruzante (ex: pode haver fluxo gênico entre Dinamarqueses e Chihuahuas, através das raças intermediárias).
- O critério principal é o intercruzamento ou, mais exatamente, o intercâmbio genético, entre populações na natureza, não necessariamente avalia fertilidade ou esterilidade, ou animais em cativeiro, laboratório etc. No entanto, muitos cruzamentos podem produzir prole estéril (Ex.: algumas raras mulas), incluindo vários cruzamentos entre espécies consensualmente diferentes que produzem descendentes férteis na natureza (Ex: entre lobo cinza e coiote).

Um conceito que tem sido muito utilizado recentemente, principalmente entre os sistemas, é o conceito filogenético de espécie (CFE). Este enfatiza a história filogenética dos organismos, defendendo que uma espécie é “um grupo monofilético de organismos que é diagnosticamente distinto de outros grupos, e dentro do qual existe um padrão parental de ancestralidade e descendência”. A dificuldade do uso deste conceito se deve ao fato de que é necessário utilizar análises filogenéticas para definir estes grupos monofiléticos e que nem sempre a filogenia de alguns caracteres ou genes reflete a filogenia das espécies (ver Aula 11). No entanto, o CFE tem se mostrado muito útil em inventários rápidos de biodiversidade em áreas nas quais não se conhecem muitas espécies. Por exemplo, em um inventário biológico de Madagascar, utilizaram métodos filogenéticos e o CFE para tentar identificar o número de táxons de formigas em toda a ilha, já que muitas espécies não eram conhecidas ou descritas ainda formalmente por taxonomia clássica.

Há, ainda, uma infinidade de conceitos de espécie (dos quais alguns serão citados a seguir), que poderiam ser discutidos aqui, mas em resumo, independente do conceito de espécie que será adotado, algumas populações serão rotuladas como espécie de maneira ambígua. Na biologia evolutiva não há a expectativa de que surja um conceito universal de espécies, mas sim que possamos reconhecer algumas unidades populacionais com relativa independência evolutiva em relação a outras. Por isto, em biologia da conservação utiliza-se, em alguns casos, o termo Unidades Evolutivas Significativas (ou ESU do inglês) para definir populações prioritárias para conservação (ver Aula 11), já que o conceito de espécie pode gerar controvérsia na discussão política de elaboração das estratégias de preservação.

Alguns diferentes conceitos de espécie:

- Ecológico (Van Valen, 1976): é uma linhagem (ou conjunto intimamente relacionado de linhagens) que ocupa uma zona adaptativa minimamente diferente de outras linhagens e que evolui separadamente de todas as outras linhagens.
- Evolutivo (Wiley, 1978): é uma sequência ancestral-descendente de populações ou organismos que mantêm identidade em relação a outras linhagens e que possui suas próprias tendências evolutivas.
- Internodal (Kornet, 1993): indivíduos são da mesma espécie em virtude da pertença comum a uma parte da rede genealógica entre dois eventos permanentes ou entre uma divisão permanente e um evento de extinção.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Por que é tão difícil utilizar um conceito para definir todas as espécies?
2. O isolamento reprodutivo parece ser um critério importante, mas por que não pode ser amplamente utilizado?



Aula 7

ESPECIAÇÃO

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar os diferentes mecanismos de diferenciação populacional que culminam com a formação de novas espécies.

O processo de origem de novas espécies é denominado especiação, que por sua vez, pode ser compreendido sob a luz do conceito biológico de espécie (que será adotado neste capítulo), com o aparecimento do isolamento reprodutivo entre duas populações. Esta divisão de populações resulta em unidades evolutivas independentes, que chamamos de espécies. Neste processo dinâmico, as espécies correspondem a estágios provisórios de uma sucessão de gerações de populações em constante diferenciação (figura 7.1).

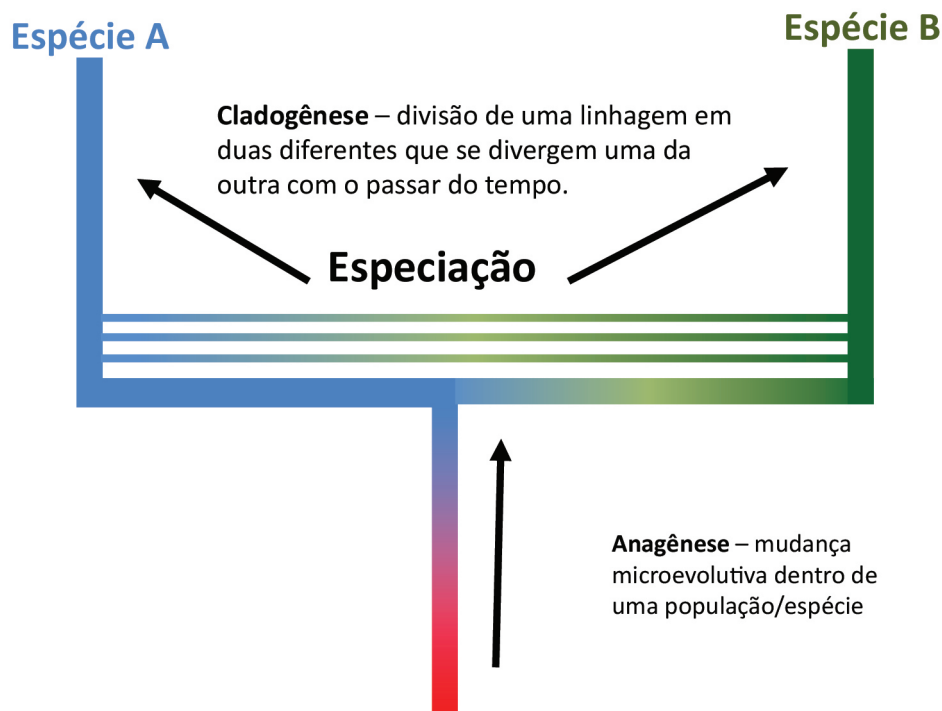


Figura 7.1 Esquema do processo de diferenciação interpopulacional que culmina com a formação de duas espécies (especiação por cladogênese).

O fato de se utilizar o isolamento reprodutivo como elemento definidor do processo de especiação entre espécies sexuadas se deve a um consenso entre cientistas de que o isolamento reprodutivo promove a independência evolutiva dos táxons. Afinal de contas, podemos reconhecer inúmeras unidades taxonômicas no ambiente ao nosso redor que possuem isolamento reprodutivo completo entre elas, apenas rompido por alguns eventos raríssimos de transferência horizontal de genes.

Portanto, para explicar o fenômeno da especiação deve-se também fazer o seguinte questionamento: como surgem as barreiras (sejam biológicas ou comportamentais) ao intercâmbio de genes entre duas populações? Dessa questão surgem inúmeras explicações baseadas em diferentes modos pelos quais as espécies surgem (modos de especiação, dos quais nem todos serão abordados aqui) e se mantêm (mecanismos de isolamento reprodutivo: pré- e pós-copulatórios).

Mecanismos de especiação

Há várias classificações dos processos potenciais de especiação nos organismos sexuais. Alguns deles são baseados na relação geográfica entre a população ancestral e as duas populações descendentes que são reconhecidas como duas espécies: especiação alopátrica, parápátrica e simpátrica. Outros processos são qualificados com respeito aos aspectos genéticos envolvidos no evento de especiação, tal como diminuição do fluxo gênico, mutações cromossômicas, poliploidização, adaptação local, inviabilidade dos híbridos etc.

Alguns mecanismos incomuns envolvem eventos de hibridização entre espécies, quando o isolamento reprodutivo não é completo. Estes mecanismos de especiação são frequentes em algumas famílias de plantas, associados a eventos de alopoliploidização, isto é, híbridos resultados da combinação de gametas de espécies diploides, que duplicam seu número cromossômico, formando tetraploides viáveis e férteis. No entanto, é um equívoco chamar um híbrido recém-formado de espécie, mesmo com isolamento reprodutivo completo de seus parentais, já que o conceito de espécie deve-se aplicar a populações e não a indivíduos. Estes alopoliploides são geralmente isolados reprodutivamente das duas espécies parentais, e podem formar uma população estável na natureza após várias gerações, constituindo então uma nova espécie. Outros eventos ainda mais raros são encontrados em plantas e animais, envolvendo hibridização e introgressão (retrocruzamento com uma das espécies parentais). Nestes casos, normalmente a F1 híbrida é pouco viável, mas a introgressão que gera prole F2, F3 etc possibilita equalizar o cariótipo (no caso de híbridos com cromossomos não pareados) e estes indivíduos introgridos podem também encontrar um nicho alternativo não explorado por nenhuma das espécies parentais, se estabelecendo como uma população viável na natureza. Este parece ser o caso do lobo-vermelho (figura 7.2), que é uma população introgrida, resultante da hibridização entre lobos-cinza e coiotes.

A despeito da ocorrência de eventos de poliploidização e hibridização em alguns mecanismos de especiação, a imensa maioria das espécies sexuadas na natureza parece resultar de mecanismos populacionais que envolvem diferenciação genética interpopulacional por mutação, deriva e seleção natural, que resultam no aparecimento de algum tipo de restrição ao fluxo gênico. Por isto, a evolução da biodiversidade pode ser representada figurativamente por uma árvore (ver Aula 11), que representa os processos de especiação como ramificações (evolução cladogenética).

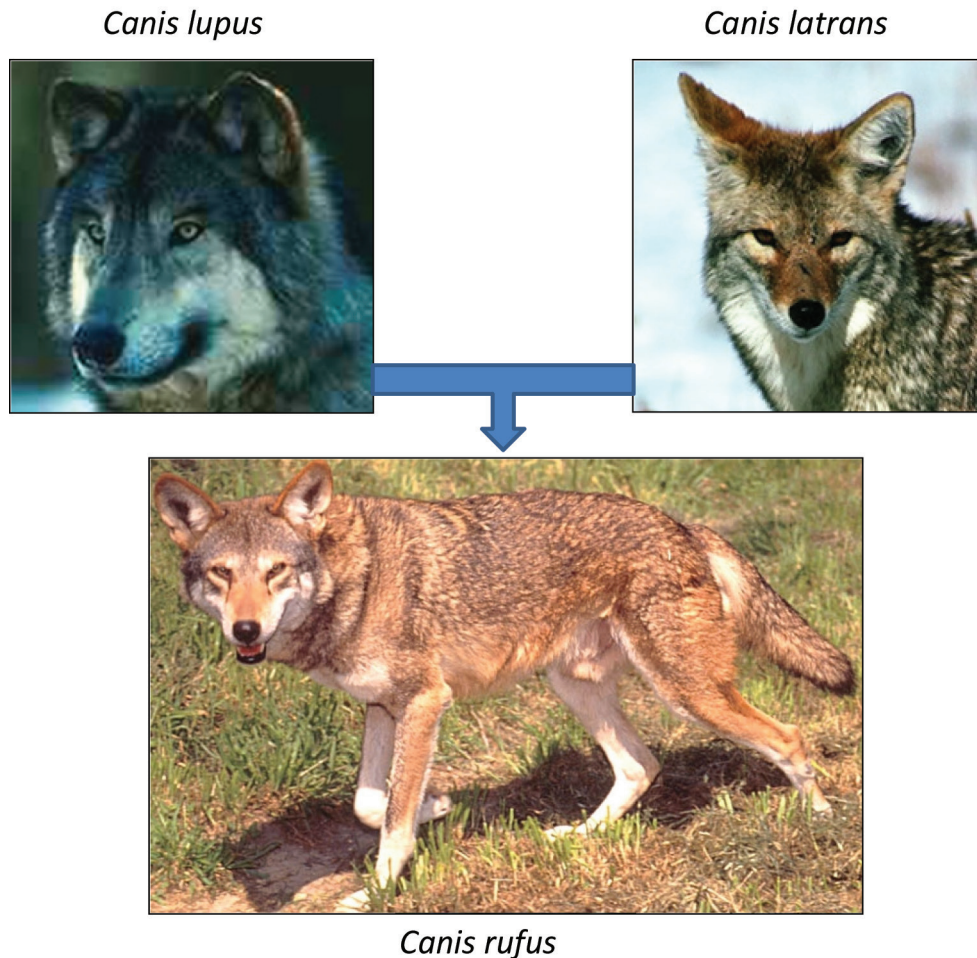


Figura 7.2 O lobo-vermelho (*C. rufus*) é resultado da introgressão de híbridos de lobo-cinza (*C. lupus*) e coiote (*C. latrans*). Não é considerado como espécie válida ou “natural” por muitos estudiosos, já que, aparentemente, foi artificialmente gerada pela translocação antrópica de lobos e coiotes para as mesmas reservas.

O processo de especiação pode ocorrer de diferentes formas, dependendo da relação espacial (geográfica) entre as espécies derivadas e a população da espécie ancestral (figura 7.3). Se as novas espécies surgem em condição de isolamento geográfico (alopatria), o processo é denominado especiação alopátrica. Se o processo de diferenciação que leva à especiação ocorre entre as populações que ocupam regiões adjacentes, sem uma separação geográfica, esta se chama parapátrica. No entanto, se as espécies surgem dentro dos mesmos limites geográficos que sua ancestral, isto é, não há qualquer restrição geográfica ao fluxo gênico, esta é chamada de especiação simpátrica (figura 7.2). Às vezes, na prática, a distinção entre esses modos de especiação pode não ser muito clara, principalmente entre especiação parapátrica e simpátrica.

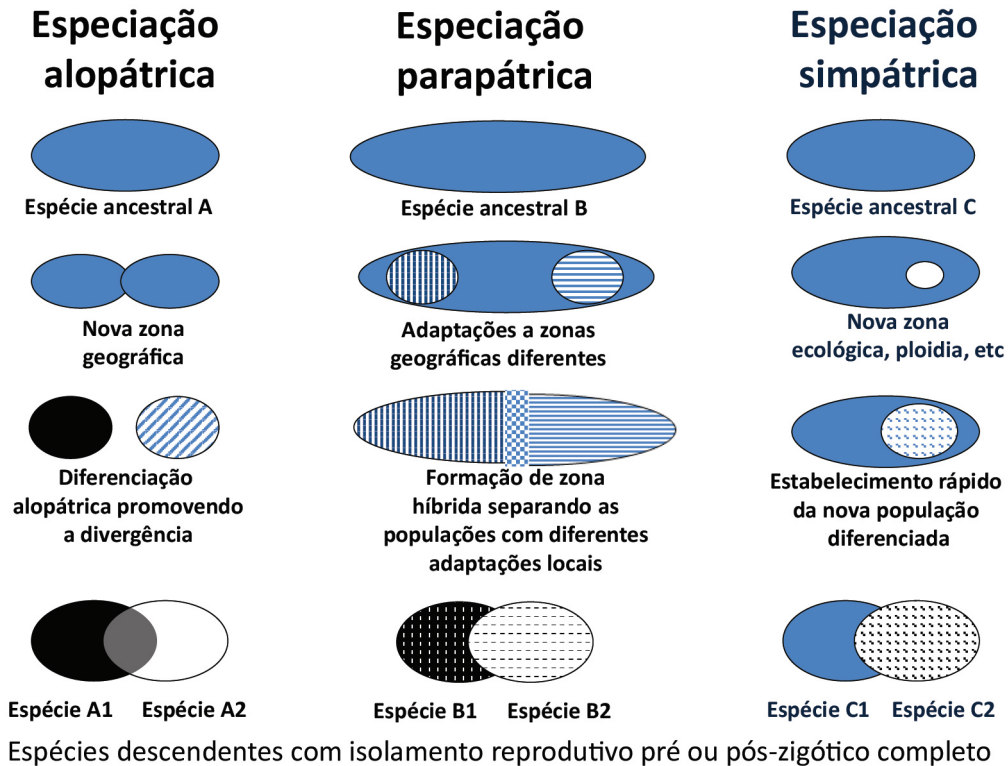


Figura 7.3 Esquema genérico apresentando as diferenças entre os mecanismos de especiação baseados na relação geográfica entre ancestrais e descendentes.

Nos processos de especiação estão envolvidos vários mecanismos genéticos que levam ao acúmulo de diferenças em características quantitativas e discretas, neutras e adaptativas, por mutação, deriva e seleção natural. No entanto, parece haver um consenso de que a restrição ao fluxo gênico que culmina com um isolamento reprodutivo completo seja o evento crucial para o reconhecimento de unidades evolutivas independentes que queremos chamar de espécies.

Especiação alopátrica

Neste processo há uma barreira física entre as populações que reduz ou impede o fluxo gênico (migração) interpopulacional. Esta barreira pode aparecer por mudanças geológicas e geomorfológicas (rios, cursos d'água, cadeias de montanhas, deriva continental, vulcões, etc) ou por eventos de dispersão (deslocamento de populações para locais distantes ou além de uma barreira física, dispersão provocada pelo vento, correntes marinhas, etc.).

A alopatria promove uma severa redução do movimento dos indivíduos ou de seus gametas entre as populações, e não necessariamente significa uma distância geográfica muito grande (ex: curso de rio, cânion, etc). Estas barreiras alopátricas dependem também de aspectos biológicos de cada espécie em particular, por exemplo, alguns rios são barreiras efetivas ao fluxo gênico para vários primatas, mas não são para a maioria dos quirópteros.

Durante o isolamento geográfico relativo das duas populações, ocorre diferenciação interpopulacional promovida por mutação, deriva e também seleção natural, caso haja pressões seletivas divergentes. De acordo com o CBE, quando estas diferenças geram

uma barreira reprodutiva pré ou pós-copulatória, há o aparecimento de duas espécies que quando eventualmente estiverem em simpatria, não serão “compatíveis” reprodutivamente.

Este tipo de especiação é demonstrado por uma série de evidências, entre elas, a correspondência existente entre descontinuidade biológica e geográfica/topográfica. Por exemplo, vários animais aquáticos mostram uma maior diversidade regional em regiões montanhosas onde há sistemas de rios isolados, nas espécies ilhas relativamente isoladas dos continentes, as populações são muito diferenciadas (morfologia, ecologia e comportamento) quando comparadas às populações e/ou espécies afins dos continentes. Outras evidências provêm do registro fóssil que revela o aparecimento de espécies distintas, geralmente em áreas diferentes da distribuição original. Mas há também muitas evidências experimentais, tais como estudos em laboratório que demonstram que isolamento reprodutivo incipiente aparece frequentemente entre populações isoladas (alopátricas) de moscas e outros organismos modelo (cobaias).

Há dois subtipos principais de especiação Alopátrica que se diferem na relação de tamanho (demografia) entre as populações em diferenciação e os mecanismos genéticos envolvidos.

Especiação alopátrica típica ou vicariante

Ocorre quando duas populações são separadas por uma barreira extrínseca gerada por um evento vicariante geográfico (montanhas, rios etc) ou climático, ou pela divisão de populações por um evento de dispersão gerando duas ou mais populações de tamanho significativo, sem que haja um evento fundador (figura 7.3).

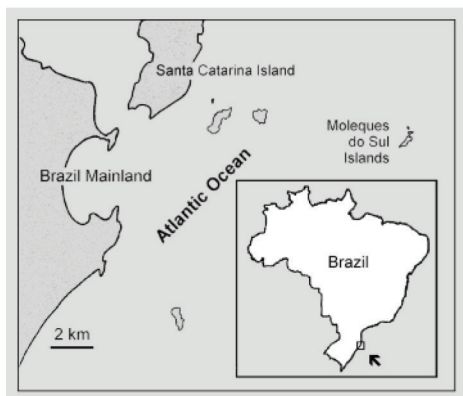
Neste subtipo de especiação alopátrica, as populações se diferenciam geralmente na mesma proporção, devido a processos de deriva e seleção que atuam sobre a variação pré-existente e nos novos alelos que podem aparecer por mutação. Este é o tipo de especiação que está correlacionado com diversos processos vicariantes. Por exemplo, eventos climatológicos como as glaciações do Pleistoceno promoveram vários movimentos vicariantes de retração e fragmentação de florestas úmidas nestes períodos frios e secos, que novamente se expandiram nos períodos interglaciais, que eram mais quentes. Muitas populações de aves ficaram restritas a refúgios florestais nas glaciações e acumularam diferenças, podendo em alguns casos, adquirir isolamento reprodutivo umas das outras, resultando em novas espécies de acordo com o CBE.

Especiação peripátrica ou alopátrica com evento fundador

Ocorre quando há dispersão ou isolamento vicariante de uma porção pequena da população original, formando uma colônia periférica que, após algumas gerações em diferenciação genética, aparece o isolamento reprodutivo pré ou pós-copulatório (figura 7.3).

Esta forma de especiação é muito comum em eventos de colonização de ilhas por indivíduos vindos do continente. Neste caso a diferenciação se dá mais acentuadamente na colônia filha (da ilha), com menor número de indivíduos, com grande influência da deriva genética, pois há um efeito do fundador, no qual a população descendente é derivada de poucos indivíduos fundadores. Geralmente, há também influência da seleção natural na diferenciação da colônia, mas basta a influência da deriva para que esta população pequena se diferencie rapidamente, enquanto a população original (do continente) deverá ser a mais parecida com a espécie ancestral, já que nesta, o efeito da deriva é menos pronunciado. Um registro recente de especiação peripátrica, foi o da espécie de preá da ilha de Moleques do Sul em Santa Catarina, descrita por pesquisadores do Rio Grande do Sul

(figura 7.4). Neste caso específico, uma população da espécie do continente ficou isolada nesta ilha, quando o nível do Oceano Atlântico subiu no Holoceno, após 12 mil anos atrás (K.A.A.).



Cavia intermedia

Figura 7.4 Espécie de preá (*C. intermedia*) da ilha Moleques do Sul do litoral de Santa Catarina que isolou-se da espécie do continente, *C. maxima*, há pelo menos 10 mil anos, com o aumento do nível do mar no Holoceno.

Especiação parapátrica

Neste modo de especiação, novas espécies surgem sem que haja um isolamento geográfico completo, através da diferenciação entre subpopulações que ocupam áreas contíguas, mas distintas (figura 7.3). Neste modelo, as populações se divergem, geralmente, por adaptações locais em ambientes separados, mas adjacentes, dentro de um continuum na faixa de dispersão da população ancestral, sem restrições físicas ao fluxo gênico.

A adaptação aos ambientes distintos, que existem ao longo da grande faixa de dispersão da espécie ancestral, parece ser a mais importante etapa neste processo de especiação. Na maior parte das vezes surge uma zona híbrida entre as duas populações (espécies incipientes), onde os híbridos não são tão bem adaptados quanto os indivíduos parentais em relação aos seus respectivos ambientes. Portanto, esta zona híbrida funciona como barreira ao fluxo gênico entre as duas populações que estão se diferenciando, promovendo ainda mais diferenciação que culmina com a formação de duas espécies isoladas reprodutivamente. Este processo de favorecimento dos extremos de variação (ambas as populações parentais) em detrimento dos fenótipos intermediários (híbridos) é uma consequência da seleção disruptiva (Aula 5).

Especiação simpátrica

É um modo de especiação que não envolve qualquer tipo de isolamento geográfico, pois as populações se tornam isoladas reprodutivamente na mesma área pelo aparecimento de barreiras pré ou pós-copulatórias. Esta barreira biológica ao intercruzamento se origina dentro dos limites de uma população, sem nenhuma segregação espacial dos indivíduos nas populações que estão se diferenciando. A maioria dos mecanismos relacionados a este modo de especiação depende do aparecimento rápido destas barreiras reprodutivas. Por exemplo, na especiação por poliploidia que ocorre em algumas famílias de plantas, geralmente aparece um isolamento reprodutivo “instantâneo” entre a prole tetraploide

(4N) e seus parentais diploides (2N), pois normalmente este cruzamento resultaria em um triploide (3N) inviável (figura 7.5). Na especiação poliploide, somente se considera o aparecimento de uma nova espécie de acordo com o CBE, se este indivíduo e outros eventuais tetraploides constituírem após várias gerações, uma população viável e isolada reprodutivamente da população parental diploide.

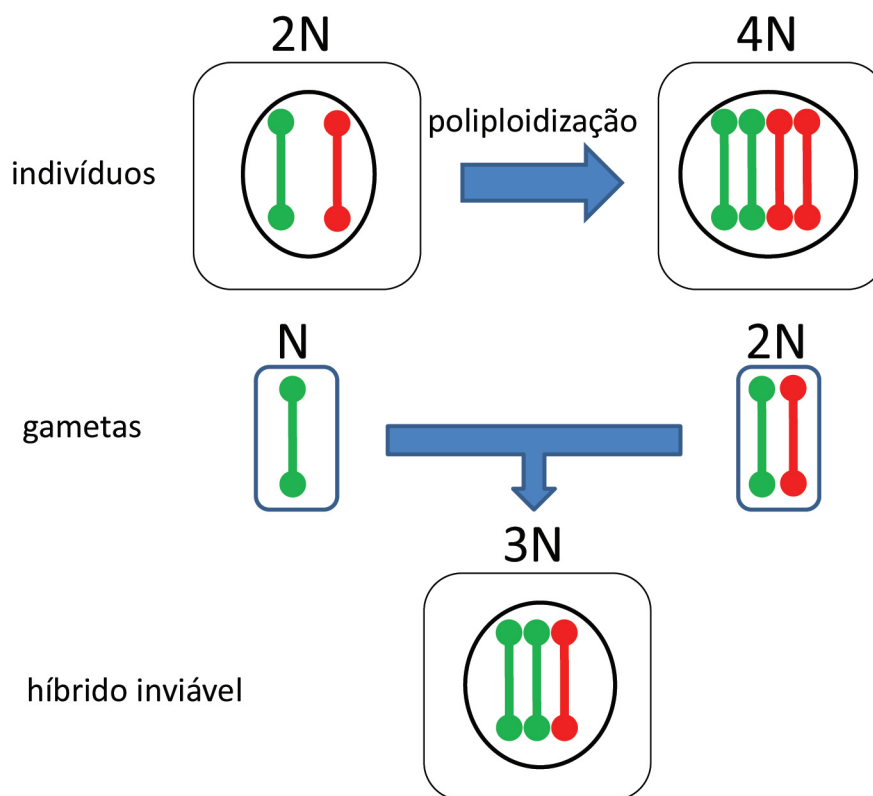


Figura 7.5 Especiação simpátrica por poliploidia em plantas. Autopoliploidização pode dar origem a indivíduos tetraploides (4N) a partir de diploides (2N) dentro de uma mesma população. A prole triploide (3N) destes dois tipos de indivíduos é geralmente inviável, portanto esta é uma barreira reprodutiva pós-zigótica.

Muitos modelos de especiação simpátrica baseiam-se em seleção disruptiva por causa da seleção de diferentes características que conferem adaptação a diferentes fontes de recursos ou nichos. Um dos casos mais bem estudados ocorre com as moscas *Rhagoletis*, que originalmente depositavam seus ovos (e larvas) no pilrito (hawthorn), uma fruta dos EUA (figura 7.6). Com a introdução das plantações de maçã, há mais de 200 anos nos EUA, algumas moscas (*Rhagoletis pomonella*) passaram a utilizar maçãs para depositar seus ovos e desenvolvimento de suas larvas. Como as maçãs estão disponíveis em épocas diferentes do pilrito e possuem também outros nutrientes, existe uma seleção divergente entre indivíduos que utilizam estes dois recursos e, atualmente, estas populações estão diferenciadas, mesmo vivendo em simpatria. A população que se alimenta de maçãs teve sua época reprodutiva deslocada para os meses de junho a agosto, enquanto as demais se reproduzem entre agosto e outubro. Desta forma, está se consolidando uma barreira reprodutiva comportamental, devido ao deslocamento sazonal de períodos de reprodução.



Hawthornes
(pilrito)



Mosca *Rhagoletis*



Maçãs

Figura 7.6 Moscas *Rhagoletis* e especiação simpátrica devido à adaptação a diferentes recursos alimentares (maçã e pilrito), que estão disponíveis em épocas diferentes.

Apesar de que ainda existe alguma controvérsia sobre a importância da especiação simpátrica na natureza, há vários estudos demonstrando que é muito mais comum do que se imagina há algum tempo. Por exemplo, em alguns grupos animais, como entre as espécies de ciclídeos dos lagos de crateras na África (Tanganika, Victoria e Malawi), existem vários indícios de especiação simpátrica. Vários processos de especiação simpátrica nestes ciclídeos estão diretamente relacionados à seleção divergente, devido à adaptação a diferentes hábitos alimentares (comedores de algas, caramujos, crustáceos, escamas etc). No entanto, há também outras espécies de ciclídeos com isolamento reprodutivo devido a mecanismos de seleção sexual, tal como as diferenciações em padrões de cor nos machos (figura 7.7) e preferências diferentes nas fêmeas.



Pundamilia nyererei



Pundamilia pundamilia

Figura 7.7 Machos de duas espécies de ciclídeos do lago Victoria.

Mecanismos de isolamento reprodutivo

Como visto em todos os modos de especiação, o aparecimento de isolamento reprodutivo marca teoricamente a formação de novas espécies de acordo com o CBE. No entanto, há vários mecanismos distintos que podem restringir ou impedir o intercruzamento de espécies recém-formadas. Estas barreiras biológicas impedem o fluxo gênico, separando

os conjuntos gênicos das unidades evolutivas que chamamos de espécies, as quais podem ser geradas ao acaso (mutação e deriva) ou por seleção (disruptiva, sexual etc). Algumas barreiras aparecem antes da cópula, outras antes ou depois da formação do zigoto. Caso haja a formação de híbridos entre espécies reconhecidas pelo CBE, estes geralmente serão inviáveis ou estéreis, pois há uma grande incompatibilidade devido às diferenças genéticas entre espécies, que é chamada de depressão exogâmica.

Estas barreiras ao inter cruzamento devem aparecer de forma gradual na população, que após algumas gerações podem ser fixadas em todos os membros, impedindo o inter cruzamento com outra população relacionada. Portanto, de acordo com o CBE, espera-se que algum mecanismo incipiente de isolamento reprodutivo exista entre subespécies, gerando algum tipo de depressão exogâmica na prole devido à menor inviabilidade ou fertilidade dos híbridos entre estas populações da mesma espécie.

Os mecanismos que levam ao isolamento reprodutivo foram classificados por Ernest Mayr em 1993, de acordo o tipo de isolamento e a etapa em que se dá o impedimento ao inter cruzamento, dividido em dois momentos diferentes:

Mecanismos pré-copulatórios (figura 7.8)

- Parceiros em potencial não se encontram (isolamento sazonal ou de hábitat). Ex: moscas maggot que usam pilritos ou maçãs (ver acima).
- Parceiros em potencial encontram-se, mas não copulam (isolamento comportamental). Ex: várias espécies de aves que têm rituais ou cantos diferentes durante a corte ou vagalumes que emitem padrões distintos de luminescência que atraem especificamente suas fêmeas.
- A cópula é tentada, mas não há transferência de espermatozoides (isolamento mecânico). Ex: espécies de libélulas que possuem órgãos copuladores ligeiramente diferentes, que impedem a transferência de esperma.

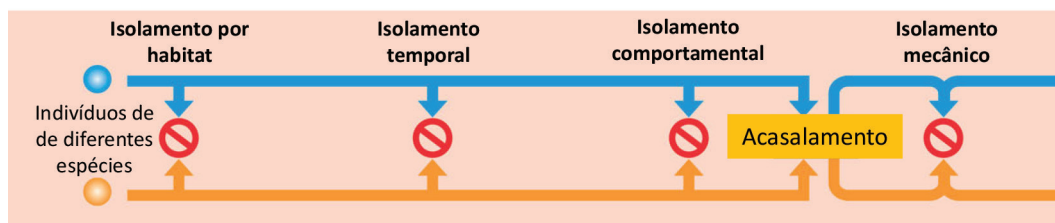


Figura 7.8 Diagrama da ocorrência de mecanismos pré-copulatórios.

Mecanismos pós-copulatórios (figura 7.9)

- Pré-zigóticos:

A transferência de espermatozoides ocorre, mas o ovo não é fertilizado (mortalidade gamética, incompatibilidade cromossômica, etc). Ex: várias espécies relacionadas de ouriços-do-mar apresentam incompatibilidade gamética entre elas.

- Pós-zigóticos:

O ovócito é fertilizado, mas o zigoto morre (mortalidade zigótica por incompatibilidade de cariótipos, de vias do desenvolvimento etc.). Ex: entre várias espécies do gênero *Culex* e algumas espécies de angiospermas, os zigotos são formados, mas não completam o desenvolvimento.

O zigoto desenvolve, gerando uma F1 de híbridos inviáveis ou com viabilidade reduzida (inviabilidade do híbrido). Ex: muito comum entre angiospermas, cujas sementes híbridas podem não germinar ou se germinam, as plantas não chegam à idade reprodutiva.

Os híbridos F1 são completamente viáveis, mas parcial ou completamente estéreis (esterilidade do híbrido). Em algumas espécies, a esterilidade pode ser mais evidente na geração F2. Ex: entre várias espécies de mamíferos e aves, incluindo os intercruzamentos entre cavalo e jumento que geram mulas e burros (F1) estéreis.

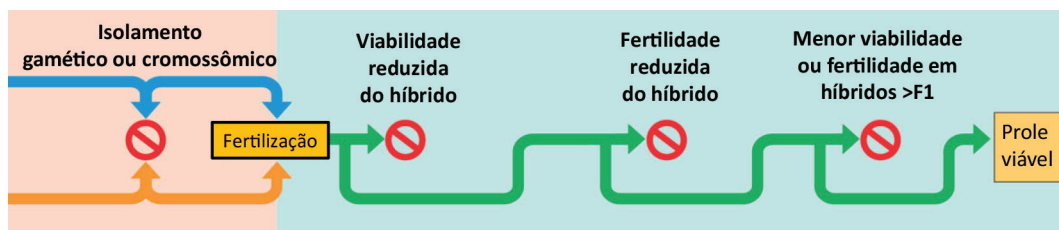


Figura 7.9 Diagrama da ocorrência de mecanismos pós-copulatórios.

Em alguns raros casos, barreiras ao intercruzamento devido a mecanismos pré-copulatórios podem ser rompidas por influência ambiental. Por exemplo, algumas espécies de ciclídeos estão isoladas reprodutivamente por causa dos padrões de cores divergentes dos machos (seleção sexual) nas águas transparentes, mas nas águas turvas (por poluição, etc) esta barreira pode não ser mais eficiente em impedir o intercruzamento destas espécies, pois as fêmeas não conseguem visualizar os diferentes padrões de cores. Isto demonstra como teoricamente pode ser frágil um conceito de espécies baseado em intercruzamento, já que o próprio contexto ambiental pode influenciar o fluxo gênico, rompendo o isolamento reprodutivo.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Há alguma forma quantitativa de medir o grau de diferenciação para definição do que seja uma espécie?
2. Por que os mecanismos de isolamento reprodutivo são importantes para se compreender a especiação?



Aula 8

MACROEVOLUÇÃO I – ORIGEM DA VIDA E O ANCESTRAL DE TODAS AS FORMAS DE VIDA ATUAIS (LUCA)

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar a cronologia da vida na Terra e a abordagem evolutiva que atualmente é utilizada no estudo da origem das espécies e das formas de vida a partir do mundo abiótico. Serão discutidas hipóteses científicas alternativas que explicam a história primordial de diversificação dos primeiros elementos e organismos vivos.

Estudos evolutivos em diferentes escalas de tempo e cronologia geológica

A evolução tem sido tradicionalmente dividida em dois níveis de acordo com a escala temporal dos fenômenos envolvidos: microevolução e macroevolução. A microevolução compreende os eventos que ocorrem no nível intraespecífico (como as variações em frequências gênicas em uma população) e o processo de especiação. De forma complementar, a macroevolução envolve os eventos evolutivos que ocorrem em longos lapsos de tempo (entre milhares a alguns bilhões de anos), abrangendo fenômenos evolutivos observados entre níveis taxonômicos superiores como famílias, ordens, filos etc. Vale ressaltar que esta divisão é meramente didática, já que do ponto de vista científico, a evolução biológica é um processo dinâmico único que pode ser abordado por diferentes disciplinas.

A abordagem macroevolutiva permite, por exemplo, estudar e identificar padrões e tendências de grupos taxonômicos específicos ou processos evolutivos que afetaram inúmeros grupos taxonômicos como as extinções em massa. Neste nível também são investigados processos envolvidos com a evolução de caracteres, dos órgãos complexos e dos sistemas fisiológicos. Evidências de diferentes disciplinas são utilizadas na elucidação dos fenômenos macroevolutivos, incluindo a genética, anatomia, fisiologia e embriologia comparadas, mas de forma especial, a evidência fóssil da Paleontologia.

Os fósseis representam a evidência direta da existência de organismos que viveram em um passado distante e que foram de alguma forma, preservados em meio aos sedimentos. Geralmente, os fósseis que consistem em partes corporais (esqueletos, dentes etc) são facilmente reconhecidos como tal, mas é importante ressaltar que são também considerados fósseis, quaisquer indícios que remetam à existência de vidas passadas, tais como os icnofósseis (fósseis de pegadas, coprólitos, galerias de habitação, entre outros) e os fósseis químicos (registros orgânicos encontrados em sedimentos). A Paleontologia é a disciplina histórica encarregada do estudo dos fósseis, que depende das metodologias de datação geológica e processos químicos para dar um sentido temporal aos restos fossilizados. Nesse contexto, surge a estratigrafia que investiga a distribuição temporal do registro geológico, bem como os diferentes métodos genéricos de datação dos eventos:

- **Datação relativa** – Determinação de uma sucessão temporal de eventos, sem que se saiba o momento e a duração dos mesmos. Como são métodos indiretos que dependem mais do entendimento dos processos geológicos, a datação relativa foi a primeira a ser desenvolvida. Estes métodos podem ser aplicados quando há mais de uma camada de rocha ou sedimento com fósseis em um mesmo afloramento e partem do princípio simples de que as camadas de rochas mais antigas estão localizadas geralmente abaixo das camadas mais recentes. Em outros casos, a datação relativa pode se basear no princípio da sucessão faunística (ou florística), utilizando o ordenamento conhecido no registro geológico de grupos taxonômicos específicos, tornando possível definir a idade relativa entre camadas a partir de seu conteúdo fóssilífero.
- **Datação absoluta** – Determinação exata da idade do fóssil ou da camada de sedimento onde ele ocorre por diferentes métodos físico-químicos. Os métodos radiométricos são os mais empregados e se baseiam no fato de que o decaimento de cada tipo de átomo ocorre em proporções constantes, segundo taxas que não são afetadas por agentes físicos ou químicos externos. A taxa de decaimento varia com o tipo de isótopo radioativo, por isto, existem alguns limites temporais para as datações, por exemplo, o método do C^{14} pode datar eventos recentes até no máximo 40-50 K.A.A. (mil anos atrás) (Pleistoceno tardio).

Baseados em estudos de astrofísica e métodos de datação de rochas, a idade da Terra tem sido estimada em um mínimo de 4,5 bilhões de anos. A escala temporal de existência da Terra é dividida, por convenção, em Éons, Eras e Períodos cujos limites geralmente refletem eventos geológicos relevantes (figura 8.1). Algumas divisões foram feitas com base em transições de faunas observadas nos registros fósseis, entre estas, todos os eventos de extinções em massa registrados.

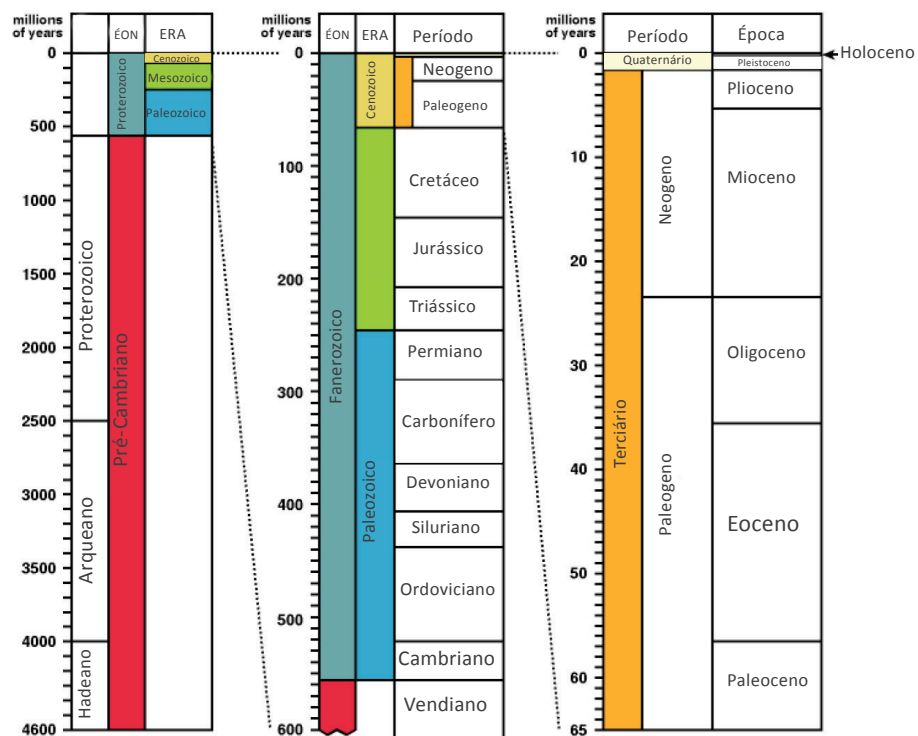


Figura 8.1 Escala geológica de tempo do planeta Terra.

A origem da vida e sua diversificação inicial

As evidências disponíveis não permitem precisar exatamente quando e em qual ambiente a vida se originou no planeta Terra, já que os eventos que culminaram com a formação de sistemas organizados autorreplicantes mantidos por energia e matéria obtida do meio ambiente, ocorreram em nível molecular. Eventos moleculares, geralmente, não deixam marcas discretas no registro fóssil, o que não impede que façam parte de inúmeras hipóteses cogitadas para a origem dos seres vivos. Por exemplo, apesar de que o processo de evolução molecular e a primeira forma de vida não tenham registros fósseis, é possível inferir o ancestral comum para todas as formas de vida que existem hoje a partir de dados genômicos dos organismos existentes. Além disto, é possível também deduzir a estrutura celular, o sistema metabólico mínimo e o código genético existente neste ancestral comum, baseado nestas análises moleculares. No entanto, de acordo com a teoria evolutiva, não se espera que este ancestral comum, ou LUCA (do inglês Last Universal Common Ancestor), seja a primeira forma de vida no planeta Terra, devido à sua grande complexidade de estrutura e função, evidenciada, por exemplo, pelo código genético universal referente à tradução de proteínas a partir dos éxons. Muitos evolucionistas teóricos sugerem a possibilidade de vários códigos genéticos primitivos, que devem ter existido antes que o código genético atual se fixasse no ancestral de toda a biodiversidade atual. Um destes modelos sugere a existência de um sistema de dímeros de proto-RNAs transportadores (proto-tRNAs) que pudessem sintetizar proteínas, fazendo ligações peptídicas entre aminoácidos, antes da existência dos ribossomos (Adendo 2).

Ainda que não se possa determinar exatamente como e quando a “vida” começou na Terra, algumas hipóteses são baseadas nas evidências da atmosfera primitiva do planeta e nos vestígios primitivos de atividade vital que são quase tão antigos quanto as rochas que primeiro se formaram quando a Terra esfriou. Os primeiros fósseis de 3,5 bilhões de anos atrás indicam a existência de organismos parecidos com colônias procarióticas fotossintéticas que existem hoje, os estromatólitos que são compostos de cianobactérias (figura 8.2). No entanto, não há como afirmar que estes organismos primitivos (do passado remoto) apresentavam, por exemplo, o mesmo tipo de fotossíntese observada hoje entre as cianobactérias, ou até mesmo que teriam um código genético parecido com o de todos os organismos atuais. Na verdade, não há evidência clara que indique que estes estromatólitos de 3,5 bilhões de anos atrás sejam ancestrais diretos dos atuais estromatólitos (figura 8.2). Portanto, de acordo com as expectativas da teoria evolutiva, diferentes formas de vida devem ter coexistido antes do ancestral comum de todas as formas de vida atuais, que é reconhecido como LUCA, ou último ancestral comum universal.

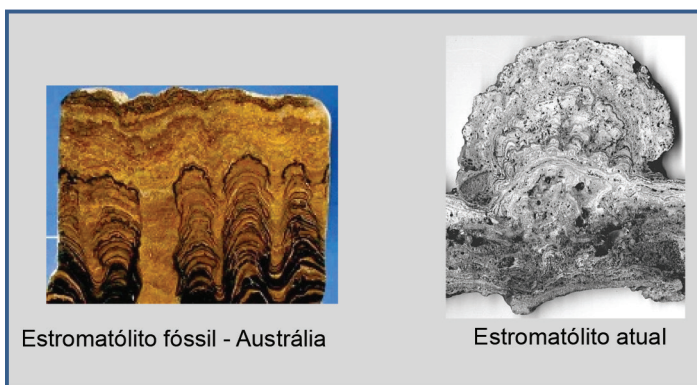


Figura 8.2 Estromatólito fóssil de 3,5 bilhões de anos da Austrália (esquerda) e um estromatólito atual (direita) encontrado na Lagoa Salgada, no estado do Rio de Janeiro.

Todas as espécies da biodiversidade atual estão classificadas em três grandes domínios: Archaea, Bacteria e Eukarya (figura 8.3). Algumas características compartilhadas entre os três domínios apresentam as evidências de ancestralidade comum entre estas formas de vida, no LUCA:

- Informações genéticas são armazenadas em ácidos nucleicos (DNA e RNA).
- As proteínas são sintetizadas a partir do mesmo grupo de 20 aminoácidos (todos eles apresentando atividade óptica, na forma levogira – L-aminoácidos).
- A tradução das proteínas é feita com base em um código genético universal (com raras alterações secundárias), a partir de códons no RNA mensageiro (mRNA), utilizando RNAs transportadores (tRNAs) para formação do polipeptídeo dentro de ribossomos.
- Os carboidratos sintetizados pelas células vivas atuais são compostos de açúcares dextrogiros ou D-açúcares.
- Existem proteínas homólogas essenciais para a replicação, transcrição e tradução de todas as células: proteínas ribossômicas, DNA polimerases e RNA polimerases.
- Possuem um envoltório lipídico que contém o metabolismo e o material genético, apesar de apresentar diferentes constituições químicas, principalmente entre as arqueas.

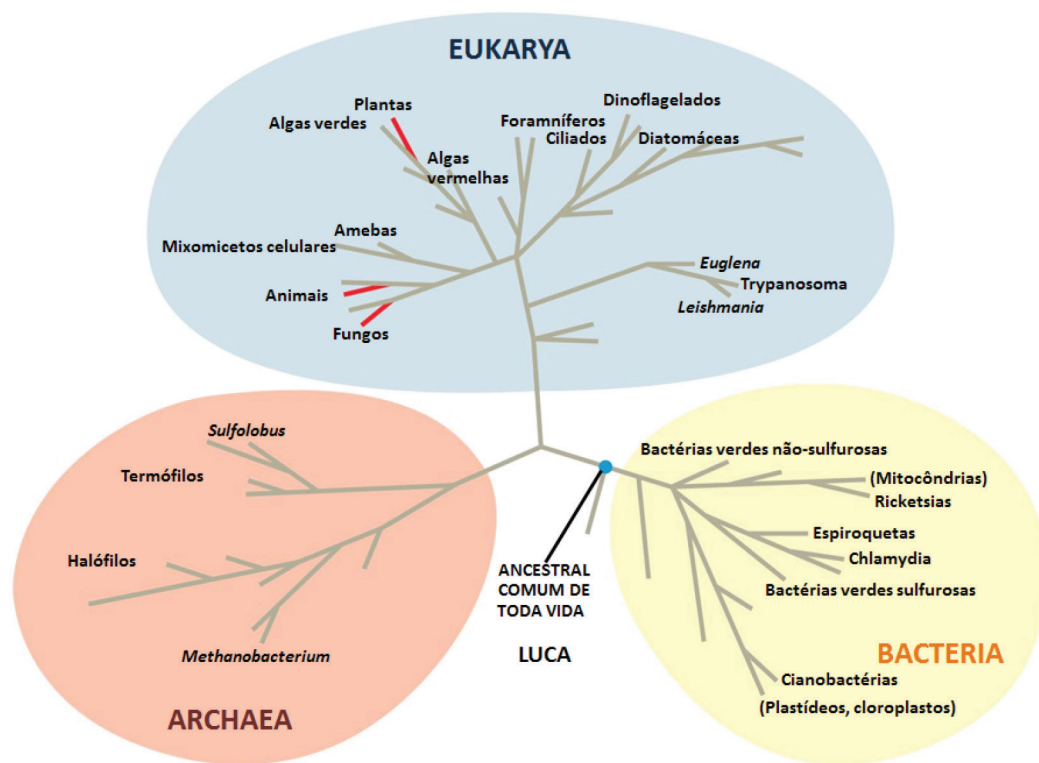


Figura 8.3 Os três domínios da vida e o último ancestral comum universal (LUCA)

Os primórdios da evolução da vida na Terra

Inspirados pelas ideias de Darwin, os pesquisadores do século XX, principalmente químicos e bioquímicos, buscaram elucidar como as reações envolvendo as moléculas simples do mundo pré-biótico originaram a primeira forma de vida. Nesse sentido, em 1930, Oparin e Haldane, independentemente, propuseram que só seria possível a formação de compostos orgânicos em solo terrestre se sua atmosfera fosse redutora (como aquela descrita para outros planetas do sistema solar), isto é, rica em compostos capazes de doar hidrogênio, tais como H_2 , CH_4 e NH_3 e H_2O . Oparin também propôs que esses compostos, ao serem expostos às condições da Terra primitiva (descargas elétricas, altas temperaturas, radiação ultravioleta) poderiam reagir entre si dando origem a compostos orgânicos. Impulsionados por essas descobertas, Miller e Urey, em 1953, conduziram experimentos simulando as condições da Terra primitiva. Para tanto, eles criaram um sistema hermético, no qual foram introduzidos os gases H_2 , CH_4 e NH_3 e vapor d'água. Essa mistura foi submetida a descargas elétricas e a ciclos constantes de aquecimento e condensação (figura 8.4). Após algum tempo eles coletaram o material e verificaram a presença de diversas moléculas orgânicas, incluindo aminoácidos, comprovando a expectativa de Oparin.

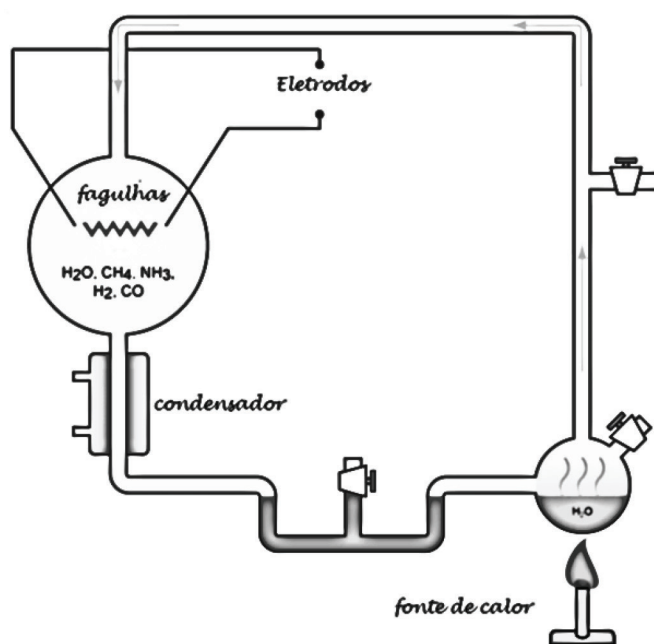


Figura 8.4 Esquema do experimento de Urey e Miller em 1953.

Em 1961, Juan Oró, acidentalmente, descobriu que em condições similares seria possível sintetizar adenina (uma das bases nitrogenadas constituinte dos nucleotídeos). Posteriormente, outros experimentos demonstraram que as outras bases nitrogenadas também poderiam ser obtidas por meio de reações envolvendo a presença de compostos que estariam presentes em uma atmosfera pré-biótica redutora. Ainda mais intrigante e que torna plausíveis os resultados desses estudos, foi a descoberta desses compostos no espaço, por exemplo, em meteoros.

Após ter sido demonstrado que substâncias fundamentais, como nucleotídeos e aminoácidos, poderiam ser formadas sob determinadas condições, faltava demonstrar os meca-

nismos que possibilitariam a formação de polímeros (ácidos nucleicos e proteínas). Então, em 1986, Ferris testou a hipótese de que minerais de argila poderiam atuar como catalisadores em processos de síntese pré-biótica. Ele demonstrou experimentalmente que moléculas de RNA ligam-se eficientemente a argilas e que uma delas, a montmorilonita (produto do intemperismo de cinzas vulcânicas), é capaz de catalisar a formação de oligonucleotídeos. Estes oligonucleotídeos poderiam ter dado origem a um código genético primitivo, como sugere o modelo do professor Romeu Guimarães (Adendo 2).

Tantas informações propiciaram a elaboração de várias hipóteses sobre como a vida poderia ter se originado quimicamente. De um modo geral as hipóteses sobre a origem primordial da vida na Terra podem ser classificadas em duas linhas de pensamento principais: i) do mundo da informação ou do replicador (exemplificada pela hipótese do mundo de RNA) e ii) do mundo metabólico (hipóteses que sugerem que a vida começou com proteínas ou poliaminoácidos enzimáticos).

Mundo da informação (de RNA)

É intuitivo pensar, em um primeiro momento, que o DNA tivesse sido o replicador primordial. No entanto, uma avaliação mais criteriosa direciona a um instigante paradoxo: embora o DNA armazene a informação necessária para a síntese de proteínas, sua replicação é impossibilitada sem o auxílio delas e não possui qualquer atividade enzimática. Desse modo, seria pouco provável que DNA fosse essa molécula replicadora primordial. Da mesma forma, as proteínas possuem capacidade enzimática, mas não têm capacidade de autorreplicação e nem de armazenar informação para funcionarem como replicadoras. Diante desse cenário, seria bastante plausível sugerir que esse papel tenha sido desempenhado pelo RNA, um tipo de molécula capaz de exercer inúmeras funções.

O mundo de RNA (anterior ao mundo de DNA e proteínas) foi proposto em 1986 por Walter Gilbert. O RNA, além de armazenar as informações genéticas, é também capaz de catalisar, não apenas sua própria síntese, mas também outras reações químicas encontradas nas células.

Algumas evidências favorecem essa hipótese de que o RNA antecede o DNA e as proteínas:

- Funciona como molécula informacional (ex: vírus RNA) e pode haver o pareamento entre bases nitrogenadas nas suas fitas complementares, semelhante ao que é observado no DNA.
- A existência de ribozimas, moléculas de RNA com atividade catalítica fundamental para o funcionamento celular.
- Muitos cofatores (envolvidos em reações catalisadas por enzimas proteicas) são representados por RNA ou seus nucleotídeos, embora muitos sem uma função evidente.

Contudo, alguns pesquisadores acreditam que as evidências, apesar de apontarem para a precedência do RNA, não fornecem informações suficientes sobre a origem da vida. Além disso, sob o ponto de vista químico e estrutural, é pouco provável que o polímero RNA como é conhecido hoje também tenha se formado sem a ação de enzimas. Dessa forma, outros pesquisadores sugeriram que moléculas replicadoras mais simples embora

semelhantes ao RNA, teriam organizado um “mundo pré-RNA”. Entretanto, até então não foram encontrados quaisquer vestígios que indiquem que essas substâncias pré-RNA tenham existido.

No entanto, em 2008 Tracey Lincoln e Gerald Joyce da Califórnia, EUA, sintetizaram RNAs catalíticos com capacidade de autorreplicação, se mantêm replicando indefinidamente em laboratório sem ajuda de qualquer proteína ou outro componente celular. Este experimento de evolução *in vitro* demonstra que este RNA sintético segue princípios darwinianos conhecidos: ocorre mutação e as moléculas mais adaptadas, isto é, que deixam mais descendentes ao longo das gerações, são aquelas que melhor utilizam os substratos disponíveis no meio de cultura. De acordo com estes pesquisadores, um mundo de RNA pode ter sido algo parecido com este sistema sintético, mas independente de componentes biológicos atuais. O modelo de dímeros de proto-tRNAs proposto pelo professor Romeu Guimarães sugere as primeiras conexões dos RNAs com as moléculas proteicas, através de um código genético primitivo (Adendo 2).

Mundo metabólico

O pesquisador anglo-belga, Christian de Duve, sugeriu que as pesquisas sobre origem da vida deveriam focar menos em macromoléculas como os ácidos nucleicos e proteínas, e deveriam adotar uma abordagem baseada em moléculas menores com atividade catalítica. Estes modelos consideram a existência de pequenas moléculas orgânicas com capacidade reativa estimulada por fontes energéticas externas. Apesar de que diferentes propostas deste metabolismo primordial possuem muitas particularidades, elas são construídas sobre cinco pontos fundamentais:

- Deve haver barreiras que delimitem o vivo e o não vivo (membranas lipídicas).
- Existem fontes energéticas externas que permitem a manutenção de um sistema ordenado.
- É necessário um mecanismo de acoplamento de reações, de modo que a energia liberada por uma determinada reação possa “estimular” outra reação.
- Deve haver a formação de uma rede de reações químicas, cuja complexidade permita adaptação e evolução.
- Essa rede deve produzir ou incorporar mais matéria do que é perdida, sendo possível após um ponto a reprodução/replicação.

Mecanismos desse tipo não apresentam moléculas especializadas no armazenamento e transmissão de informação. A hereditariedade, então, ficaria a cargo de moléculas pequenas dispersas, em outras palavras, ela seria armazenada na identidade e concentração dos compostos na rede de reações. Robert Shapiro destaca que esse modelo atende a exigências mais prováveis que os processos necessários à formação de uma molécula replicadora. Mas, apesar de experimentos comprovarem a plausibilidade de passos individuais, ainda não foi possível demonstrar a operação de um ciclo completo ou sua capacidade de autossustentabilidade.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Quais características estão presentes em todos os organismos de hoje que nos permitem inferir a existência de um único ancestral comum (LUCA)?
2. Será que teria alguma vantagem adaptativa associada ao uso de um outro código genético ou D-amino-ácidos por um ser vivo atualmente?

Adendo 2 – A evolução do Código Genético Universal

Romeu Cardoso Guimarães, professor do ICB-UFMG

Um caráter fundamental dos seres vivos é o vínculo nucleoproteico (entre ácidos nucleicos e proteínas), circular e autoestimulante. Genes produzem proteínas, utilizando o código genético para traduzir a informação armazenada no DNA, com o auxílio dos ribossomos. As proteínas se ligam aos genes, estabilizando-os e os replicando. Estabilizar equivale a aumentar produtividade do sistema de produção e deve ser fundamental na origem do próprio código genético. Uma hipótese razoável para a formação do código genético que atualmente é compartilhado por todas as formas de vida, propõe a dimerização de aminoacil-(proto)tRNAs por pareamento dos (proto)anticódons (figura 8.5). Estes dímeros de proto-tRNAs são análogos aos ribossomos: ao unir dois proto-tRNAs, propiciam a formação da ligação peptídica, que nos ribossomos se dá pelo pareamento entre códons dos mRNAs e anticódons dos tRNAs. No dímero de proto-tRNAs, um anticódon é ao mesmo tempo códon para o outro.

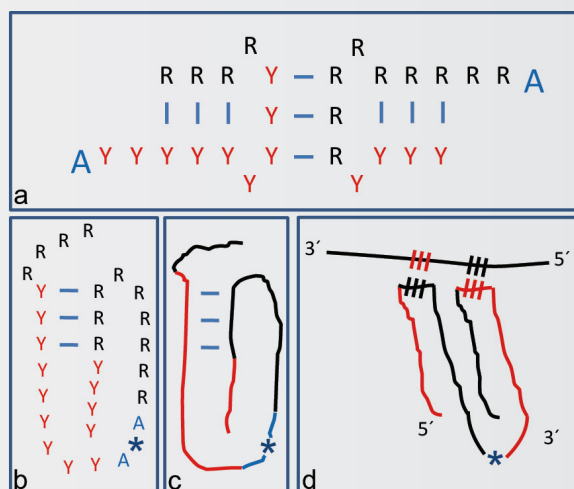


Figura 8.5 Esquema da síntese protobiótica e biológica de proteínas na evolução do código genético primitivo: R (purina), Y (pirimidina), A (aminoácido), * (ligação peptídica), barras (pontes de hidrogênio). Na figura a: dímero de aminoacil-proto-tRNA; b e c: dímero em conformação propícia à reação de síntese de proteína; d: 'dímero' de tRNA no ribossomo, traduzindo o mRNA.



Aula 9

MACROEVOLUÇÃO II – GRANDES TRANSIÇÕES EVOLUTIVAS

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar mudanças marcantes na história evolutiva da Terra para compreensão de alguns fenômenos e processos macroevolutivos.

Complexidade na evolução da biodiversidade

A história da vida na terra é marcada por uma pletora de eventos que instiga a curiosidade humana. É quase impossível não se perguntar “como?” e “por quê?” quando se está diante da fascinante biodiversidade que habita o planeta. Tão admirável quanto esta diversidade de espécies, é o aumento da complexidade observado com o passar do tempo geológico, ainda que a inevitabilidade e universalidade desse fenômeno sejam questionáveis. Mesmo que não haja razões teóricas, nem evidências empíricas de que linhagens evolutivas apresentem uma tendência ao aumento da complexidade, é intuitivo notar que alguns táxons são mais complexos do que outros, e que, por exemplo, seres multicelulares só apareceram nos últimos 800 milhões de anos da história da vida na Terra. John Maynard Smith e Eörs Szathmáry sugerem que o aumento na complexidade seja o resultado de grandes transições evolutivas, envolvendo mudanças radicais no modo como a informação é armazenada e transmitida, principalmente em relação aos processos de desenvolvimento e organização celular.

Mas o que é uma grande transição e como caracterizá-la? Maynard Smith e Szathmáry definem como grandes estágios na evolução da complexidade, as mudanças no nível de organização e, portanto, no regime seletivo. Entender o significado de grandes transições depende, até certo ponto, de como se compreende complexidade em termos biológicos. Tentar definir a complexidade biológica, porém, é uma tarefa árdua que pode não gerar resultados satisfatórios. Várias características arbitrárias foram utilizadas para definição de complexidade biológica: tipos celulares diferentes, conteúdo de DNA, número e características funcionais de genes, número de órgãos e/ou sistemas funcionais, número de proteínas funcionais sintetizadas, capacidade cognitiva etc. Todos os critérios eram medidos de forma subjetiva, normalmente com o pressuposto de que a espécie humana fosse a mais complexa. Embora complexidade seja um conceito difícil de aplicar objetivamente, podemos observar algumas transições evolutivas que geralmente envolvem mudanças de complexidade, sendo as transições de organismos unicelulares a multicelulares, fenômenos incontestáveis de aumento da complexidade biológica.

Grandes transições evolutivas da biodiversidade

Algumas transições evolutivas refletem em grandes estágios na evolução da complexidade ou na aquisição de inovações chave que permitiram a exploração de nichos totalmente novos. Iremos discutir adiante três destes eventos que marcaram momentos importantes da evolução da biodiversidade da Terra, ressaltando aspectos adaptativos que culminaram com a diversificação posterior de várias espécies a partir de ancestrais comuns bem sucedidos.

Origem dos eucariotos

Vimos na Aula 8 que todos os organismos atuais se distribuem entre três domínios da vida: Archaea, Bacteria e Eukarya. Entre estes domínios, os eucariotos se diferenciam dos procariotos, arqueas e bactérias, por apresentarem uma estrutura celular compartimentalizada, com um núcleo separando o material genético informacional (DNA), do citoplasma onde ocorre a maior parte do metabolismo. Além disto, os procariotos têm os processos de transcrição e tradução acoplados, já os eucariotos apresentam uma membrana nuclear que mantém os processos de replicação, transcrição e processamento de íntrons (splicing) dentro do núcleo, e a tradução no citoplasma ocorrendo nos ribossomos.

Não há registro paleontológico desta transição, já que se trata de um processo de reorganização celular que não aparece em detalhes nos fósseis. No entanto, alguns raros fósseis identificados como células eucariotas, sugerem que eucariotos já existiam entre 1,6 e 2,1 bilhões de anos atrás. Mas outras evidências morfológicas e moleculares nos permitem investigar outros eventos relacionados à origem dos eucariotos, tal como a procedência evolutiva das organelas respiratórias (mitocôndrias) e fotossintéticas (cloroplastos).

Atualmente, considera-se que tanto mitocôndrias quanto cloroplastos têm uma origem endossimbiótica, isto é, são derivadas de organismos procarióticos que viviam simbioticamente no citoplasma de células eucarióticas. Esta interação coevolutiva resultou em uma associação indissolúvel destes procariotos, que hoje são organelas funcionais essenciais dentro de seus hospedeiros. Por exemplo, a incorporação destas bactérias simbióticas na forma de mitocôndrias deve ter trazido grandes vantagens adaptativas, pois células eucarióticas provavelmente dependiam de processos pouco eficientes para a obtenção de energia, como a fermentação.

Dados de inúmeros genomas indicam que mitocôndrias de todos os eucariotos são relacionadas filogeneticamente às -proteobactérias, mais próximas de espécies do gênero *Rickettsia*, bactérias intracelulares que causam algumas doenças. Os cloroplastos são relacionados às cianobactérias, mas sua origem é mais complexa, envolvendo outros ciclos de interações coevolutivas, pois são encontrados cloroplastos com diferentes camadas de membranas envolvendo estas organelas em diferentes vegetais.

Além de a hipótese endossimbionte ter sido utilizada para explicar a origem de organelas, outros pesquisadores propuseram que as próprias células nucleadas dos eucariotos surgiram após eventos sucessivos de fusão entre procariotos (arqueas e bactérias). Algumas hipóteses alternativas sugerem que, além de o núcleo ter sido formado desta fusão, algumas bactérias aeróbias que não teriam sido digeridas, permaneceram em seu interior e com o decorrer do tempo, passaram a oferecer a suas células hospedeiras algumas vantagens como uma maior eficiência energética, originando as mitocôndrias.

Origem da multicelularidade

Organismos constituídos por mais de uma célula são, por definição, multicelulares. Neste sentido, a multicelularidade pode ser encontrada em todos os domínios. Por exemplo, os primeiros organismos que deixaram fósseis há 3,5 bilhões de anos, são procariotos multicelulares (estromatólitos, ver Aula 8). No entanto, infere-se que os estromatólitos fósseis representam, tal como os de hoje, colônias de organismos unicelulares, cujas células isoladas não deixam (ou não são encontrados) registros fósseis. Essa generalização, no entanto, abarca diversos tipos não relacionados de agrupamentos de células, incluindo colônias, e que apresentam diferentes níveis de complexidade estrutural.

Entretanto, no domínio Eukarya são encontrados os exemplos mais emblemáticos do mundo multicelular, principalmente entre os metazoários, os fungos e as plantas. A multicelularidade parece ser tão vantajosa, que apareceu inúmeras vezes entre os eucariotos de forma independente. Algumas vantagens adaptativas têm sido atribuídas à multicelularidade em plantas e animais: i) redução da predação; ii) promoção da captura de alimento e outros nutrientes, ocupando novos nichos alimentares; iii) facilitação da dispersão, colonização de novas áreas; iv) divisão e especialização funcional associada à diferenciação celular.

Nos animais e plantas, os ganhos de funções divididas entre diversas células, tecidos e órgãos trazem consigo a enorme complexidade do desenvolvimento, que de modo geral, depende da expressão dos genes certos, no lugar certo e no momento certo. Portanto, as transições para organismos multicelulares em plantas, animais e fungos, requerem uma enorme quantidade de sistemas regulatórios finamente controlados, atualmente estudados dentro da moderna disciplina da biologia evolutiva do desenvolvimento ou EvoDevo (Adendo 3).

Origem do sexo (reprodução sexuada)

Diferentes grupos de seres vivos realizam reprodução sexuada, incluindo grande parte dos eucariotos, principalmente metazoários e plantas (metáfitas). De um modo geral, sexo pode ser interpretado como a troca de material genético entre indivíduos diferentes, proporcionando a geração de descendência. Darwin, no século XIX, não encontrou uma explicação convincente para o surgimento e manutenção do sexo na natureza, intrigado com a possível importância deste processo no mecanismo de seleção natural. No entanto, após vários estudos, entendemos muito mais acerca do processo sexual e suas vantagens adaptativas relacionadas.

O que dificultava a compreensão do papel do sexo na evolução se deve ao fato de que é um processo dispendioso do ponto de vista energético: além da necessidade de manutenção de um modo adicional de divisão celular (meiose), órgãos apropriados para geração dos gametas, existem grandes gastos associados à busca e conquista de um parceiro. Outra possível desvantagem adaptativa mencionada (neste caso, genética) é o fato de apenas metade do material genético de um indivíduo estar presente em sua prole, aliado a uma provável quebra de uma combinação favorável de genes. Além destes aspectos teóricos, existem organismos capazes de se reproduzir sexuada e assexuadamente, e outros descendentes de espécies sexuadas, que são atualmente partenogenéticos e muito bem sucedidos na natureza.

Atualmente, várias hipóteses alternativas tentam explicar a importância evolutiva do sexo, mas todas elas estão relacionadas à maior variabilidade genética advinda de mecanismos

recombinatórios (segregação cromossômica e crossing over) embutidos no sexo. Como a seleção natural depende de variabilidade genética pré-existente, o sexo proporciona um aumento da variação e, conseqüentemente, do potencial evolutivo das espécies.

Uma das hipóteses trata da velocidade de adaptação, propondo que organismos sexuais adaptam-se mais rapidamente (em menos gerações) que organismos assexuais. Por exemplo, se em algum momento aparece por mutação um novo alelo que proporcione vantagem adaptativa, este alelo poderá ser passado apenas aos descendentes de sua linhagem direta. Portanto, se alguns organismos assexuais ancestrais possuem alelos adaptativos em genes diferentes, os benefícios destes múltiplos genes nunca poderão ser combinados em um indivíduo descendente. Por outro lado, os caracteres vantajosos que aparecem em organismos que realizam reprodução sexuada poderão ser herdados por vários indivíduos descendentes em vários arranjos recombinados de múltiplos genes, cujas variantes se originaram independentemente por mutação em famílias e linhagens ancestrais diferentes.

Uma segunda hipótese leva em conta os alelos levemente deletérios que não podem ser efetivamente eliminados por seleção natural, já que genes com alelos vantajosos e deletérios são herdados sem recombinação, isto é, ligados. Assim, em uma população de espécie assexuada poderá ocorrer o acúmulo de alelos deletérios, diminuindo o valor adaptativo individual e populacional. Já nas populações de espécies sexuadas, a eliminação de alelos defeituosos é mais eficiente (seleção negativa) porque o processo recombinação expõe várias combinações alélicas e quebra a ligação entre os genes, portanto não há uma perda concomitante significativa de alelos vantajosos, com a eliminação de deletérios.

Uma terceira hipótese considera a importância do sexo na defesa contra parasitas. Um modelo de coevolução parasita-hospedeiro (ver Aula 10) considera que são favorecidos adaptativamente os parasitas que infectam as linhagens mais comuns de hospedeiro. Nas espécies de hospedeiros (animais e plantas) em que ocorre tanto reprodução assexuada quanto sexuada, seus parasitas podem selecionar positivamente seu modo de reprodução sexuada, pois há uma diminuição do risco de infecção na descendência dos hospedeiros. Nesse cenário, a reprodução sexuada evitaria que um hospedeiro fosse extinto por seus parasitas, uma vez que o rearranjo promovido pelo sexo tornaria mais lento o processo de adaptação dos parasitas, já que há uma maior variedade de formas de resistência nos organismos sexuais. Portanto, neste caso a reprodução sexual seria mantida como uma forma de garantir a “corrida armamentista” dos hospedeiros contra os parasitas, seguindo o modelo evolutivo conhecido como “Rainha de Copas” (ver Aula 10).

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Várias outras transições evolutivas podem ser reconhecidas na história evolutiva da Terra. Faça um estudo sobre as evidências para a existência da ancestralidade comum com os peixes e as formas de transição na evolução dos primeiros tetrápodes.
2. Por que o sexo pode ter um significado adaptativo importante?

Adendo 3 – A biologia evolutiva do desenvolvimento (EvoDevo)

Esta nova disciplina estuda o desenvolvimento de diferentes organismos através da comparação dos processos ontogenéticos (ligados ao desenvolvimento) e do compartilhamento de genes herdados dos ancestrais comuns (homólogos) destes organismos. O início desta área da biologia evolutiva começou com a descoberta nos anos 1960 de genes que controlavam padrões de desenvolvimento em animais. Com o sequenciamento de genes de várias espécies animais nos anos 1980, foram descobertos vários genes e padrões homólogos de desenvolvimento.

Alguns genes controladores do desenvolvimento animal foram detalhadamente mapeados em vários genomas. O controle da formação de muitos órgãos, tecidos e da estrutura corporal em metazoários é dado, principalmente, por um conjunto de genes homeóticos (Hox, figura 9.1). Sua função decorre da expressão de cada gene em diferentes tempos de diferenciação do embrião, larva ou feto, e da interação destes ao longo do desenvolvimento. Em alguns táxons, há várias cópias destes genes que foram gerados por eventos de duplicação gênica e genômica (ver Aula 12), cuja divergência molecular resultou em diferentes funções no desenvolvimento. Como pode ser visto na figura 9.1, há um número maior de genes Hox nas espécies com planos corporais mais complexos, com mais estruturas e órgãos funcionais diferenciados.

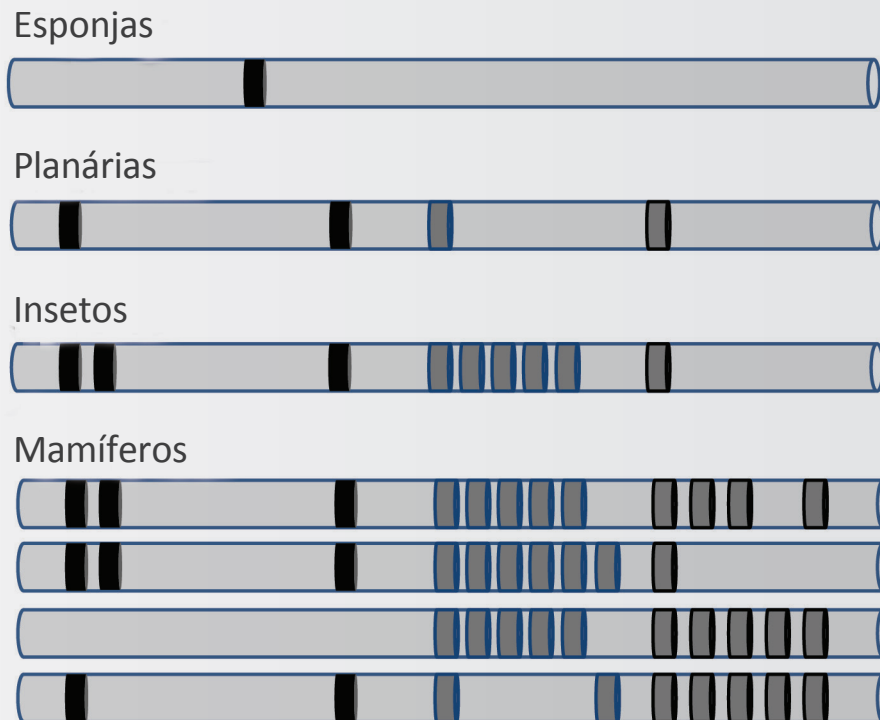


Figura 9.1 Esquema da organização de genes Hox (Homeobox) em diferentes táxons. Observe que enquanto esponjas, planárias e insetos possuem regiões com uma ou mais cópias de genes Hox, os mamíferos apresentam quatro cópias de toda a região onde estavam genes que já se encontravam em múltiplas cópias.



Aula 10

COEVOLUÇÃO E DINÂMICA DAS INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS

OBJETIVO PRINCIPAL

- Entender o papel das interações evolutivas entre espécies na dinâmica da aquisição de adaptações recíprocas ou não.

Evolução das relações interespecíficas

Na natureza os seres vivos são encontrados em comunidades biológicas, como elementos de uma intrincada rede de interações. Dentre as inúmeras relações interespecíficas estabelecidas por um organismo, algumas são mais decisivas, uma vez que influenciam, diretamente, na sobrevivência do mesmo. A ecologia se encarrega de classificar essas inter-relações de acordo com suas consequências para as espécies envolvidas. Algumas das interações de longo tempo podem influenciar reciprocamente as espécies envolvidas, por causa das mútuas pressões seletivas bióticas. Nesse caso, uma parte é capaz de influenciar a evolução da outra e vice-versa. O processo evolutivo em que aparecem adaptações recíprocas (coadaptações) resultantes da pressão seletiva de uma espécie sobre a outra é denominado coevolução. No entanto, em algumas interações podem aparecer adaptações em uma espécie que não tem a resposta coadaptativa da espécie interagente, sendo chamada neste caso de evolução sequencial. Como é muito difícil de distinguir estes dois casos, principalmente quando as interações envolvem mais de duas espécies, geralmente várias, enfatizaremos aqui os processos adaptativos resultantes das interações interespecíficas, em alguns casos sem conceituar se o resultado é recíproco ou não, pois estes fenômenos são igualmente importantes na evolução das interações biológicas.

Darwin, ao descrever o processo de coadaptação entre abelhas e flores, reconheceu este fenômeno que atualmente chamamos de coevolução: “eu posso entender como uma flor e uma abelha podem, lentamente, simultaneamente ou uma após a outra, se modificar ou se adaptar da maneira mais perfeita, uma à outra”. Após as publicações dos trabalhos de Darwin, diversos naturalistas voltaram sua atenção para os estudos das interações interespecíficas, catalogando-as e sugerindo interpretações com base na teoria evolutiva. Dentre estes, Henry Bates (alemão que viveu 11 anos no Brasil) e Fritz Müller (alemão que viveu 46 anos em Santa Catarina, Brasil) estudaram detalhadamente o mimetismo, estabelecendo vários fundamentos dos processos coevolutivos. No final do século XIX, os trabalhos de von Ihering inauguraram os estudos sobre coevolução parasita-hospedeiro, considerado atualmente o tipo de associação coevolutiva mais comum, já que aparentemente, cada espécie sexuada tem no mínimo um parasita específico.

O termo coevolução pode englobar diferentes conceitos que descrevem processos de evolução direcionados por espécies que se relacionam entre si. Na coevolução específica, duas ou poucas espécies interagem e produzem pressões seletivas recíprocas. Na coevolução difusa (de guildas), grupos de espécies pertencentes à mesma guilda geram pressões seletivas (recíprocas) sobre grupos de espécies de outra(s) guilda(s). Na coevolução do tipo “escape e radiação”, novidades adaptativas (relacionadas à interação interespecífica em questão) de um grupo de espécies permitem a irradiação evolutiva, resultando a diversificação do grupo em várias espécies. Este último tipo pode algumas vezes resultar em evolução sequencial, se não houver uma resposta adaptativa recíproca das outras espécies interagentes ao táxon em diversificação.

Nas simbioses coevolutivas específicas de longo prazo, tal como nas interações mutualísticas entre hospedeiros e seus endossimbiontes, pode-se observar tanto a coadaptação (adaptações em ambas as linhagens advindas da seleção recíproca) quanto a codivergência, isto é, a separação simultânea de linhagens ou coespeciação na maioria dos casos (figura 10.1).

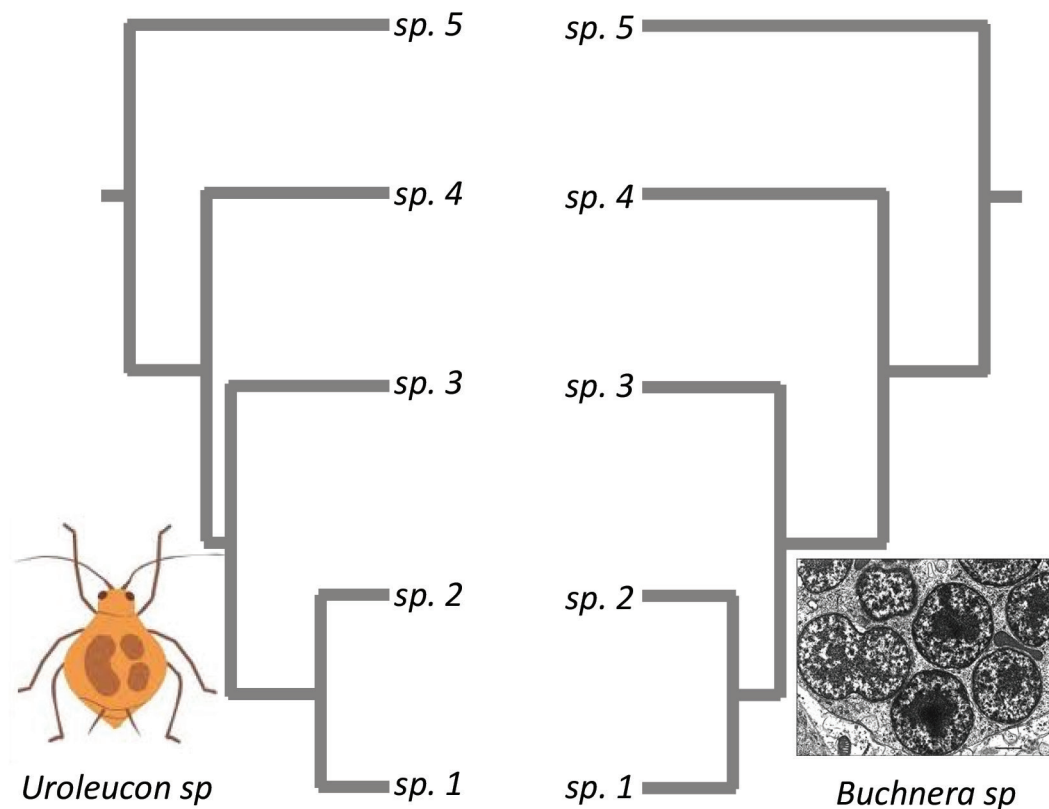


Figura 10.1 Coespeciação nas interações mutualistas: filogenia de espécies de pulgões (*Uroleucon* sp.) e suas bactérias endossimbiontes (*Buchnera* sp.).

Coevolução entre relações de benefício unilateral (presa-predador, parasita-hospedeiro)

Neste tipo de interação, apenas uma das espécies é beneficiada na exploração de um recurso biológico (presa ou hospedeiro) necessário para sua sobrevivência. Desta forma, adaptações que conferem uma exploração eficiente deste recurso são selecionadas no beneficiado, enquanto a seleção de características adaptativas permite o escape da presa ou do hospedeiro.

Predador-presa e herbívoro-planta

A coevolução nas interações predador-presa é observada pelo aparecimento de adaptações recíprocas de caráter antagônico (figura 10.2). Surgem características nos predadores que aumentam a eficiência do ataque e captura das presas, enquanto adaptações que conferem estratégias de defesa e fuga mais eficazes aparecem entre as presas. Sendo assim, há uma seleção contínua de adaptações para predação (maior velocidade, força, precisão, visão acurada, mudanças anatômicas etc.), enquanto predadores pouco eficientes, que não são capazes de capturar as presas mais adaptadas ao escape, são selecionados negativamente. Concomitantemente, presas são selecionadas quanto à sua capacidade de evitar a predação (visão lateral e de retaguarda, olfato apurado, defesas, capacidade de fuga, camuflagem etc.).



Figura 10.2 As interações predador-presa resultam muitas vezes em respostas coevolutivas convergentes, conferindo maior eficiência na predação (acima: puma e suindara) e no escape (abaixo: veado e tapiti).

Nas interações entre plantas e seus predadores (herbívoros), principalmente insetos, há também coadaptações recíprocas, favorecendo a defesa das plantas (características morfológicas protetoras, toxinas/alcaloides, atração de inimigos naturais dos herbívoros, estratégias mutualísticas – ver abaixo) e ataque dos herbívoros (resistência às toxinas, aparelhos mastigatórios e sugadores apropriados etc.).

Tipicamente, as relações entre predadores e presas ou herbívoros e plantas apresentam este padrão coadaptativo, com características aparecendo alternadamente entre as espécies interagentes. No entanto, a coevolução das interações antagônicas com uma espécie beneficiada pode ter diferentes contingências históricas de médio e longo prazo:

- Equilíbrio dinâmico: ocorre uma interminável coadaptação de sistemas de ataque (exploração) e defesa (escape), chamado de “corrida armamentista”;
- Equilíbrio estático: fenômeno raro em que as espécies adquirem adaptações recíprocas até certo momento e ali estabilizam. Isto acontece porque em alguns táxons, alguns tipos de caracteres têm restrições ao acúmulo de modificações;
- Instabilidade: há vários ciclos contínuos nas mudanças adaptativas de ambas as espécies interagentes que são provisoriamente ou definitivamente rompidos, podendo ocasionar a dissolução da interação (mudança de presa ou planta) ou levar à extinção de uma ou ambas as espécies.

No equilíbrio dinâmico aparecem respostas adaptativas alternadas entre as espécies interagentes nas relações presa-predador e planta-herbívoro. Desta forma, há uma “corrida armamentista” evolutiva que resulta em uma manutenção constante do equilíbrio entre as habilidades de exploração do recurso (predação ou herbivoria) e de escape da presa ou da planta. Este modelo evolutivo tem sido chamado de “Rainha Vermelha” ou “Rainha de Copas” (Red Queen) em referência à personagem do livro “Alice através do espelho” de Lewis Carroll, exemplificada por sua citação: “É preciso correr tudo que você puder para ficar no mesmo lugar”. Este modelo de equilíbrio dinâmico também se aplica a outras interações bióticas, principalmente entre parasitas e seus hospedeiros (ver abaixo).

Entretanto, em algumas interações coevolutivas, uma das espécies pode perder a corrida adaptativa, isto é, pode haver um escape definitivo desta linhagem. Por exemplo, algumas famílias de plantas possuem alcaloides que impedem a herbivoria por vários táxons de insetos de vários grupos, que não respondem coadaptativamente, mas podem se extinguir ou trocar de plantas como recurso alimentar.

Alguns dos resultados mais interessantes das interações ecológicas entre predador-presa e herbívoro-planta é o aparecimento de adaptações convergentes na morfologia, no comportamento e em outras características diversas (químicas, sons etc). Algumas características confundem o predador ou a presa com o ambiente (camuflagem), facilitando ou dificultando a predação, enquanto outras características imitam órgãos, estruturas físicas diversas ou organismos inteiros (mimetismo). Entretanto, estas características geralmente aparecem em interações bióticas mais complexas, podendo envolver também relações mutualísticas e de competição entre espécies (ver abaixo).

Parasita-hospedeiro e a evolução da virulência

A íntima relação entre parasita e hospedeiro sugere que qualquer mudança em um deles que resulte em alterações na forma como eles interagem, ocasionará mudanças compensatórias no outro, caracterizando respostas adaptativas antagônicas. Uma propriedade emerge diretamente dessa interação: a virulência, que pode ser entendida como a capacidade de infecção do parasita, dado por inovações adaptativas do parasita ou redução do valor adaptativo (relacionado à resistência) do hospedeiro devido a outras causas (perda de diversidade, depressão endogâmica, exogâmica etc).

Parasitas podem acessar seu hospedeiro de dois modos principais: a transmissão horizontal (entre membros de uma população, envolvendo ou não um vetor) e a vertical (de

pais para filhos). Algumas destas interações entre parasitas e hospedeiros são recentes, geralmente envolvendo um parasita específico de uma hospedeira afim. Isto foi o caso do HIV na espécie humana, cuja estimativa de primeira infecção na espécie humana teria se dado em meados do século XX na África, a partir do vírus SIV do chimpanzé. Neste caso, já observamos a evolução sequencial de várias cepas de HIV em diferentes populações humanas porque várias gerações virais foram positivamente selecionadas, que aumentaram muito sua virulência nas últimas décadas. No entanto, a resposta coevolutiva do hospedeiro (humano) ainda não pode ser observada, visto que a pressão seletiva não é tão grande e se passaram apenas duas ou três gerações para a nossa espécie, desde a primeira infecção pelo HIV. Mas já se conhecem variantes alélicas que conferem imunidade ao vírus, encontrados em algumas populações humanas em contato com o HIV.

Nas relações entre parasitas e hospedeiros de longo prazo podemos observar adaptações recíprocas alternadas, muitas delas mantidas pelo mecanismo de equilíbrio dinâmico da Rainha de Copas como descrito acima. No entanto, não parece haver uma tendência geral na atenuação da virulência dos parasitas, como sugerido por cientistas inicialmente. A redução ou o aumento da virulência dependerá de diferentes fatores, mas alguns efeitos coerentes foram observados nos estudos de várias interações entre parasitas e seus hospedeiros:

- Seleção entre populações diferentes de parasitas pode geralmente levar à redução da virulência, ao passo que a seleção intrapopulacional pode levar ao seu aumento;
- Uma rápida resposta imune do hospedeiro pode agir como pressão seletiva que induz o aumento da virulência do parasita;
- Se a transmissão da infecção parasitária ocorre verticalmente, espera-se redução da virulência.

Coevolução entre relações de benefício mútuo (mutualismo)

Mutualismo é observado nas simbioses em que todas as espécies envolvidas são beneficiadas. Processos coevolutivos associados a esse tipo de inter-relação foram responsáveis por algumas adaptações muito curiosas, por exemplo, a orquídea de Darwin, *Angraecum sesquipedale*, possui um tubo muito longo derivado da corola contendo néctar no fundo. Ela é polinizada unicamente por uma mariposa esfingídea que possui uma espirotromba igualmente longa. O nome científico desta mariposa é *Xanthopan morganii praedicta* (uma subespécie) porque Charles Darwin previu que ela deveria existir, mas só foi descoberta décadas depois de sua morte.

Alguns pesquisadores definem mutualismo como exploração mútua, porque há exemplos de relações mutualísticas derivadas de interações de benefício unilateral. Um exemplo clássico é o da interação entre Yuccas (uma planta da família Agavaceae) e suas mariposas. Algumas mariposas polinizam deliberadamente as flores onde depositam seus ovos, cujas futuras sementes servirão de alimento para as larvas em desenvolvimento (benefício mútuo). Outras espécies de mariposas do mesmo gênero (*Tegeticula*) apresentam estágios intermediários dessa relação: apenas se alimentam das sementes da Yucca (somente a mariposa é beneficiada) ou polinizam eventualmente seu hospedeiro.

Durante o processo coevolutivo entre espécies mutualísticas interdependentes, a seleção, de modo geral, favorecerá mecanismos de proteção contra a superexploração em uma ou todas as espécies envolvidas. Assim, alguns fatores podem contribuir para a estabilidade

do mutualismo, tal como a aquisição de dependência irreversível de relações que envolvem endossimbiontes. Por exemplo, mitocôndrias e cloroplastos são exemplos inferidos de relações coevolutivas tão antigas, cujos procariotos endossimbiontes originais perderam sua independência reprodutiva e atualmente são considerados organelas eucarióticas com funções imprescindíveis para o funcionamento celular. No entanto, inúmeros outros exemplos de endossimbiontes demonstram claramente que há vários níveis de interdependência. Por exemplo, as bactérias do gênero *Buchnera* são endossimbiontes obrigatórios de células intestinais de afídeos (figura 10.3). Afídeos se alimentam de seiva vegetal muito pobre em nutrientes que é metabolizada pelo procarioto mutualista, fornecendo nutrientes essenciais para seus hospedeiros. Outras bactérias do gênero *Wolbachia* são benéficas (mutualistas) nas associações com várias espécies de nematódeos, mas são parasitas na maior parte das simbioses com artrópodes, quando podem distorcer a razão sexual e até mesmo induzir partenogênese, o que maximiza a transmissão materna que traz vantagens ao parasita.

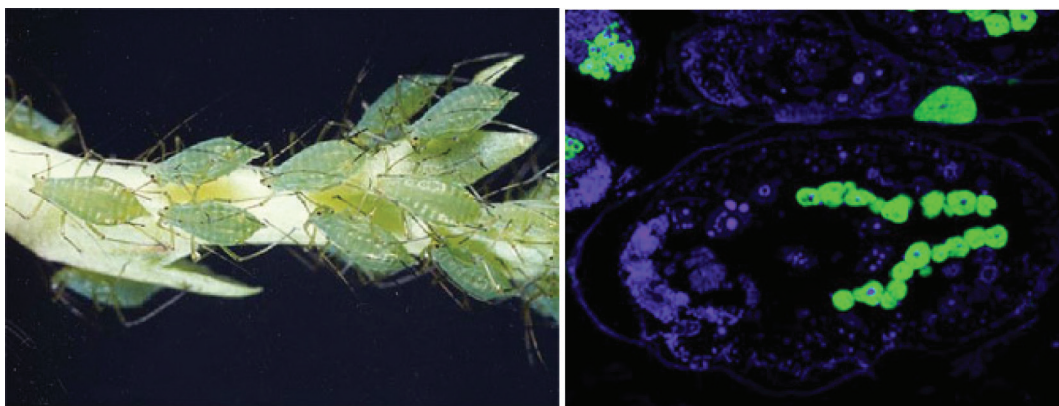


Figura 10.3 A coevolução mutualística entre afídeos (esquerda) e seus endossimbiontes bacterianos intracelulares do gênero *Buchnera* (células verdes, à direita) revelam uma interação interdependente indissociável. O minúsculo genoma da *Buchnera aphidicola* revelou a perda de vários genes que são essenciais em outras bactérias de vida livre, mas o endossimbionte produz em grande quantidade o triptofano e outros aminoácidos essenciais ao afídeo.

Coevolução entre relações de antagonismo mútuo (competição)

Na competição, nenhuma das partes envolvidas é diretamente beneficiada, ocorrendo nas formas intra e interespecífica. Sempre há competição se existe sobreposição de utilização de recursos por organismos ocupando o mesmo local ao mesmo tempo.

Darwin utilizou a competição como um dos principais pré-requisitos para a ocorrência de seleção natural, demonstrando que pode haver divergência quando indivíduos ou espécies competem por recursos limitados. No entanto, a coevolução entre táxons competidores somente é observada quando há divergência adaptativa que permite o uso diferenciado dos recursos (alimento, polinizador etc) pelas espécies. Esta divergência adaptativa se manifesta como o fenômeno bem conhecido do deslocamento de caráter.

Deslocamento de caráter

Esta é a principal resposta coevolutiva presente nas interações de competição entre espécies. Como há uma vantagem seletiva no uso diferenciado de recursos disponíveis, espécies em competição por recursos escassos nas áreas de simpatria tendem a diferenciar-se em caracteres que permitam a ocupação de nichos diferenciados. Este é o caso de duas espécies de tentilhões de Galápagos (figura 10.4) comedores de sementes que possuem bicos de dimensões parecidas nas ilhas em que ocorrem isoladamente, mas apresentam o deslocamento neste caráter quando ocorrem em simpatria e competem pelas sementes disponíveis.

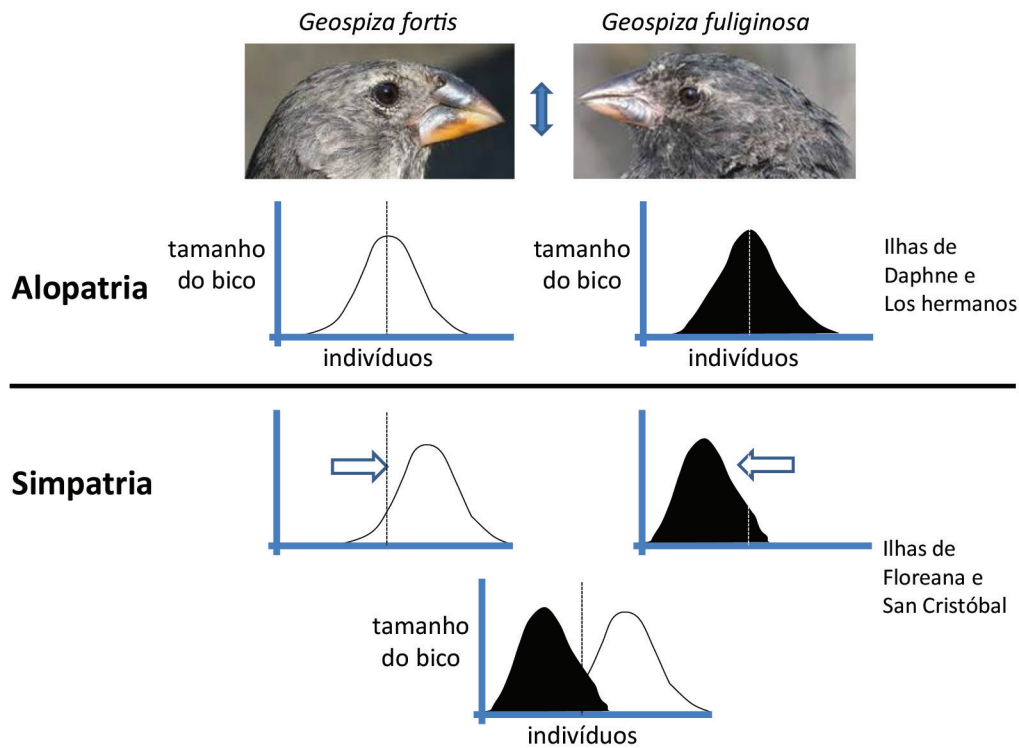


Figura 10.4 O deslocamento de caráter pode acontecer entre espécies que competem pelo mesmo tipo de recurso alimentar, tais como estes dois tentilhões de Galápagos. Nas ilhas em que vivem isolados (alopatria) não há competição e têm a mesma variação de bico. Nas ilhas onde vivem em simpatria, há deslocamento do tamanho dos bicos em resposta à competição e exploração de nichos ligeiramente diferentes (sementes distintas).

Há inúmeros estudos que demonstram o deslocamento de caráter entre espécies, as quais se diferenciam por seleção disruptiva, como no caso dos tentilhões. Em alguns casos, existe uma terceira espécie envolvida, por exemplo, na competição entre espécies de plantas pelo seu polinizador: insetos, aves ou morcegos. Por exemplo, duas espécies de orquídeas que ocorrem em simpatria podem florescer em tempos diferentes para maximizar o uso de um mesmo polinizador.

Camuflagem e mimetismo

Muitas interações envolvem inúmeras espécies que formam uma rede simbiótica incluindo mutualistas, parasitas/predadores e competidores. Alguns fenômenos inusitados emergem destas múltiplas interações, que ao mesmo tempo aumentam a complexidade dos processos coevolutivos, mas demonstram o aparecimento de adaptações únicas e reveladoras da intimidade das simbioses. Dentre estes fenômenos, destacamos aqui as adaptações que conferem camuflagem e mimetismo.

Em muitas simbioses, uma presa impalatável ou tóxica apresenta uma forma ou coloração aposemática (de advertência), que os predadores “aprendem a evitar”. Nas interações em que aparece o mimetismo, outras presas “imitam” este padrão de forma e coloração, ganhando também proteção contra estes predadores. Os exemplos mais claros de mimetismo envolvem lepidópteros e seus predadores, normalmente aves. No mimetismo Mülleriano (referente a Fritz Müller), duas espécies de borboletas (ou outros animais) igualmente impalatáveis (ou tóxicas) são semelhantes o bastante para que os predadores possam identificá-las como um único táxon, e ao aprender a evitar um, não predará o outro. Assim, há mutualismo entre as duas espécies de borboleta que são alvos potenciais dos mesmos predadores. No mimetismo Batesiano (referente a Henry Bates), duas espécies de borboletas também se parecem, mas somente uma delas é impalatável. Desta forma, apenas a espécie palatável de borboleta é beneficiada, pois os predadores podem evitá-la por se parecer com a impalatável, mas não vice-versa. Em ambos os casos de mimetismo, a coevolução pode ser observada pela contínua mudança no padrão de coloração das borboletas miméticas, que pode ocorrer em um equilíbrio dinâmico como no modelo evolutivo da Rainha de Copas.

Outros exemplos de mimetismo envolvem partes ou outras estruturas de um organismo. Por exemplo, algumas plantas apresentam folhas com estruturas que mimetizam, por exemplo, ovos de insetos. Ovos miméticos diminuem a herbivoria por larvas de lepidópteros porque algumas espécies de borboleta (Ex: *Heliconius* sp.) evitam a oviposição em plantas (Ex: maracujás e afins) que já têm ovos. Neste caso, há apenas duas espécies envolvidas, diferente dos exemplos anteriores de mimetismo. Em outros casos, conhecidos genericamente como automimetismo, algumas estruturas são modificadas na forma, cheiro ou coloração, permitindo confundir com outra espécie, podendo evitar predadores ou atrair presas ou polinizadores, por exemplo. Exemplos clássicos são os olhos de coruja nas asas de borboleta que espantam alguns predadores, as flores das orquídeas do gênero *Orchis* que atraem pela forma e perfume os zangões polinizadores, e as adaptações que permitem a predação mais eficiente numa serpente africana com cauda parecida à cabeça e vice-versa, e nos peixes ou quelônios com estruturas em formas de iscas que atraem suas presas.

O fenômeno da camuflagem é muitas vezes confundido com o mimetismo, mas neste caso são apenas as adaptações que tornam os indivíduos semelhantes ao seu entorno biótico (plantas, líquens, corais etc) ou abiótico (solo, pedras, areia etc). A maior parte das adaptações que confere camuflagem aparece em simbioses entre predadores e presas. A camuflagem pode permitir o predador passar despercebido no momento do ataque e a presa se confundir no ambiente. Portanto, enquanto no mimetismo o organismo mimético é visto e identificado como se fosse outro organismo, a camuflagem é uma estratégia críptica. Um exemplo dramático de inúmeras espécies com diferentes camuflagens extravagantes ocorre entre esperanças (insetos da família Tettigoniidae) da Amazônia (figura 10.5).

Esperança que imita
folha morta



Imitador de folhas
que direcionam água
da chuva para o chão

Variante rosa de
espécie verde



Imitador de folha
com doença

Com camuflagem de
líquen



Imitador de folha
seca, parcialmente
comida

Imitador de folha
verde com fezes de
passarinho!



Imitador de folha
seca bem mastigada

Figura 10.5 Camuflagem em várias espécies de esperanças (Tettigoniidae) da Amazônia.

O “mosaico geográfico” dos ecossistemas

Nas simbioses, as espécies que interagem não possuem, necessariamente, sobreposição completa de distribuição geográfica de suas populações. Mesmo em áreas de sobreposição de populações de espécies normalmente interagentes, a interação pode não estar ocorrendo (relações com condições abióticas, presença de outras espécies, características das populações em tais áreas, etc.). Esta heterogeneidade de áreas em que há diferentes tipos de interações e condições bióticas e abióticas foi chamada por John Thompson de mosaico geográfico.

Na elaboração do modelo coevolutivo do “mosaico geográfico”, Thompson notou que há grande heterogeneidade espacial afetando as populações e espécies que estão interagindo. Neste modelo, condições específicas do ambiente determinam quantos genótipos/fenótipos de uma espécie influenciam o sucesso adaptativo de outra espécie. Desta forma, podem ser identificados pontos quentes (hotspots) evolutivos, isto é, comunidades de espécies nas quais existe seleção recíproca nas interações interespecíficas, enquanto em outras comunidades esta seleção recíproca é menor ou inexistente. A dinâmica coevolutiva do mosaico geográfico depende da estrutura de metapopulações em que fluxo gênico, mutação, deriva, seleção e extinções populacionais determinam as distribuições espaciais e temporais dos caracteres e alelos potencialmente coadaptados. Portanto, de acordo com este modelo, uma espécie pode coevoluir com diferentes espécies ao longo do tempo e em cada localidade. De maneira geral, este modelo explicita a importância da intricada complexidade dos ecossistemas que possui grande heterogeneidade geográfica e temporal, influenciando todas as interações simbióticas.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Como as interações coevolutivas podem resultar em diversificação de espécies?
2. Pense nos ambientes mais ricos em espécies atualmente em nosso planeta, as florestas úmidas como a Amazônia. Será que a coevolução pode ser uma das explicações para esta alta diversidade?



Aula 11

EVOLUÇÃO MOLECULAR I – RECONSTRUÇÕES FILOGENÉTICAS

OBJETIVO PRINCIPAL

- Neste capítulo abordaremos alguns fundamentos essenciais da biologia evolutiva: a sistemática (e a taxonomia) e o processo de reconstrução filogenética. Serão apresentados os principais métodos que permitem inferir a árvore da vida, a relação de ancestralidade comum entre espécies e outros processos de diversificação populacional.

Sistemática

Nas ciências biológicas, a sistemática se ocupa em identificar e organizar as espécies em grupos segundo regras e padrões de referência estabelecidos. Esse sistema de classificação de espécies é uma tarefa árdua, mas de extrema importância para as ciências biológicas. Portanto, a sistemática estuda os relacionamentos evolutivos entre grupos de organismos e a classificação hierárquica destes em diferentes táxons.

A taxonomia é a parte da sistemática referente à nomenclatura e identificação dos organismos. As bases da taxonomia foram elaboradas pelo botânico sueco Carolus Linnaeus no final do século XVIII. Esse sistema de nomenclatura de espécies, usado ainda hoje, apresenta duas características principais:

- Cada espécie é designada por um nome duplo (binômio) escrito em latim ou latinizado, no qual o primeiro é o nome genérico e o segundo o epíteto específico (ex. *Homo sapiens*, *Escherichia coli*).
- As espécies são organizadas em grupos mais abrangentes.

O sistema lineano de classificação das espécies segue uma hierarquia de categorias que formalizam o agrupamento de organismos, que, atualmente, deve ser feito a partir do padrão de ancestralidade comum inferido entre os táxons. A primeira etapa do agrupamento é a nomenclatura (binomial) da espécie. Se diferentes espécies compartilham um ancestral comum imediato, elas são então, geralmente, classificadas no mesmo gênero. As demais categorias taxonômicas superiores são mais amplas, organizadas a partir do agrupamento de táxons de acordo com ancestrais comuns cada vez mais antigos. Assim, respeitando-se essas regras: gêneros são agrupados em famílias, as quais constituem ordens, que reunidas formam classes, as quais estão contidas nos filos, encerrados em reinos (figura 11.1), que por sua vez enquadram-se em um dos três domínios que vimos na Aula 8. Obviamente, diferentes classificações alternativas podem ser propostas já que a atribuição de espécies a distintas categorias taxonômicas depende de alguns conceitos arbitrários, mas espera-se que todas as alternativas respeitem as relações de ancestralidade comum que estejam bem estabelecidas, pois caso contrário, devem ser submetidas a uma revisão.

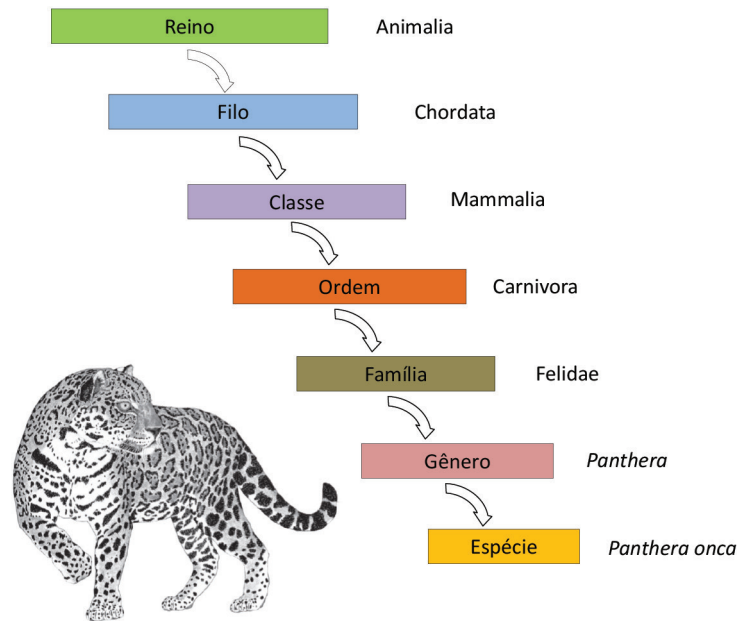


Figura 11.1 Esquema exemplificando a classificação das espécies em grupos hierárquicos taxonômicos. Outros níveis (Subgênero, Superfamília, Subordem, Domínio etc) são também utilizados em diferentes classificações.

Representação das relações de ancestralidade comum

Para realizar a classificação das espécies nos agrupamentos taxonômicos, é necessário inicialmente conhecer o padrão de cladogênese das espécies e de seus ancestrais, ou seja, as relações de ancestralidade comum. Estas relações são conhecidas a partir de análises filogenéticas de dados fenotípicos e genotípicos. Darwin, em suas primeiras ideias sobre especiação entre os tentilhões de Galápagos, traçou um esboço daquela que seria uma das primeiras árvores filogenéticas (figura 11.2). Esta representação é bastante coerente com as ideias de ancestralidade comum e descendência com modificação, que em última análise resultam nos processos de especiação a partir de uma única espécie ancestral.

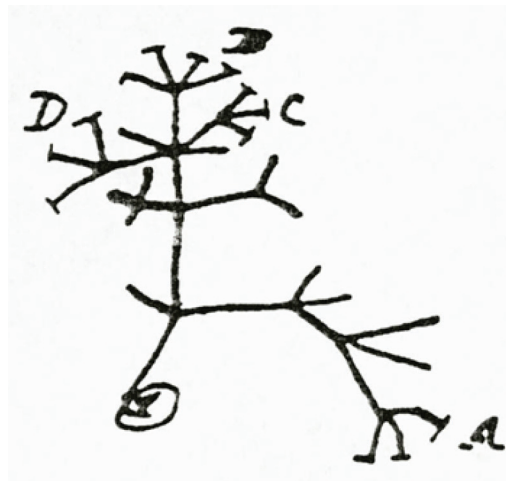


Figura 11.2 Primeira árvore filogenética esboçada por Charles Darwin em 1837 que tentava reconstruir o padrão de ancestralidade comum entre os tentilhões de Galápagos.

A identificação da relação de ancestralidade comum ou filogenética entre as espécies depende do uso de diferentes metodologias para reconstruir árvores filogenéticas que permitam a inferência desta história evolutiva. Numa árvore filogenética, espera-se que o padrão de ramificação represente os eventos de especiação que originaram as linhagens ancestrais e os táxons sendo analisados. Portanto, na topologia obtida de uma árvore, os nós representariam os ancestrais comuns deduzidos para os táxons analisados, os quais, quanto mais próximos da base, estariam representando ancestrais e processos de especiação ainda mais antigos (figura 11.3). Alguns tipos de reconstruções filogenéticas permitem inferir o tempo de divergência entre os táxons ou unidades taxonômicas operacionais (OTUs), ou seja, é utilizado um tipo de relógio molecular considerando as diferenças observadas entre DNA ou proteínas destes táxons e possibilita estimar o tempo decorrido desde a separação de duas OTUs ou linhagens a partir do ancestral comum (figura 11.3). Uma árvore filogenética deve ser normalmente representada com uma raiz, que dá a polaridade evolutiva, isto é, o contexto sequencial do padrão de especiação representado pelos nós na figura 11.3. Para adicionar uma raiz à árvore pode ser utilizado um critério estatístico (não muito comum) ou um grupo externo, tal como a OTU 6 na figura 11.3 (ver detalhes sobre grupo externo em seguida).

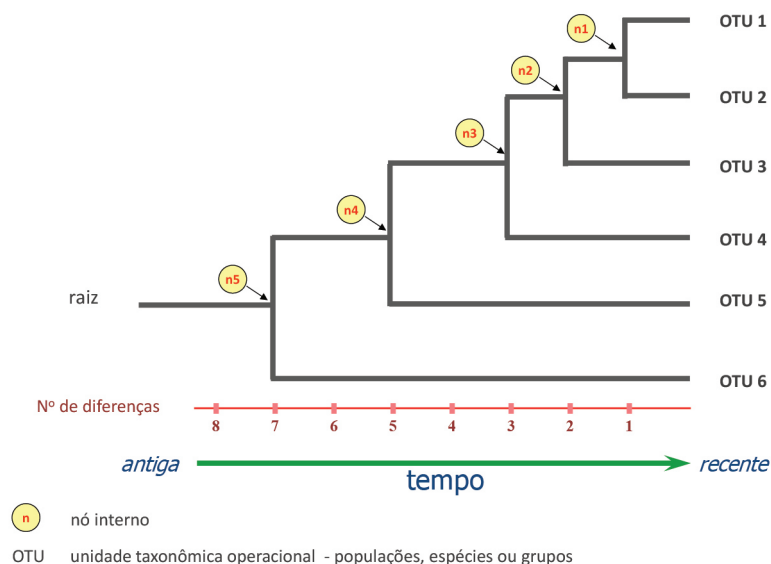


Figura 11.3 Representação esquemática de uma árvore filogenética

Conceitos e termos filogenéticos

As metodologias de reconstrução de árvores filogenéticas trazem consigo um vocabulário específico, cujo conhecimento é necessário para interpretações adequadas. Alguns dos termos mais usados serão apresentados a seguir:

Plesiomorfia: caráter com estado primitivo, ancestral.

Apomorfia: caráter com estado derivado, avançado.

Analogia: caráter compartilhado que ocorre de forma independente em distintas linhagens (devido a diferentes eventos de mutação). Algumas analogias aparecem por evolução convergente ou paralela e outras por reversão ao estado ancestral. Ao caráter análogo e recorrente também damos o nome de homoplasia (figura 11.4).

Homologia: caráter compartilhado entre duas ou mais espécies, que foi herdado do ancestral comum destas espécies (figura 11.4). Há dois tipos de homologias compartilhadas: i) a ancestral ou simplesiomorfia (estado primitivo, sem modificações), e ii) derivada ou sinapomórfica, cujo estado de caráter derivado foi modificado em um espécie ancestral e passado aos seus descendentes (figura 11.4).

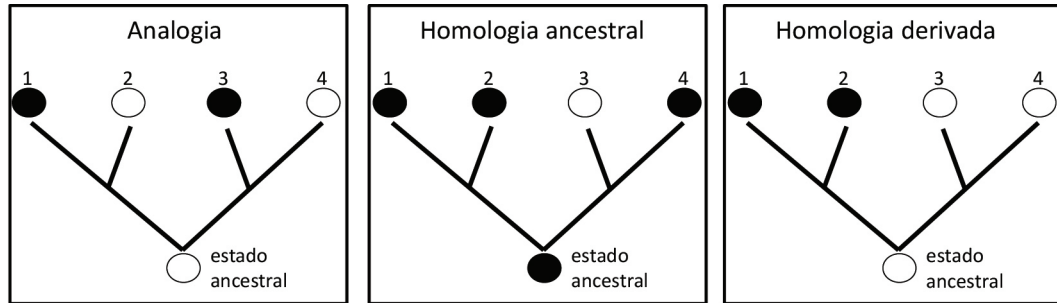


Figura 11.4 Árvores com analogias (homoplasias), homologias ancestrais (simplesiomorfias) e derivadas (sinapomorfias). O estado de caráter ancestral (plesiomórfico) está em branco e o estado de caráter derivado (apomórfico) está em preto. Nas três árvores, a espécie ancestral está na raiz, sendo que os quatro táxons são derivados dos eventos de especiação representados.

Grupo monofilético: é um agrupamento de táxons que inclui o ancestral comum e todos os seus descendentes. Estes agrupamentos monofiléticos são também conhecidos como clados (figura 11.5).

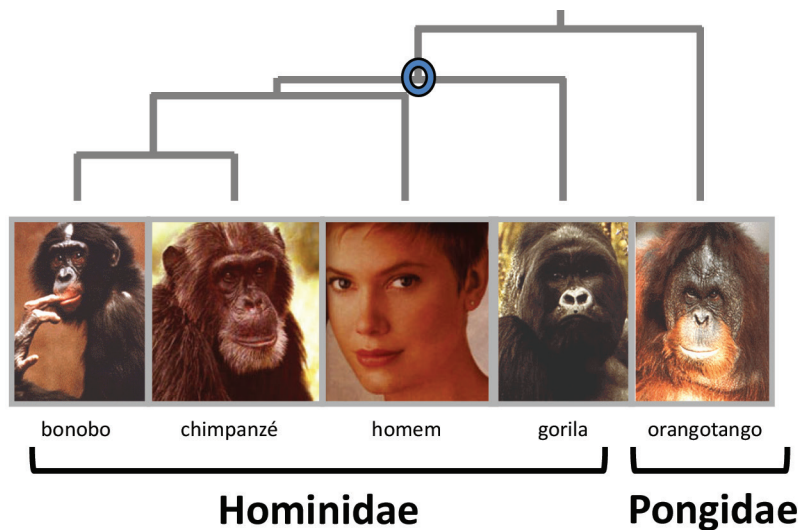


Figura 11.5 Exemplo de agrupamento monofilético na linhagem dos grandes símios. Até 1960, a classificação considerava um agrupamento parafilético que colocava o homem em sua própria família exclusiva (Hominidae), enquanto chimpanzés, gorila e orangotango eram incluídos na família Pongidae. Isto é equivocado, pois o ancestral comum de chimpanzés e gorilas é também ancestral dos humanos (círculo).

Grupos polifiléticos e parafiléticos: estes agrupamentos são equivocados de acordo com a sistemática filogenética e devem ser evitados, principalmente os polifiléticos que incluem linhagens sem qualquer relacionamento filogenético recente (ex: golfinhos e tubarões). Os grupos parafiléticos incluem o ancestral comum, mas nem todos os táxons descendentes (figura 11.5). Um exemplo clássico de grupo parafilético, é o agrupamento dos Répteis, pois o ancestral comum de crocodilos, lagartos, cobras e tartarugas é também ancestral de Aves, um táxon que não está incluído em Répteis.

Critérios utilizados para a reconstrução de árvores

Existem inúmeros métodos que permitem reconstruir uma árvore a partir de dados morfológicos e moleculares, mas a maioria se encaixa em dois critérios principais: i) métodos fenéticos que utilizam apenas a similaridade de caracteres e geram fenogramas e ii) métodos cladísticos que consideram o padrão de ancestralidade comum (filogenia) na reconstrução das árvores, portanto a cladística é coerente com a biologia evolutiva.

Fenética

A fenética agrupa os organismos com base na similaridade entre caracteres fenotípicos ou moleculares (fenotípicos ou genotípicos) sem levar em consideração as relações de ancestralidade comum (filogenia) ou o estado ancestral (primitivo) ou derivado (avançado) de um caráter. Em outras palavras, a fenética agrupará espécies que se pareçam mais entre si nos dados comparados, o que não garante a recuperação de uma árvore que represente realmente a história evolutiva destes táxons. Esta é a metodologia utilizada desde a época de Linnaeus, que foi reformulada em meados do século XX com uma metodologia estatística refinada chamada de taxonomia numérica.

Na taxonomia numérica, os caracteres são analisados quantitativamente e definidos objetivamente para cada espécie a fim de evitar julgamentos subjetivos. Depois de qualificados e quantificados, os dados são processados e normalizados em uma escala comum, para que sejam realizadas as medidas de similaridade ou dissimilaridade par a par (entre cada uma das espécies envolvidas) que são organizadas em uma matriz. Então é escolhido um método para a construção do fenograma a partir desta matriz, isto é, um diagrama que representa o padrão de similaridade entre organismos (figura 11.6).

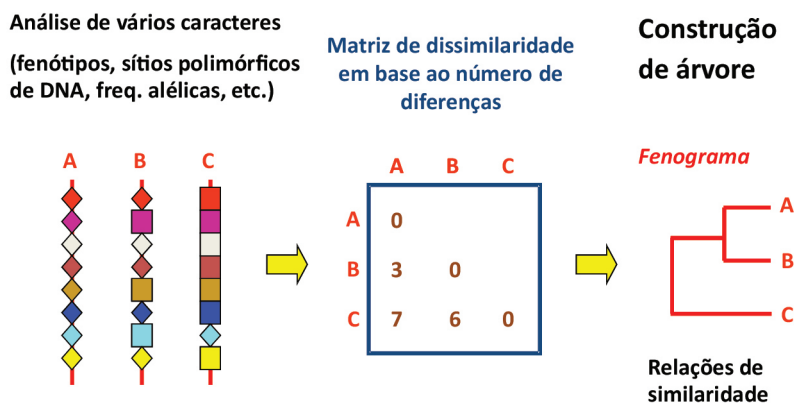


Figura 11.6 Esquema descrevendo o processo de reconstrução fenética de uma árvore do tipo fenograma a partir de uma matriz de diferenças. No diagrama da esquerda, as espécies A, B e C estão representadas por oito caracteres com estados diferentes (losangos ou quadrados) em cada espécie.

Apesar de priorizar a objetividade e o uso de análises estatísticas refinadas, a taxonomia numérica não trabalha com a hipótese de ancestralidade comum, portanto não está coerente com a sistemática filogenética. Entretanto, em alguns casos é a única alternativa viável para tentar reconstruir uma árvore (Ex: se há apenas dados de frequência de caracteres ou matrizes de diferenças), mesmo que esta represente apenas a similaridade entre os táxons analisados, que não é necessariamente coincidente com a história evolutiva (figura 11.7).

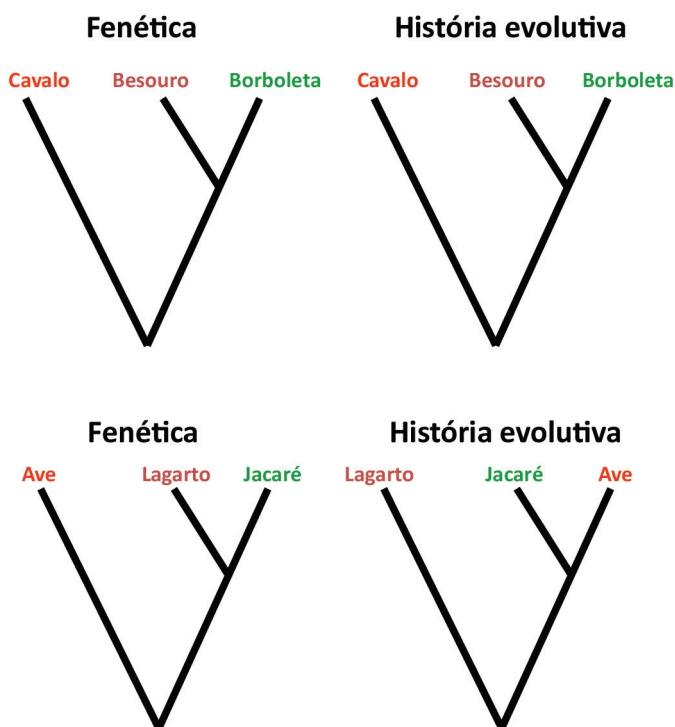


Figura 11.7 Quadro comparativo entre árvores reconstruídas com métodos fenéticos e as filogenias dos grupos comparados. Algumas vezes os fenogramas concordam com a história evolutiva (par de árvores acima), mas frequentemente há discordâncias (abaixo), pois evolução não é mera similaridade.

Cladística

A metodologia cladística baseia-se nas relações evolutivas entre os organismos e para isto tenta identificar a polaridade de origem das características, isto é, quais estados de caráter são mais antigos (plesiomórficos, ancestrais, primitivos) e quais são recentes (apomórficos, derivados, avançados), isto é, modificados a partir do estado ancestral. Essas relações são representadas por diagramas conhecidos como árvores filogenéticas, nas quais os relacionamentos evolutivos (a ancestralidade comum) dos organismos são inferidos.

Proposta na metade do século XX pelo entomólogo alemão Willi Hennig, a cladística é um método filogenético de classificação baseado no padrão de ancestralidade comum e descendência com modificação das espécies. Se na fenética, qualquer traço observável e mensurável pode ser utilizado como fonte de informação para a construção das árvores filogenéticas, na cladística, a escolha dos caracteres é mais criteriosa. Apenas os caracte-

res derivados (apomorfias) compartilhados (as sinapomorfias – figura 11.8) são considerados informativos para a reconstrução cladística. Portanto, analogias (homoplasias), homologias ancestrais (plesiomorfias) e autapomorfias (apomorfias não compartilhadas ou exclusivas) não são informativas de acordo com o critério cladístico. No entanto, é preciso determinar a natureza de cada caráter. Por exemplo, há duas maneiras mais comuns que permitem determinar se o estado de um dado caráter é apomórfico (derivado) ou plesiomórfico (ancestral): inferência direta, na qual o pesquisador recorre ao registro fóssil, ou por inferência indireta por meio de um grupo externo (outgroup). O grupo externo deve ser definido como um táxon que compartilha um ancestral mais antigo com o grupo de táxons de interesse (grupo focal), que têm um ancestral comum mais recente entre eles. Por exemplo, para construir uma árvore filogenética das espécies de beija-flor, podemos usar um tucano como grupo externo. O grupo externo permite colocar uma raiz em uma árvore, que inicialmente é estimada sem raiz, isto é, não tem polaridade evolutiva.

Os caracteres homólogos derivados compartilhados (sinapomorfias) são os dados informativos estabelecer a relação de ancestralidade comum dos organismos, gerando árvores filogenéticas ou cladogramas (figura 11.8). Estas relações de ancestralidade devem, teoricamente, corresponder aos diferentes agrupamentos taxonômicos (espécie, gênero, Ordem, etc.).

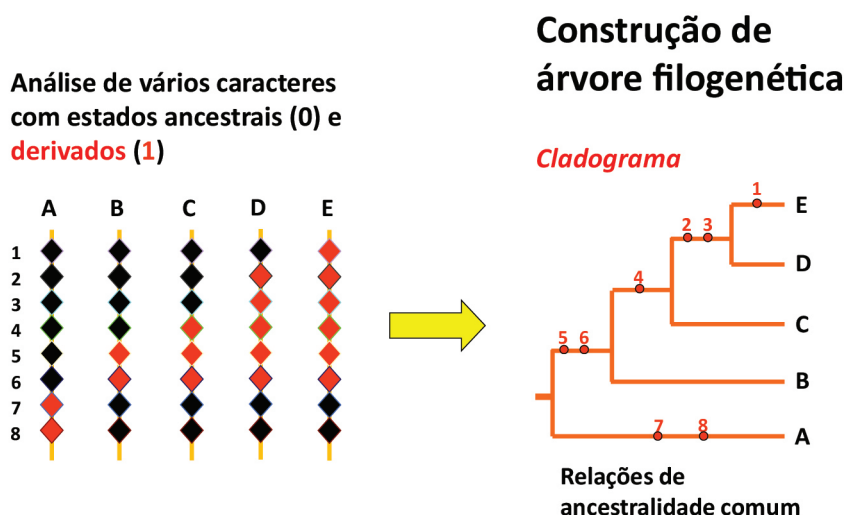


Figura 11.8 Cladograma construído com base em caracteres derivados compartilhados. No diagrama da esquerda, as espécies A, B, C, D e E estão representadas por oito caracteres com diferentes estados: losangos pretos (ancestrais) e vermelhos (derivados). No cladograma estão representadas nos ramos as sinapomorfias nos caracteres 2, 3, 4, 5 e 6, e as autapomorfias (apomorfias exclusivas) 1, 7 e 8 (que não são informativas, pois não agrupam linhagens).

Na sistemática filogenética, a hierarquia dos agrupamentos taxonômicos (figura 11.1) deve ser um reflexo dos grupos monofiléticos ou clados definidos nas árvores cladísticas. No entanto, na prática cladística, há algumas dificuldades na definição do estado de caráter (primitivo ou derivado), principalmente devido à presença de homoplasias (analogias

de caráter) que se revelou ser muito comum com dados morfológicos e moleculares. De qualquer forma, a cladística é o critério filogenético utilizado nos mais diferentes métodos de reconstrução de árvores para inferência da história evolutiva.

Métodos de inferência filogenética

Vários algoritmos são utilizados para a construção de árvores, alguns fenéticos são baseados em distâncias, enquanto métodos filogenéticos (que usam o critério cladístico) podem utilizar o princípio da parcimônia ou processos estatísticos (probabilísticos, verossimilhança, bayesianos etc). Muitos destes algoritmos tentam fazer a reconstrução filogenética através da incorporação de diferentes preceitos cladísticos na sua programação. Estes métodos têm de decidir entre várias topologias possíveis de árvores com um determinado número de táxons, qual aquele que represente a única história evolutiva que conecta estas unidades taxonômicas (OTUs). É uma tarefa complexa e demorada, já que o número de topologias possíveis é exponencialmente proporcional ao número de táxons investigados (figura 11.9).

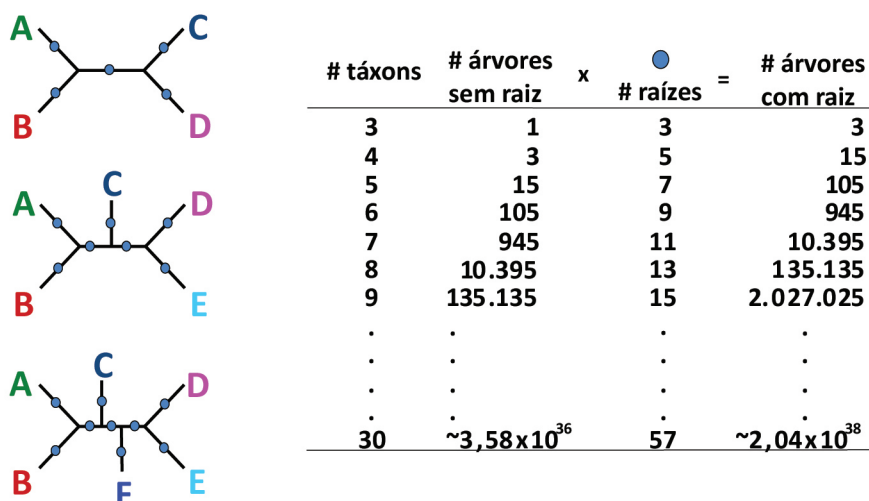


Figura 11.9 Nesta figura, estão representados os números (#) de árvores alternativas (sem e com raiz) que são teoricamente possíveis, dado o número de táxons sendo analisados. Na esquerda, estão representadas árvores sem raiz para 4, 5 e 6 táxons (de cima para baixo) com todos os possíveis locais em que pode de colocar uma raiz (círculos cheios).

Os métodos de reconstruções de árvores podem lidar com diferentes tipos de dados: morfológicos, bioquímicos, fisiológicos, moleculares, frequências alélicas, fenotípicas etc. No entanto, serão apresentados em seguida alguns métodos que utilizam dados de sequências nucleotídicas. Devido ao grande número de topologias de árvores que devem ser avaliadas (figura 11.9) e também às restrições do processamento computacional, se faz necessário utilizar em muitos casos, procedimentos matemáticos e heurísticos diversos (ver MCMC abaixo) para diminuir o tempo de execução dos programas na busca pela árvore “mais correta”.

Métodos baseados em distância

Estes métodos fenéticos utilizam matrizes de distâncias calculadas por diferentes fórmulas para a construção de uma única árvore. O método clássico da taxonomia numérica,

o UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) utiliza médias aritméticas destas distâncias para promover o agrupamento por similaridade dos táxons. Diferentemente do UPGMA, outro método, o agrupamento de vizinhos (Neighbor-Joining), considera algumas hipóteses evolutivas, assumindo que os táxons acumulam variação de forma independente após especiação. Portanto, a árvore NJ pode apresentar ramos de tamanhos diferentes, apesar de ser também construída a partir de uma matriz com as distâncias genéticas (figura 11.10). Por esta razão, Neighbor-Joining não é considerado um método estritamente fenético e ainda é utilizado em algumas análises porque o processamento computacional é muito rápido, é menos susceptível a dados com muitas homoplasias e pode trazer um suporte independente aos métodos cladísticos.

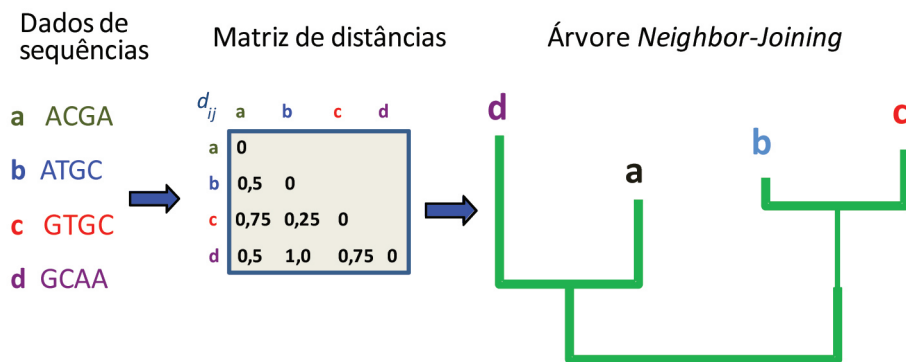


Figura 11.10 Esquema exemplificando a construção de uma árvore com o método Neighbor-Joining (NJ) baseado em distâncias, neste exemplo, porcentagem de diferenças nucleotídicas estão representadas na matriz.

Máxima Parcimônia (MP)

É um método de inferência filogenética que assume o princípio da parcimônia, isto é, a árvore mais provável é aquela que necessita do menor número de substituições ou eventos mutacionais. Foi o primeiro método proposto que utilizava critérios cladísticos na sua implantação, pois considera o aspecto histórico da herança e modificação do caráter a partir da ancestralidade comum. Neste processo de busca da árvore mais parcimoniosa, tenta-se avaliar todas as variáveis, reconhecendo aquelas informativas (sinapomorfias) e as homoplasias (analogias) que devem ser ignoradas.

Como no conjunto de variações analisadas não se conhece exatamente quais são análogas (homoplasias), primitivas (plesiomorfias) e derivadas (apomorfias), é necessário identificar a natureza de cada variante na análise por máxima parcimônia. Por exemplo, nas variações nucleotídicas os dados são ordenados como um alinhamento de sequências de DNA, entre os quais tentamos inferir estado alélico (A, C, G ou T) é ancestral em cada posição. Cada posição é considerada como um caráter homólogo, por exemplo, o nucleotídeo 26 do éxon 1 do gene da insulina de várias espécies. Na análise por parcimônia, em cada caráter (posição nucleotídica variável) deve ser calculado o número de substituições (mutações) que explica uma topologia de árvore alternativa. Este cálculo é repetido para todos os caracteres em todas as topologias possíveis (árvores) para o número de táxons comparados. A árvore alternativa que requer o menor número de substituições é escolhida como a árvore mais parcimoniosa (figura 11.11).

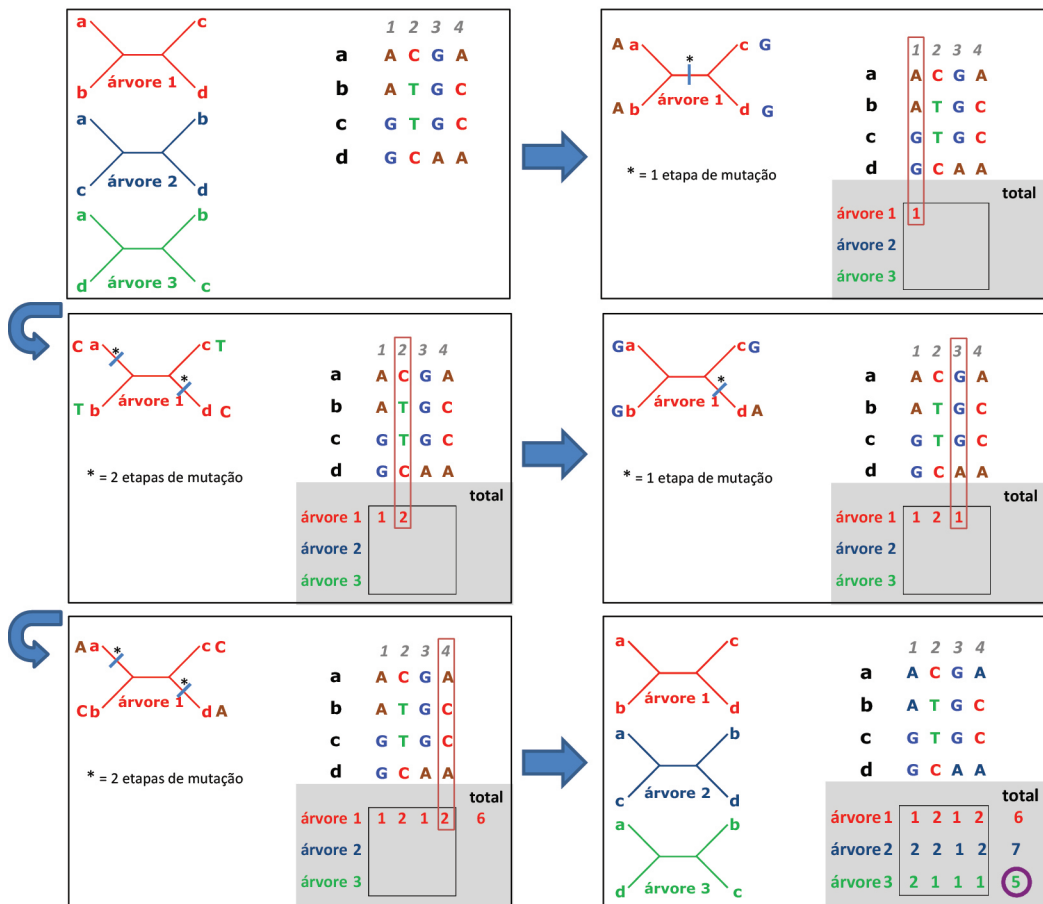


Figura 11.11 Exemplo de reconstrução filogenética com o método da Máxima Parcimônia (MP). A análise por MP deve decidir qual das topologias possíveis para quatro táxons (a, b, c e d) é a mais parcimoniosa, através a contagem dos eventos mutacionais em cada uma das três árvores alternativas sem raiz. Nesta análise, a árvore 3 se mostrou mais parcimoniosa (5 eventos mutacionais). Para colocar uma raiz nesta árvore, um dos táxons deve ser usado como grupo externo (figura 11.12).

Diferentemente dos métodos de distância, a MP permite o uso de toda informação evolutiva conhecida para a construção da árvore, isto é, não há um procedimento intermediário de construção de uma matriz de distância, os caracteres são usados diretamente na inferência da árvore filogenética (figura 11.11). Além disto, em uma árvore MP com raiz, isto é, na qual se utiliza um grupo externo para polarizar as relações de ancestralidade comum, os caracteres podem ser classificados e mapeados na topologia escolhida, permitindo inferir sua ocorrência nos ramos ou ancestrais dos táxons analisados (figura 11.12).

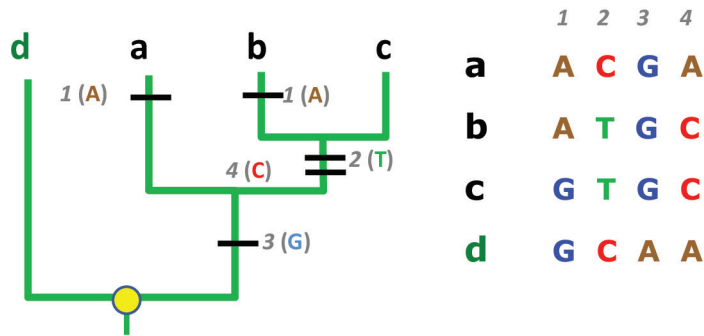


Figura 11.12 Árvore com raiz (assumindo espécie d como grupo externo) escolhida pelo método de MP (figura 11.11). Este método permite reconhecer que os caracteres 2, 3 e 4 são sinapomorfias, enquanto o caráter 1 é uma homoplasia, todos podem ser mapeados nos ramos da árvore.

Métodos estatísticos

Nesta categoria há vários métodos divididos entre estimativas de Máxima Verossimilhança (ML) e de inferência Bayesiana (BI) que interpretam os dados e as árvores alternativas de uma maneira probabilística. O método ML é baseado na avaliação probabilística de modelos evolutivos que melhor explicam um conjunto de dados de forma que este reflita a história evolutiva mais próxima da realidade. Isto é feito pela medida de verossimilhança (L), isto é, qual a probabilidade dos dados, dado um modelo de substituições nucleotídicas (no caso de sequências de DNA) e a topologia (árvore filogenética) sendo testada. O método BI utiliza simulações de cenários filogenéticos através de um procedimento estocástico (algoritmo MCMC – Monte Carlo Markov Chain) que usa propabilidades anteriores das topologias (geralmente todas são igualmente prováveis a priori), a verossimilhança dos dados (alinhamento de DNA) e outros parâmetros pré-definidos (priors) que podem ser fixos, uniformes, exponenciais etc: taxa mutação, demografia (população estável ou em expansão) etc. Estas simulações resultam em parâmetros estimados a posteriori (árvores e modelo evolutivo) com uma distribuição de probabilidades posteriores associadas a cada árvore, utilizada para escolher a topologia mais provável. A vantagem dos métodos de inferência bayesiana (BI) em relação à MP ou ML reside na possibilidade de incluir a incerteza nos vários priors que muitas vezes são desconhecidos.

Filogenias e distribuição espacial: filogeografia

Nas reconstruções filogenéticas clássicas busca-se interpretar o padrão de divergência das linhagens para inferir os processos de cladogênese (ou especiação) no passado, um conhecimento aplicado na sistemática filogenética e compreensão da história evolutiva da biodiversidade. No entanto, no final dos anos 1980, John Avise inaugurou um novo uso da informação filogenética, associando a filogenia de linhagens intraespecíficas com dados de sua distribuição geográfica, disciplina que ele chamou de filogeografia.

Na filogeografia, busca-se interpretar a distribuição espacial de linhagens do ponto de vista histórico através da reconstrução filogenética. Geralmente, as árvores filogenéticas sem raiz, chamadas de redes filogeográficas, são construídas com o princípio da parcimônia. As diferentes sequências de DNA (haplótipos) são representadas por círculos, cujo tamanho é proporcional ao número de indivíduos com aquele haplótipo, enquanto os ramos que conectam estes haplótipos são relacionados ao número de mutações entre eles

(figura 11.13). A partir da distribuição geográfica conhecida de cada amostra é possível correlacionar a geografia e a filogenia, permitindo inferir processos históricos diversos: separação antiga de populações, processos vicariantes diversos, colonização de novas áreas ou ambientes, fluxo gênico interpopulacional ou interespecífico (hibridização), flutuações demográficas etc. Estas análises podem permitir, por exemplo, a identificação de unidades evolutivas significativas (ESU) que são populações com relativa independência evolutiva e prioritárias para a conservação (figura 11.13).

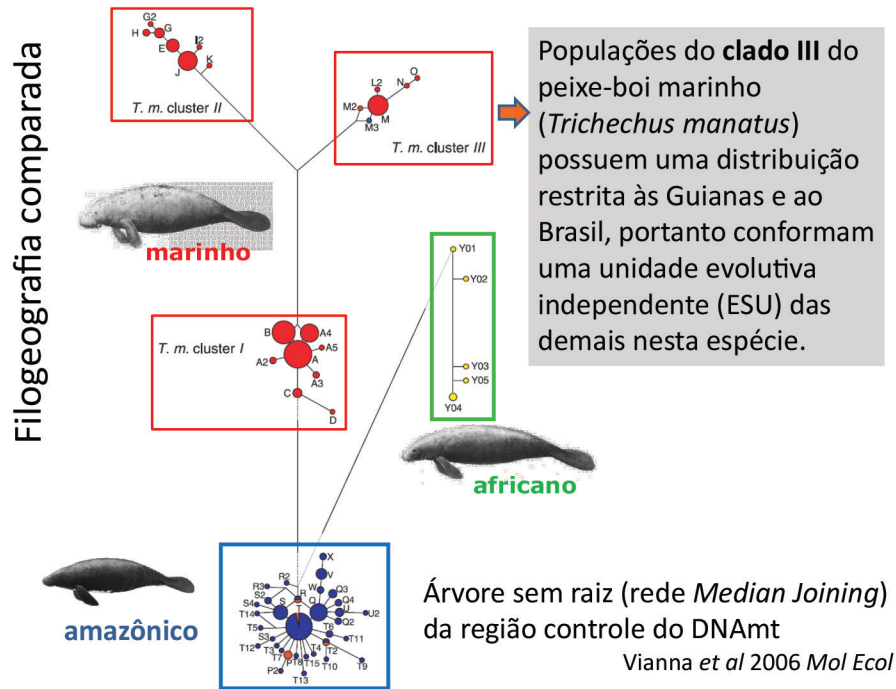


Figura 11.13 Análise filogeográfica utilizando redes de haplótipos de DNA mitocondrial em três espécies de peixe-boi (*Trichechus* sp.). A existência de agrupamentos de haplótipos correlacionados com a distribuição geográfica (clados ou haplogrupos) no peixe-boi marinho (*Trichechus manatus*) permitiu a definição de unidades evolutivas significantes (ESU). Foi possível também identificar híbridos com a espécie amazônica (*Trichechus inunguis*): setores azuis dentro da espécie marinha (vermelho) e setores vermelhos dentro da variabilidade da espécie amazônica (azul).

A análise filogeográfica pode também ser utilizada para complementar a sistemática molecular, principalmente na identificação de subespécies. Por exemplo, a figura 11.13 demonstra a análise filogeográfica do peixe-boi marinho que tradicionalmente tem sido classificado em duas subespécies, o *Trichechus manatus manatus* das Antilhas, e costa do México até Alagoas no Brasil, e o *Trichechus manatus latirostris* que é exclusivo da Flórida, nos EUA. No entanto, a análise filogeográfica demonstra que as populações de Guianas e Brasil (clado III, figura 11.13) são muito diferentes evolutivamente das demais populações, da Venezuela até Flórida. Isto indica que provavelmente estas populações de Brasil e Guianas são uma subespécie separada das demais.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Como pode ser conectada a análise filogenética com a nomenclatura e classificação taxonômica?
2. Por que evolução biológica não é mera similaridade entre espécies?



Aula 12

EVOLUÇÃO MOLECULAR II – ESTRUTURA E DINÂMICA EVOLUTIVA DOS GENES E GENOMAS

OBJETIVO PRINCIPAL

- Compreender as mudanças evolutivas no nível do DNA, ressaltando a evolução dos genes e genomas procarióticos e eucarióticos através dos estudos de filogenia comparada.

Genomas procarióticos e eucarióticos

Todos os fundamentos básicos da ciência da biologia evolutiva foram construídos a partir de dados fenotípicos, principalmente características morfológicas, até meados do século XX. No entanto, a informação destas características fenotípicas é passada entre as gerações por meio dos genes, que juntamente com outros componentes e estruturas compõem os genomas das células procarióticas e eucarióticas. Estes genomas são resultados de um processo evolutivo de bilhões de anos, cujas sequências nucleotídicas alteradas por eventos aleatórios de mutação geraram variantes hereditárias, cujas frequências são alteradas devido à deriva genética e à seleção natural, transformando as populações ao longo das gerações.

Portanto, nos estudos genômicos se encontra a chave para a compreensão das alterações genotípicas e moleculares inerentes ao processo hereditário dos fenótipos passados ao longo das gerações. Atualmente, o número crescente de genomas procarióticos e eucarióticos sendo publicados possibilita a realização de estudos comparativos que permitem investigar a evolução no nível genômico. Várias questões evolutivas só podem ser abordadas e investigadas a partir da compreensão de mudanças nucleotídicas, regulatórias e estruturais observadas entre os genomas. Por exemplo, o isolamento reprodutivo entre espécies sexuadas só começa a ser realmente compreendido com o mapeamento e entendimento do funcionamento dos genes envolvidos no processo de diferenciação entre unidades evolutivas, chamados de genes de especiação. Com estudos genômicos foi possível descrever em detalhe a seleção positiva (direcional) relacionada ao isolamento reprodutivo pós-zigótico, isto é, acúmulo gradual e rápido de diferenças em genes relacionadas ao processo de especiação em alguns metazoários.

Variações no tamanho e na estrutura organizacional são frequentemente observadas nas comparações de genomas de diferentes organismos. Se por um lado temos os procariotos (bactérias e arqueas) com genomas reduzidos e compactados (com poucas regiões não codificadoras), constituídos na maior parte por segmentos de DNA que apresentam função evidente, por outro lado temos os eucariotos com muitos de seus genomas exageradamente grandes, com vários íntrons, elementos repetitivos diversos (satélites, elementos transponíveis etc), além de vários outros segmentos sem função aparente que no passado chegaram a ser conhecidos como DNA “entulho” (ou lixo).

O paradoxo do valor-C

O valor-C se referia inicialmente à quantidade haplóide de DNA contida no núcleo da célula, que com o passar do tempo, passou a ser usado como uma unidade de medida do tamanho do genoma de um organismo. Até a década de 1980, acreditava-se que a quantidade de DNA de uma espécie deveria refletir o número de seus genes e também sua complexidade. Porém, tão logo começaram as comparações do valor-C entre várias espécies eucarióticas, percebeu-se que a quantidade de DNA presente em algumas espécies se distanciava bastante desta expectativa (tabela 12.1). Por exemplo, o valor-C de algumas plantas e da salamandra era muito superior ao valor-C da espécie humana. Esta discordância anotada nos anos 1980 deu origem ao “paradoxo do valor-C”, mas que foi parcialmente resolvida pela descoberta de que grande parte do genoma eucariótico seria composta por regiões não codificadoras.

Tabela 12.1 Tamanho dos genomas e número de genes estimados entre algumas espécies de procariotos e de eucariotos

Genomas	cromossomos (N)	tamanho	genes
<i>Mycoplasma genitalium</i>		00,58 Mpb	521
<i>Escherichia coli</i>		5,4 Mpb	5.416
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	16	12,5 Mpb	5.770
<i>Caenorhabditis elegans</i>	6	~100 Mpb	19.427
<i>Arabidopsis thaliana</i>	5	~115 Mpb	~28.000
<i>Drosophila melanogaster</i>	5	~122 Mpb	13.379
<i>Homo sapiens</i>	24	~3,3 pb	~ 22.500
<i>Monodelphis domestica</i>	10	~3,5 Gpb	~20.000

No entanto, várias questões relacionadas ao tamanho e estrutura dos genomas são ainda muito relevantes na pesquisa genômica: i) O que explica a variação de tamanho entre genomas de diferentes táxons, alguns deles muito próximos filogeneticamente? ii) Que tipo de sequências não codificadoras predominam nos genomas? iii) Que mecanismos estão envolvidos nos processos de evolução do tamanho e da estrutura dos genomas? iv) Existe alguma função não conhecida para regiões não codificadoras?

Algumas repostas a estas perguntas estão relacionadas:

- a processos de reorganização genômica de grandes regiões repetitivas;
- ao surgimento de novos genes e pseudogenes;
- aos processos de transferência horizontal e fusão de organismos;
- à existência de elementos transponíveis e modificações genômicas promovidas por estes;
- à descoberta de vários novos elementos que não codificam proteínas com funções regulatórias e estruturais.

Evolução de novos genes

Quando se compara o número de genes contidos e sua organização nos genomas de eucariotos (*Saccharomyces cerevisiae*, *Homo sapiens*, *Drosophila melanogaster* etc) com vários genomas procarióticos (*Escherichia coli*, *Thermococcus coalescens* etc) inferimos algumas características que estavam provavelmente presentes no genoma ancestral: deveria haver um conjunto menor de genes do que apresentam os eucariotos em um genoma que não era compacto, isto é, com mais regiões não codificadoras do que existem hoje nos procariotos.

Portanto, os genomas dos organismos atuais são versões muito modificadas dos genomas de ancestrais de alguns bilhões de anos atrás. Muitos genes e suas funções, embora modificados nas diferentes espécies, são compartilhados entre procariotos e eucariotos, enquanto outros são exclusivos de uma ou outra linhagem. Mas como surgem novos genes? Vários estudos genômicos, principalmente em eucariotos, permitiram a caracterização de alguns mecanismos envolvidos na evolução de novos genes, envolvendo uma variedade de eventos moleculares, tais como: duplicação gênica, fusão e fissão de genes, transposição de elementos e embaralhamento de éxons.

A duplicação gênica está envolvida com a origem de novos genes, com o grande número de genes e complexidade de algumas famílias gênicas (globinas, imunoglobulinas etc) e, consequentemente, também com o aumento no tamanho dos genomas. As altas taxas de duplicação gênica sugerem que este seja o processo mais comum dentre aqueles capazes de dar origem a novos genes. Vários mecanismos podem resultar na duplicação de segmentos gênicos específicos, de grandes porções cromossômicas ou até mesmo de genomas inteiros: duplicações em tandem causadas por recombinação desigual, não disjunção cromossômica, retrotransposição, etc. Alguns estudos sugerem que a origem de vários táxons (angiospermas, tetrápodes, insetos etc) estaria associada a alguns eventos de duplicação gênica e genômica, portanto, estes eventos podem ser essenciais para algumas mudanças adaptativas importantes.

O resultado imediato da duplicação gênica é o aparecimento da redundância funcional, por exemplo, genes idênticos gerados por duplicação codificam proteínas com a mesma função. Estes genes redundantes podem, posteriormente, sofrer diferentes processos inerentes ao processo evolutivo: i) acúmulo de mutações que levam à inativação de uma das cópias formando um pseudogene; ii) processos divergentes, levando ao ganho de outra função na segunda cópia, ou à especialização entre as cópias gênicas para uma das funções exercidas pelo gene original; iii) ter sua sequência conservada por processos de conversão gênica e/ou sofrer novo processo de duplicação. Alguns eventos de duplicação são em si próprios adaptativos, pois trazem vantagem do aumento da expressão de determinado produto gênico. No entanto, duplicação gênica seguida de evolução divergente é o principal mecanismo associado à origem de genes com novas funções ou funções modificadas. Em alguns casos, o processo de duplicação envolve apenas éxons específicos, cuja função final é atribuída à duplicação de um motivo proteico codificado por este éxon. Este é o caso de alguns genes dos fatores de coagulação em mamíferos, com diferentes éxons em vários números e combinações.

Outro mecanismo de geração de novos genes envolve o embaralhamento de éxons, portanto lida com combinações de regiões codificadoras pré-existentes na origem de outros genes com funções diferentes. Nos eucariotos, geralmente os éxons são separados por íntrons que são excisados no processamento do RNA mensageiro, logo antes da tradução. Apesar de que os íntrons não sejam codificadores, em alguns casos possuem função

regulatória e estudos recentes mostraram que o aumento no tamanho do genoma e no número de genes correlaciona-se com o aumento da quantidade e do tamanho dos íntrons. Nas comparações de genomas eucarióticos também foi demonstrado que há uma estreita correlação entre a estrutura de proteínas, domínios funcionais e éxons específicos separados por íntrons similares nos diferentes genes. Estes resultados sugerem que os íntrons podem propiciar o embaralhamento de éxons (figura 12.2), um mecanismo que seria importante na origem de inúmeros genes atuais. Na verdade, a hipótese mais aceita rege que um conjunto de genes em um genoma primitivo teria sido criado como resultado da reorganização de vários éxons existentes. Nesse contexto, os íntrons atuariam como elementos que separariam éxons adjacentes ou aproximariam éxons distantes, gerando novas combinações de éxons, ou seja, novos genes. Nos genomas dos organismos atuais encontramos inúmeras evidências destes processos combinatórios, tal como genes de várias proteínas que representam verdadeiros mosaicos, constituídos por éxons com diversos domínios que fazem parte de inúmeros outros genes codificadores de proteínas.

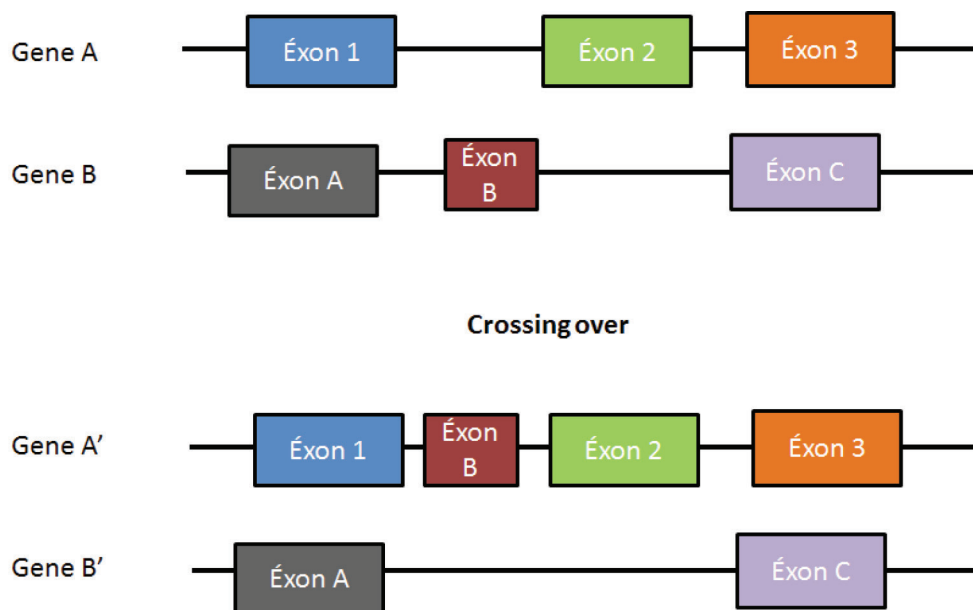


Figura 12.2 Exemplo de embaralhamento de éxons.

Transferência horizontal e fusão de organismos

A transferência horizontal (ou lateral) é observada quando um gene ou segmento de DNA qualquer é transferido de um organismo para outro, sem envolver os mecanismos sexuais ou hereditários comuns de procariotos e eucariotos. Os casos mais bem documentados desse processo consistem em evidências advindas dos organismos unicelulares, principalmente entre procariotos (bactérias e arqueas). Entre bactérias e arqueas, a transferência horizontal pode ocorrer entre diferentes espécies por meio de transformação (captação de DNA do meio), plasmídeos e vírus (transdução).

Com o advento da genômica, vários estudos demonstraram que procariotos apresentam transferência horizontal em frequência significativa, e, atualmente, estima-se que a troca

de material genético tenha ocorrido inúmeras vezes quando apenas organismos unicelulares, habitavam o planeta. Para a transferência horizontal ocorrer entre organismos multicelulares, o processo deve envolver as células reprodutivas, que na maior parte das espécies estão nas gônadas, isoladas das células somáticas. No entanto, existem alguns registros de transferência horizontal em vertebrados que envolvem infecção por vírus, geralmente retrovírus, para sua ocorrência.

Outros processos de transferência horizontal envolvem fusões celulares. A simbiose entre procariotos e eucariotos, que deu origem às mitocôndrias e aos cloroplastos, seria o exemplo mais claro de transferência horizontal na história evolutiva. Nesse caso, além da incorporação de todo o genoma de um organismo por outro, houve, ao longo da evolução, a transferência de genes mitocondriais e dos plastídeos para o genoma nuclear. As origens destas organelas eucarióticas a partir de organismos procarióticos (β -proteobactérias/mitocôndrias e cianobactérias/cloroplastos) são também claros exemplos de coevolução no nível genômico, em que várias adaptações são observadas nos genomas hospedeiros para manutenção destas organelas, e outras adaptações relacionadas ao desempenho funcional e à dependência do hospedeiro observadas nos genomas organelares.

Elementos transponíveis

Descobertos na década de 1950 pela botânica Barbara McClintock (prêmio Nobel de Fisiologia em 1983), os transposons, ou elementos transponíveis, são sequências de DNA capazes de mobilizar-se e em alguns casos multiplicar-se dentro do genoma de uma célula. A inserção destes elementos ocorre geralmente aleatoriamente, portanto, dependendo do local da inserção, pode trazer diferentes consequências: pode ser neutra, pode alterar a expressão gênica (silenciando, modificando ou intensificando), pode dar origem a novos genes (alterando ou combinando novos éxons) etc. No entanto, a nova inserção funciona também como um bloco portátil de homologia, isto é, pode promover a recombinação entre cópias do mesmo elemento em regiões diferentes.

Estes elementos se dividem em dois tipos, de acordo com o intermediário que é utilizado para a transposição para outra posição do genoma (figura 12.3):

- **Transposons com replicação via DNA:** estes elementos se locomovem por mecanismos de transposição direta e são chamados transposons de DNA, ou simplesmente, transposons. Podem transpor de uma região para outra no genoma deixando uma cópia no local original (replicativo) ou deletando do local original ao se transferir para outra região do genoma.
- **Transposons com replicação via RNA:** são elementos que utilizam a replicação no genoma por retrotransposição, utilizando um intermediário transcrito em RNA e chamados de retrotransposons ou retroposons. A inserção de nova cópia no genoma necessita de ser feita por meio de uma enzima com função de transcriptase reversa, que pode ser do próprio elemento (autônomo) ou derivado de outro (não autônomo). Alguns destes elementos são derivados de retrovírus, e alguns deles são chamados de retrovírus endógenos. De alguma forma, se introduziram nas células reprodutivas e se fixaram como elemento transponível, sendo que alguns deles possuem funções celulares.

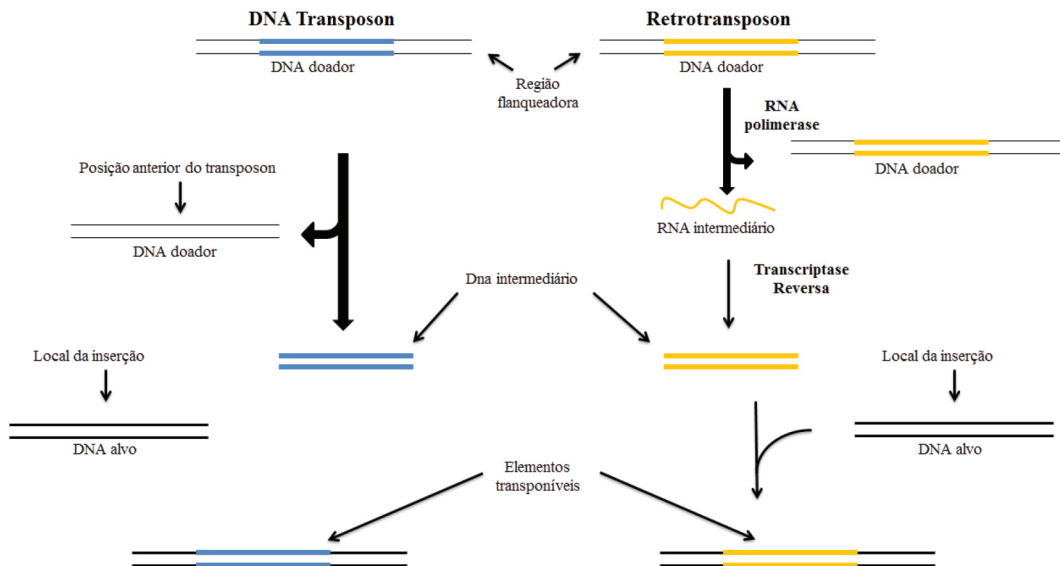
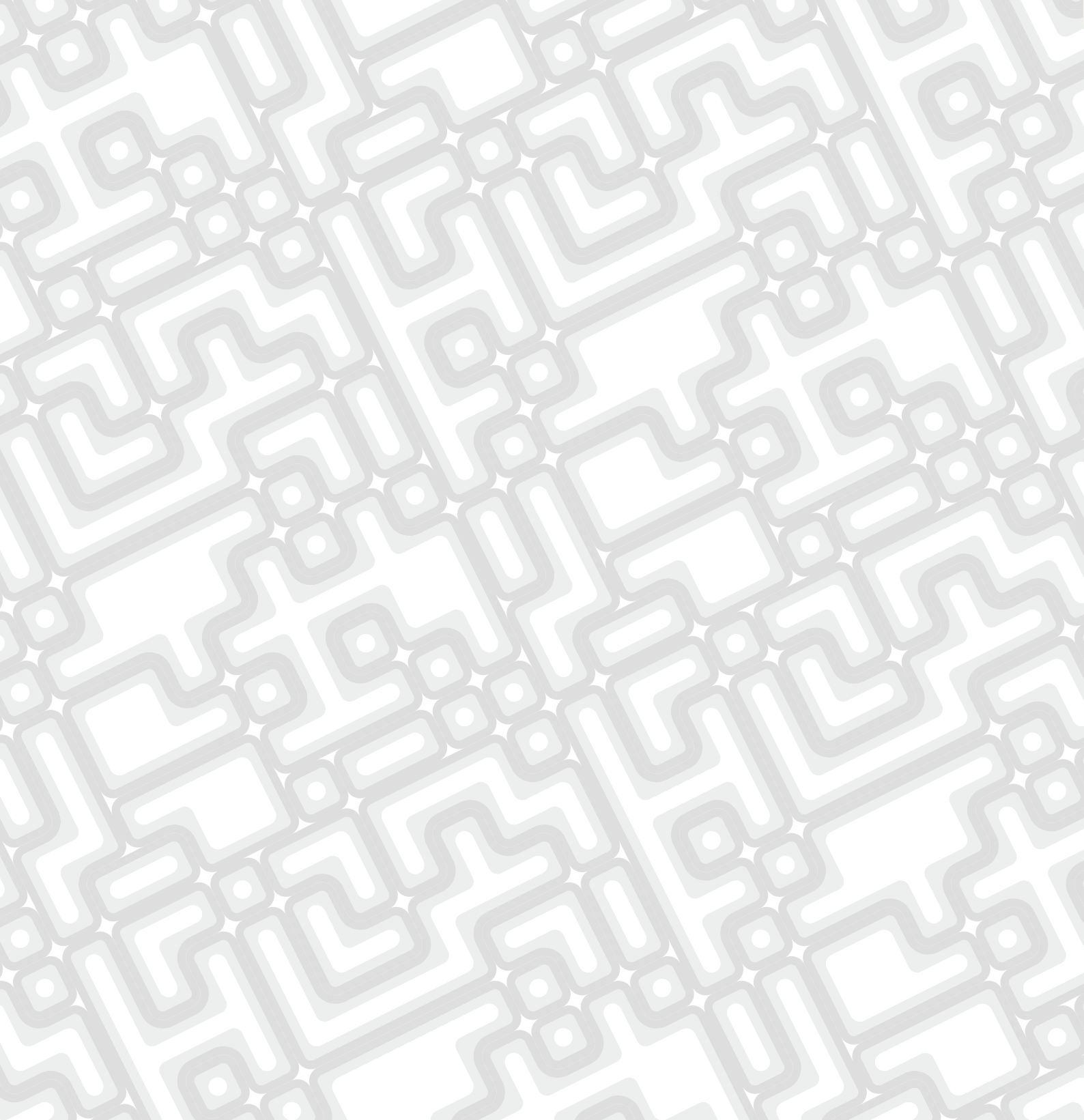


Figura 12.3 Diferentes classes de elementos transponíveis.

Em muitas espécies de eucariotos, grande parte do genoma se deve à presença destes elementos transponíveis. No genoma humano, por exemplo, quase 45% de todo o DNA dos cromossomos é composto por elementos transponíveis, mais de 30% composto por apenas dois tipos: o elemento Alu (retrotransposon curto de 300 pb) e o elemento L1 (retrotransposon longo autônomo de 6 kb). Estudos de diferentes espécies indicam que há várias classes de elementos transponíveis, em alguns casos eles não estão mais ativos em transposição. No entanto, estudos com os genomas do homem, chimpanzé, gorila e orangotango, indicam que há diferenças de atividades do processo de transposição, que parece ter reduzido nos últimos 25 milhões de anos nesta linhagem. Nestes mesmos estudos comparados é possível identificar os eventos de inserção de elementos transponível que ocorrem no ancestral comum entre cada uma das linhagens, mas também as inserções exclusivas em cada espécie, isto é, que ocorreram depois da divergência das linhagens. Por exemplo, há várias inserções compartilhadas entre homem e chimpanzé, mas não são encontradas no gorila, portanto ocorreram há mais de 6 milhões de anos neste ancestral. No entanto, há outras inserções presentes apenas em chimpanzé ou apenas no homem (autapomorfias), significando que ocorreram nestes últimos 6 milhões de anos quando estas linhagens já estavam separadas.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Como genes com novas funções podem aparecer no processo evolutivo?
2. Há alguma relação entre número de genes ou tamanho do genoma com a complexidade do organismo?



Aula 13

EVOLUÇÃO HUMANA I – ORIGEM DOS PRIMATAS E DA LINHAGEM HUMANA

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar a ordem dos Primatas, sua sistemática, origem evolutiva, registro fóssil e filogenia da família Hominidae, enfatizando o surgimento da linhagem humana.

A ordem dos Primatas entre os mamíferos

Os primatas atuais incluem espécies de três grupos diferentes: lêmures, lóris, gálagoas, tarsos e antropóides. Este grupo monofilético possui várias características compartilhadas como cérebro desenvolvido em relação a outras ordens de mamíferos, face de tamanho pequeno com olhos projetados para frente e três tipos de dentes, unhas nas mãos e pés que agarram com dedos oponíveis, duas mamas no peito, capacidade para ficar ereto etc.

A ordem Primata pertence à superordem Euarchontoglires, formando o clado Euarchonta junto com as ordens Scandentia e Dermoptera. As análises filogenéticas mais recentes consideram a ordem Dermoptera como grupo irmão atual dos Primatas (figura 13.1), mas a ordem extinta dos Plesiadapiformes seria mais próxima filogeneticamente, que para alguns pesquisadores poderiam ser considerada como um grupo dos Primatas. Alguns táxons extintos de Primatas, os Adapiformes e Omomiformes, revelam uma grande diversidade de espécies fósseis (>200) entre 55 e 33 M.A.A., principalmente no Eoceno. Estes dois grupos de Primatas deram origem, respectivamente, aos Strepsirrhini (lêmures, lóris e gálagoas) e Haplorrhini (tarsos e antropóides). Anteriormente, os lêmures e tarsos eram classificados como prossímios (grupo parafilético), no entanto, as filogenias recentes com dados moleculares e os dados morfológicos comparativos, que incluem também espécies fósseis, indicam inequivocamente que os tarsos são grupo-irmão dos antropóides (figura 13.1).

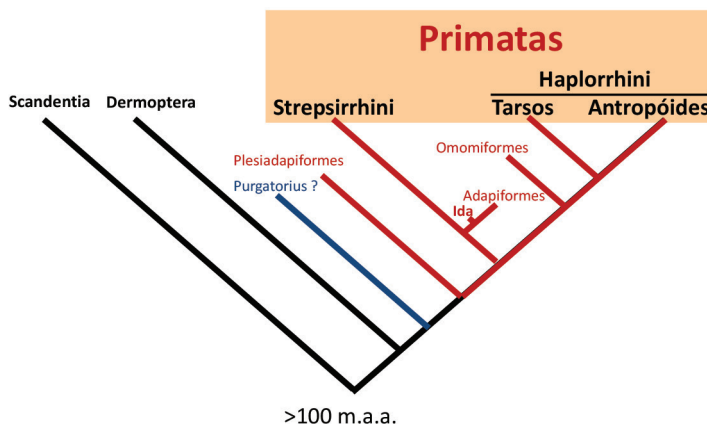


Figura 13.1 Filogenia da ordem Primata e grupos extintos relacionados.

A data de origem e a filogenia dos antropoides

Apesar de existir uma riqueza relativa de registros de fósseis de Primatas no Eoceno, de maneira geral, há uma quantidade muito pequena de fósseis úteis para a reconstrução detalhada da filogenia do grupo. Por exemplo, o *Aegyptopithecus* de 35 M.A.A. é o único fóssil antropoide catarríneo informativo para tentar datar a divergência inicial dos macacos do velho mundo. Da mesma forma, não há fósseis que permitam datar precisamente a divergência entre macacos do velho mundo (catarríneos) e do novo mundo (platirríneos). Por causa da ausência de fósseis, muitos dos tempos de divergência entre clados em Primatas são subestimados, sendo também subestimada a própria data de origem sugerida para a ordem, que para os paleontólogos poderia ser tão recente quanto 55 milhões de anos. Assumindo datas tão recentes, aparecem inconsistências biogeográficas para explicar a ocorrência dos platirríneos na América do Sul, já que este continente se separou da África há 100 M.A.

No entanto, dados genéticos permitem inferir os tempos de divergência entre grupos, independente da existência de fósseis. Portanto, vários estudos com dados genômicos de Primatas têm sido concluídos, os quais sugerem uma data mínima de origem da ordem para no mínimo 85 M.A.A. Além disto, recentes achados paleontológicos apontam a origem mais antiga dos Primatas para o sudeste asiático, sendo que os antropoides também teriam uma origem asiática anterior a 55 M.A.A., com uma migração subsequente para a África ao redor de 40 M.A.A., onde se diversificaram em vários grupos, dando origem também aos hominoides, entre os quais, a espécie humana (figura 13.2).

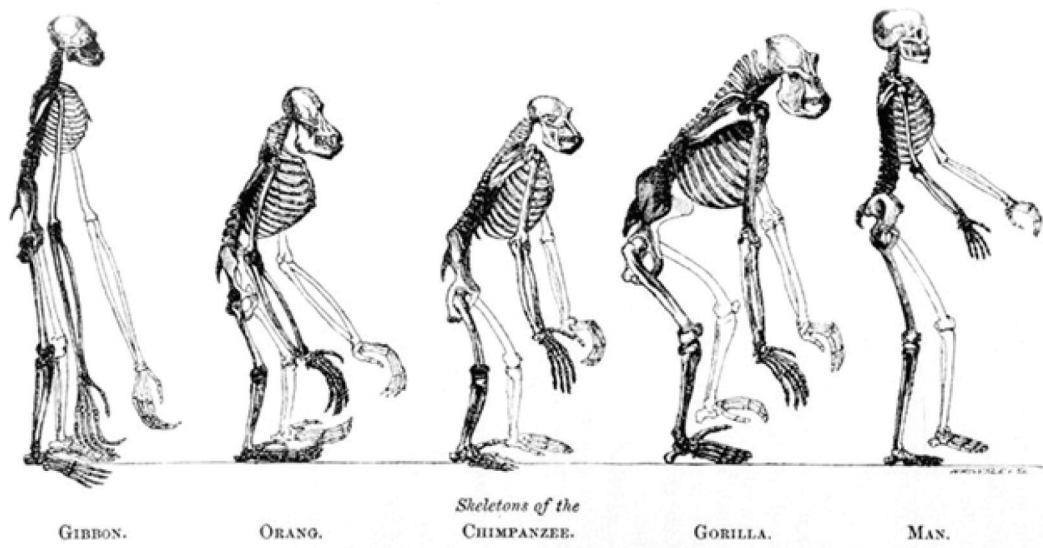


Figura 13.2 Comparações de esqueletos dos hominoides, ou símios sem cauda. Figura do livro “Evidências do lugar do homem na Natureza” de Thomas Huxley (1863).

O homem e seus parentes mais próximos

No livro a “Origem das espécies por meio da Seleção Natural” de 1859, Charles Darwin fez uma breve e cautelosa citação sobre a possível inclusão da espécie humana na história evolutiva. Com medo de represálias do clero, mas também pela falta de dados muito concretos, Darwin preferiu não incluir a espécie humana nesta discussão inicial. No

entanto, em 1863, seu amigo, Thomas Huxley (figura 13.2) fez a primeira obra dedicada exclusivamente à espécie humana, apresentando vários dados relativos à relação de ancestralidade comum com outros hominóides. Posteriormente, em 1871, Darwin publicou suas análises no livro “A ancestralidade humana”, no qual deduziu: “...como estas duas espécies (chimpanzé e gorila) são considerados os parentes mais próximos do homem, isto torna muito mais provável que nossos primeiros ancestrais teriam vivido também na África”. Neste momento, não era conhecido cientificamente nenhum fóssil de hominídeo da linhagem humana, mas como veremos, a dedução que Darwin elaborou em 1871 foi amplamente corroborada por dados fósseis, morfológicos e genéticos.

A sistemática atual dos antropóides (figura 13.3) está muito bem resolvida com a análise cladística de dados morfológicos e moleculares. A classificação antiga desde a época de Linnaeus, que predominou até a década de 1970, incluía o homem em sua família exclusiva, Hominidae, separando-o do chimpanzé e gorila que ficavam numa família parafilética chamada Pongidae.

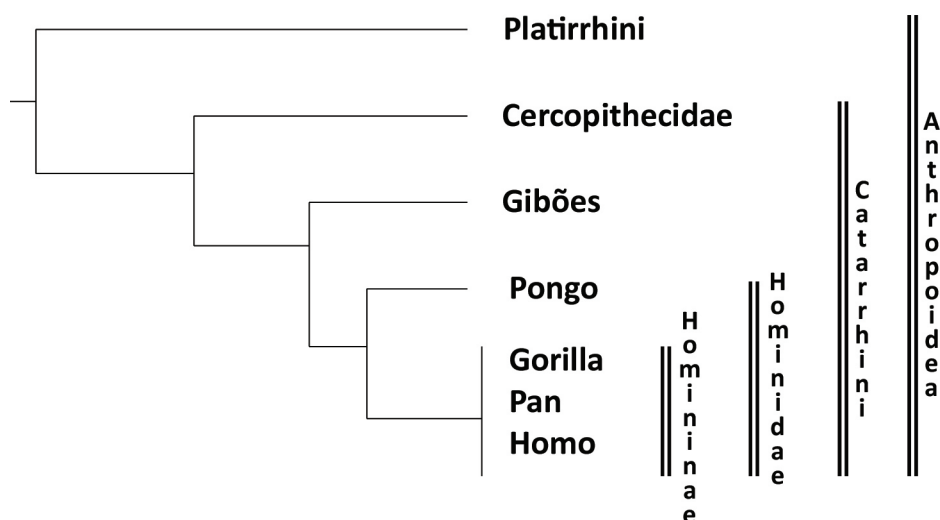


Figura 13.3 Filogenia dos antropóides e a sistemática atual do grupo. A espécie humana (*Homo*) é um catarríneo da família Hominidae e subfamília Homininae, junto com chimpanzé (*Pan*) e gorila (*Gorilla*). Para alguns autores, o orangotango (*Pongo*) pertenceria a uma família à parte (Pongidae) e homem, chimpanzé e gorila seriam da família Hominidae.

Dados genéticos comparados entre hominídeos (orangotango, homem, gorila e chimpanzé) começaram a ser produzidos na década de 1980 e ganharam um impulso com o início do projeto genoma humano na década de 1990. Há duas décadas, uma grande quantidade de evidências genéticas já havia sido acumulada, o que permitiu estabelecer de forma inequívoca a relação de ancestralidade comum entre estas espécies. A filogenia da figura 13.4 representa esta história e os tempos estimados de divergência entre espécies. Ficou claro o parentesco mais próximo (ancestralidade comum mais recente) entre homens e chimpanzés, do que algum destes com o gorila. Por causa deste relacionamento com o chimpanzé (na verdade com as duas espécies existentes) e o pequeno grau de divergência encontrado entre os genomas destas espécies (1% nos genes alinhados), quando comparado, por exemplo, com a comparação cavalo e zebra (4% de diferenças nos mesmos

genes e a zebra possui metade do número de cromossomos dos cavalos) que estão no mesmo gênero *Equus*, o grupo do Prof. Morris Goodman dos EUA, sugeriu que ambas as espécies de chimpanzé deveriam estar também no gênero *Homo*. Enquanto há justificativas objetivas para esta mudança em termos de coerência da sistemática dos mamíferos, não problemas sérios de acordo com a biologia evolutiva, que independente da nomenclatura utilizada, permanecerá a mesma história filogenética (figura 13.4). Entretanto, uma mudança do gênero do chimpanzé (*Pan*) para *Homo*, implicaria também que todas as espécies fósseis conhecidas e relacionadas com a linhagem humana (figura 13.4 e Aula 14), teriam de ser realocadas no gênero *Homo*, por exemplo, *Australopithecus afarensis* se tornaria *Homo afarensis*.

Atualmente se conhece uma enorme variedade de fósseis hominídeos, mas todos eles mais relacionados com a linhagem humana do que com a linhagem do chimpanzé, que serão abordados na Aula 14. Não há qualquer fóssil encontrado até hoje que seja mais relacionado com a história do chimpanzé ou do gorila (figura 13.4), provavelmente pela maior dificuldade de fossilização nos ambientes úmidos da floresta equatorial africana, onde estavam os ancestrais de gorilas e chimpanzés, enquanto a linhagem humana tenha ocupado outros ambientes mais secos e passíveis de fossilização.

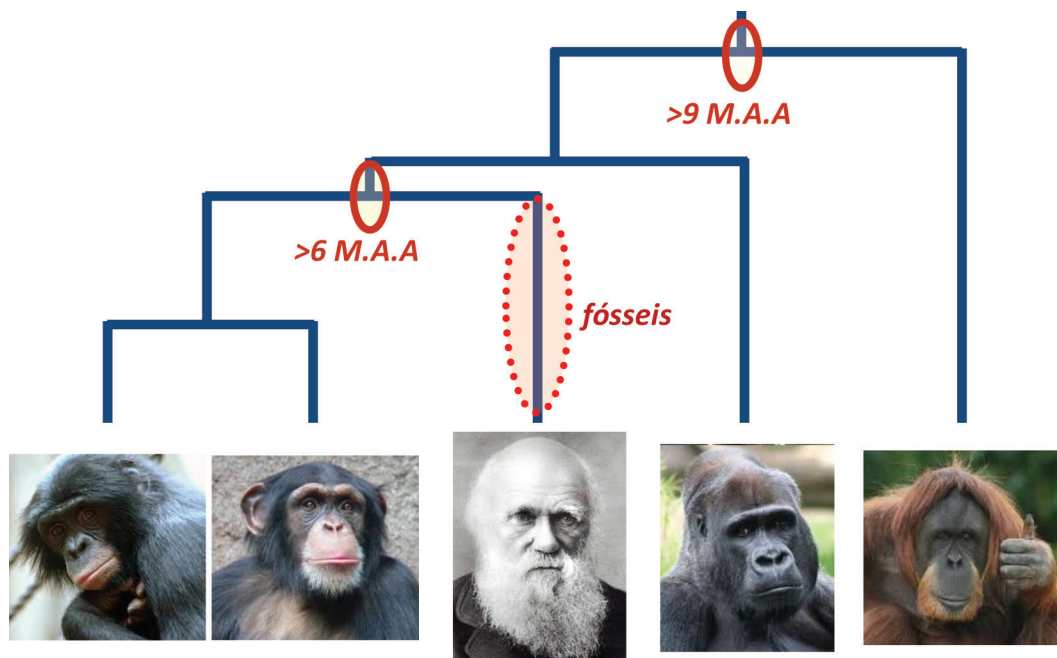


Figura 13.4 Filogenia dos hominídeos ressaltando os tempos de divergência entre algumas linhagens e a ocorrência de fósseis relacionados com a linhagem humana (Aula 14). Na figura estão representadas as espécies (da direita para esquerda): *Pan paniscus* (bonobo ou chimpanzé pigmeu), *Pan troglodytes* (chimpanzé), *Homo sapiens*, *Gorilla gorilla* (gorila) e *Pongo pygmaeus* (orangotango).

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Se o chimpanzé é um parente mais próximo da nossa espécie, por que somos tão diferentes?
2. Por que foram encontrados tantos fósseis datados dos últimos 6 milhões de anos que são relacionados à linhagem humana, mas nenhum fóssil diretamente aparentado à linhagem do chimpanzé foi encontrado?



Aula 14

EVOLUÇÃO HUMANA II – FÓSSEIS DA LINHAGEM HUMANA

OBJETIVO PRINCIPAL

- Descrever a evidência paleoantropológica através dos fósseis de homínídeos encontrados no velho mundo e a história de diversificação e descendência que pode ser inferida sobre o passado da linhagem humana.

A Paleoantropologia é de grande importância para o estudo da ancestralidade humana, devido à grande riqueza de evidências. Vários fósseis de homínídeos ancestrais, ou relacionados ao nosso passado evolutivo, foram e estão sendo descobertos a todo o momento. A motivação para tantos achados é a busca de nossas origens através dos fósseis.

Notavelmente, há muito mais fósseis relacionados mais proximamente à nossa espécie do que qualquer outra linhagem de primata homínídeo (figura 13.4, Aula 13). Isto se relaciona com o fato de que a linhagem humana se diferenciou das demais espécies viventes próximas à nossa, o chimpanzé e o gorila, pela ocupação dos mais diversos ambientes, do deserto à montanha, dos trópicos aos círculos polares, etc, o que não se deu com nossos “primos” que até hoje permanecem na floresta equatorial africana. Esta diferença é que explica o achado de fósseis quase que exclusivamente relacionados à nossa espécie, isto é, não há fósseis encontrados para ancestrais recentes relacionados a chimpanzés e gorilas, mas há vários fósseis ligados à história de nossa espécie, que foram encontrados fora dos domínios da floresta equatorial chuvosa, em ambientes mais secos (savanas, desertos, etc), onde a fossilização é muito mais provável.

Há mais de 20 espécies fósseis descritas que estão relacionadas com a linhagem humana, mas não com a do chimpanzé. Esta distinção de relacionamento filogenético dos fósseis é feita em base às características morfológicas dos ossos fossilizados que foram encontrados. Todos eles apresentam alguma característica derivada que é compartilhada com a linhagem do homem moderno, que não existe no chimpanzé e outros primatas (figura 14.1). Muitas destas características do esqueleto se devem a adaptações exclusivas da linhagem, sendo o bipedalismo a adaptação principal, pois várias apomorfias no crânio, coluna, bacia, membros, mãos e pés, permitem discriminar a linhagem humana.

Vários fósseis de homínídeos foram descritos na linhagem humana (figura 14.1), todos datados nos últimos 6-7 milhões de anos (M.A.). De todos fósseis encontrados na África, aqueles que estão mais provavelmente relacionados à nossa ancestralidade direta são das espécies: *Sahelanthropus tchadensis* de 6,5 M.A.A., *Australopithecus afarensis* de 4,5 a 3,5 M.A.A. (milhões de anos atrás), *Homo habilis* de 2 a 1,8 M.A.A. e *Homo erectus* de 1,8 a 0,2 M.A.A.

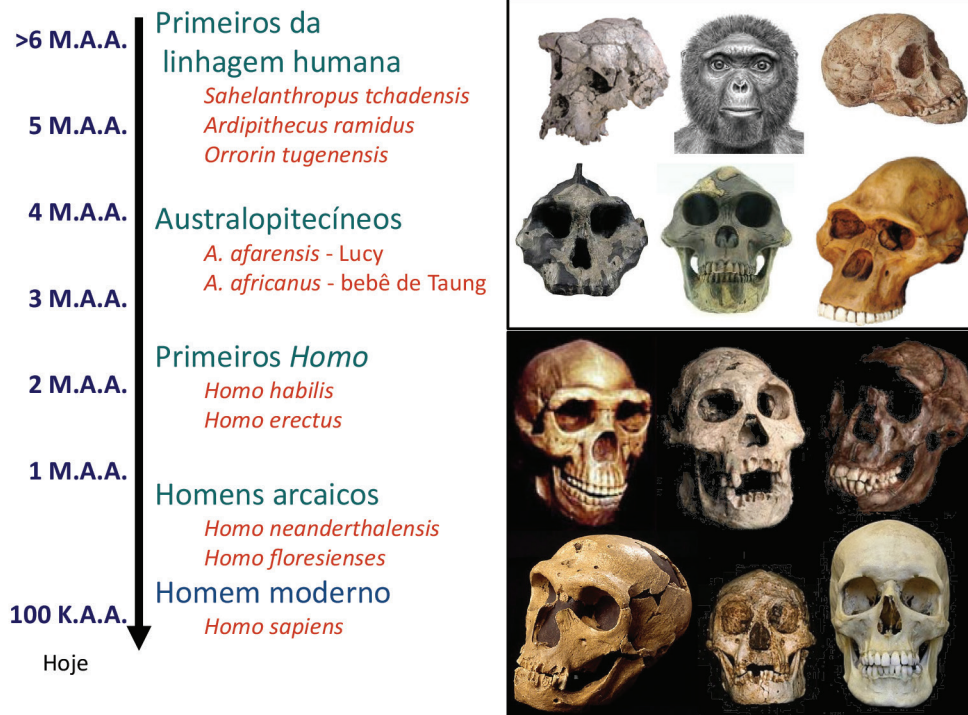


Figura 14.1 Cronologia da ocorrência de alguns fósseis hominídeos.

Recentemente, o achado do *Sahelanthropus tchadensis* (figura 14.2) causou grande discussão, pois a data antiga deste fóssil que é possível ancestral do homem moderno sugere que o ancestral comum com o chimpanzé pode ser mais antigo do que se supõe (> 7 M.A.A.). Além disto, *S. tchadensis* possui uma estrutura modificada no crânio que é indicativa de postura ereta, adaptação característica de nossa linhagem que estava presente na divergência inicial da linhagem do chimpanzé.

Sahelanthropus tchadensis

(~6,5 milhões de anos atrás)

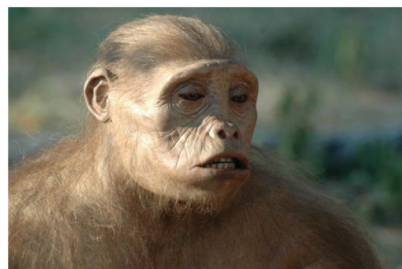


Figura 14.2 Reconstrução facial e fóssil do crânio de *S. tchadensis*.

Há várias outras espécies fósseis (figura 14.3) relacionadas à nossa que viviam na mesma época que nossos ancestrais diretos, e provavelmente eram igualmente inteligentes. Muitas destas espécies incluem o *Australopithecus africanus* e seus descendentes: *Paranthropus boisei*, *P. robustus*, *P. aethiopicus* etc. Estas espécies têm adaptações para hábitos vegetarianos, envolvendo o aproveitamento de grãos e tubérculos duros, que os tornam reconhecidos como “quebra-nozes”. Foi uma linhagem muito prolífica, com algumas espécies contemporâneas a outros hominídeos, incluindo nosso ancestral *Homo erectus* africano, e que provavelmente se diversificaram porque evitaram a competição por nichos alimentares, especializando em outros recursos não utilizados pelas outras espécies.

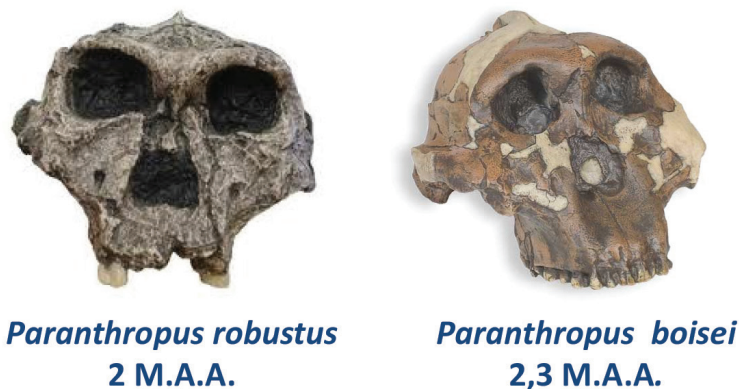


Figura 14.3 Espécies fósseis não ancestrais do homem moderno.

A existência de inúmeras espécies de hominídeos bípedes, muitos deles coexistindo na mesma época e local, e similarmente inteligentes (figura 14.4), nos leva a várias reflexões sobre o passado de nossa linhagem e sobre a nossa existência atual. A linhagem humana que se divergiu do chimpanzé e é composta de espécies bípedes que ocuparam ambientes diferentes da floresta equatorial foi muito bem sucedida evolutivamente nos últimos 6 milhões de anos. Houve uma grande diversificação de espécies, principalmente entre 4 e 1 milhão de anos atrás, com várias espécies ocupando nichos parecidos. Com o aumento do cérebro e diversificação de espécies, principalmente a partir de 2 M.A.A., houve uma provável especialização de nicho, com o uso cada vez mais importante do intelecto para obtenção de recursos alimentares, caça, fuga de predadores etc. Há 26 mil anos, extinguiram-se os Neandertais na Europa que competiam desde 40 K.A.A. com os Cro-Magnon (homem moderno que veio da África), e há 13 mil anos, também se extinguiu o Homem de Flores (*H. floresiensis*) na Indonésia. Estas evidências podem sugerir que há uma competição interespecífica mais acirrada quando o uso de recursos é dependente de manipulação intensa do ambiente através do uso do intelecto e da cognição. Esta consideração, associada ao comportamento social que apresentavam estas espécies como pode ser inferido do registro fóssil, pode ter levado à disputa por espaços entre elas, pois utilizavam recursos de forma parecida com auxílio do intelecto desenvolvido. Para ter uma ideia destas disputas, basta pensarmos nas disputas por espaço e outros recursos entre populações humanas, principalmente no período histórico, quando populações nativas foram aniquiladas (ou quase) por populações dominadoras (conquistadores). Algumas populações indígenas foram também consideradas em algumas situações como outra espécie, como se deu com os aborígenes australianos que foram rotulados como “outra espécie inferior” pelo movimento eugenista que controlava a entrada de migrantes nos EUA no início do século XX.

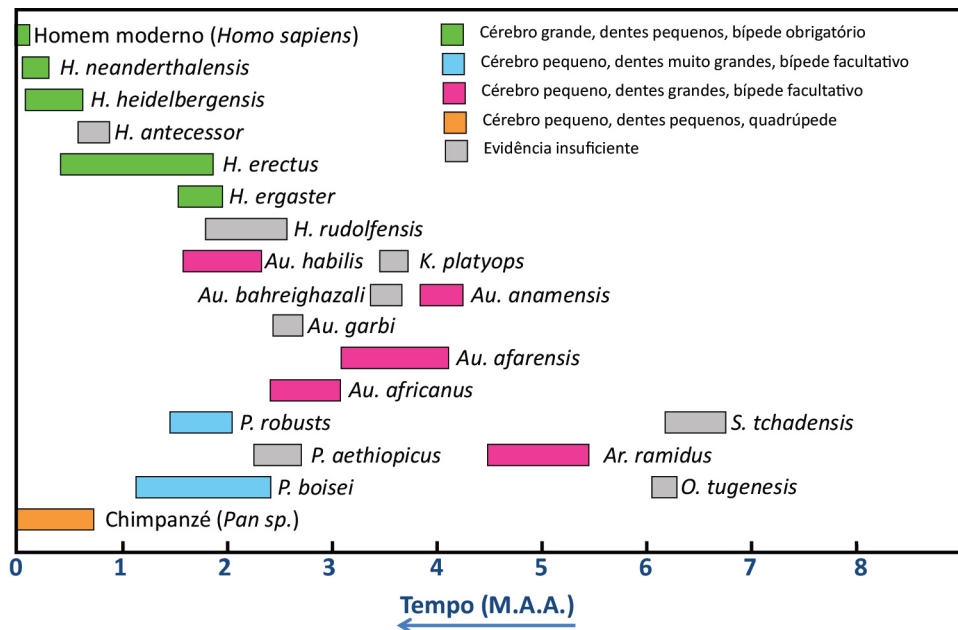


Figura 14.4 Cronologia da ocorrência de várias espécies da linhagem humana descritas para os últimos 7 milhões de anos. Várias espécies coexistiram em determinados momentos, mas apenas uma deveria ser ancestral do homem moderno.

Dentre os hominídeos fósseis encontrados, estes são encontrados exclusivamente na África de 6,5 até 1,8 M.A.A., quando algumas variedades de *H. erectus* (*H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. antecessor* etc) passam a ser encontrados também na Europa e Ásia (figura 14.5). Isto indica a África como centro de origem e diversificação destes hominídeos, mas também demonstra uma história de dispersão fora da África em diferentes momentos a partir de 1,8 M.A.A.

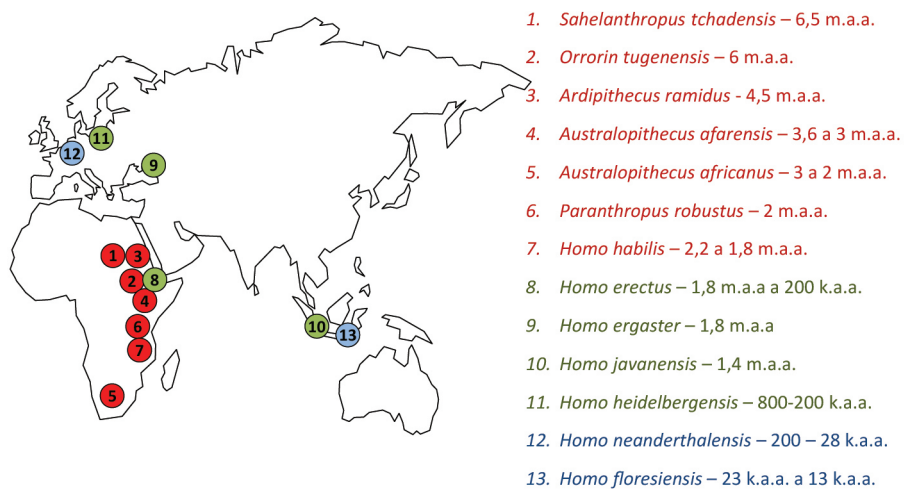


Figura 14.5 Mapa de ocorrência de várias espécies fósseis da linhagem humana descritas para os últimos 7 milhões de anos. Em vermelho, espécies exclusivamente africanas, em verde as espécies (ou complexos de espécies) que eram encontradas tanto na África quanto Eurásia e em azul, espécies recentes derivadas de variantes de *Homo erectus* na Europa e Indonésia.

A partir de 1,8 M.A.A. uma grande variedade de formas de *H. erectus* passou a existir, todos com volumes cerebrais acima de 850 cm³. A paleoantropologia considera atualmente que *H. erectus* é na verdade composto de um complexo de várias espécies com diferentes nomes, abrangendo espécimes fósseis de 2 M.A.A. a 200 K.A.A. que ocuparam diferentes partes da África, Ásia e Europa (figura 14.6). As formas mais antigas da África e Europa são muitas vezes chamadas de *Homo ergaster*, possuindo cérebros um pouco menores que as formas mais recentes, tal como o *Homo heidelbergensis* da Europa ou o *Homo rhodesiensis* da África (figura 14.6), que já possuem um cérebro com mais de 1100 cm³. Por causa dos tamanhos dos cérebros que se superpõem aos tamanhos encontrados atualmente em alguns humanos modernos, estes *H. erectus* mais recentes já foram chamados de *H. sapiens* arcaicos juntos, por exemplo, com o *Homo neanderthalensis* da Europa e Oriente Médio.

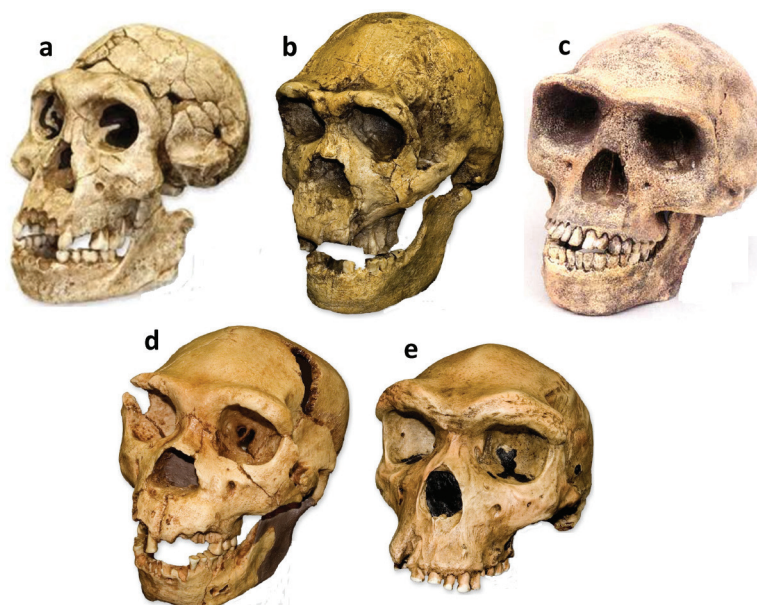


Figura 14.6 O *Homo erectus* é atualmente considerado um complexo de espécies. Nesta figura são apresentadas diferentes variedades temporais e geográficas: a) *H. erectus* ou *H. ergaster* de 1,8 M.A.A. de Dmanisi, Georgia, Europa; b) *H. erectus* ou *H. ergaster* de 1,7 M.A.A. de Koobi Fora, Quênia, África; c) *H. erectus* ou *H. pekinensis* de 700 K.A.A. de Zhoukoudian, China, Ásia; d) *H. erectus* ou *H. heidelbergensis* de 350 K.A.A. de Atapuerca, Espanha, Europa; e) *H. erectus* ou *H. rhodesiensis* de 300 K.A.A. de Kabwe, Zâmbia, África.

O complexo de espécies do *Homo erectus* está no cerne da discussão sobre a origem do homem moderno que vamos discutir na Aula 15. Nesta discussão sempre está presente também o homem de Neandertal, que para a maior parte dos pesquisadores seria descendente do *H. erectus* europeu ou *H. heidelbergensis*, mas não seria ancestral do homem moderno (*H. sapiens*). Para outra minoria de pesquisadores, o homem de Neandertal seria também o ancestral do moderno homem europeu, assim como outras variedades de *H. erectus* da Ásia, seriam ancestrais dos homens modernos asiáticos (figura 14.7).

Independente da interpretação do registro fóssil acerca da origem do homem, todos os pesquisadores aceitam que a morfologia típica do homem moderno apareceu inicialmente na África. Os fósseis mais antigos do rio Omo, na Etiópia, foram datados ao redor de 190 K.A.A. (figura 14.7). Estes crânios recuperados demonstram todas as características

presentes no homem, embora apresentem ossos um pouco mais robustos e cérebros um pouco maiores do que a média atual. Recentemente, a brasileira Marta Lahr, paleoantropóloga em Cambridge, Inglaterra, demonstrou em uma série de estudos que a espécie humana apresenta uma redução de até 10% da massa cerebral nos últimos 10 mil anos, hoje com média de 1350 cm³. Os maiores volumes cerebrais registrados estão na espécie do homem de Neandertal (*H. neanderthalensis*) de 80 a 30 K.A.A. com média de 1450 cm³, e entre os *H. sapiens* da Europa (homem de Cro-Magnon) de 30 a 20 K.A.A. que possuíam média de 1500 cm³ de cérebro.

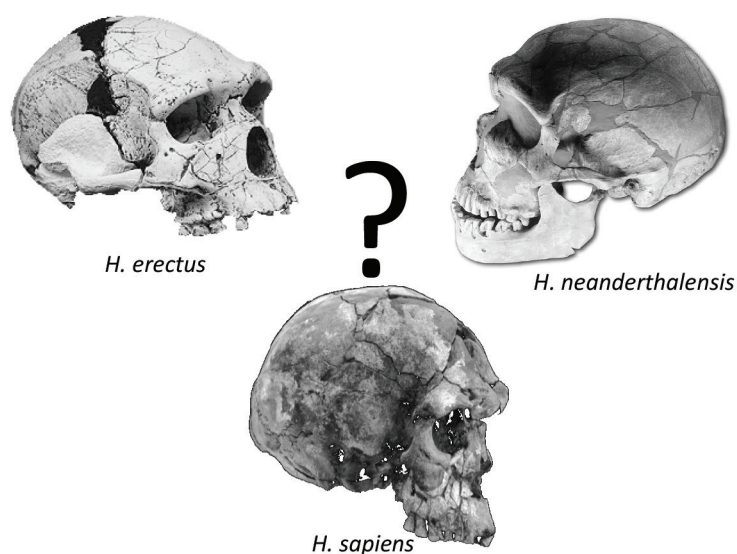
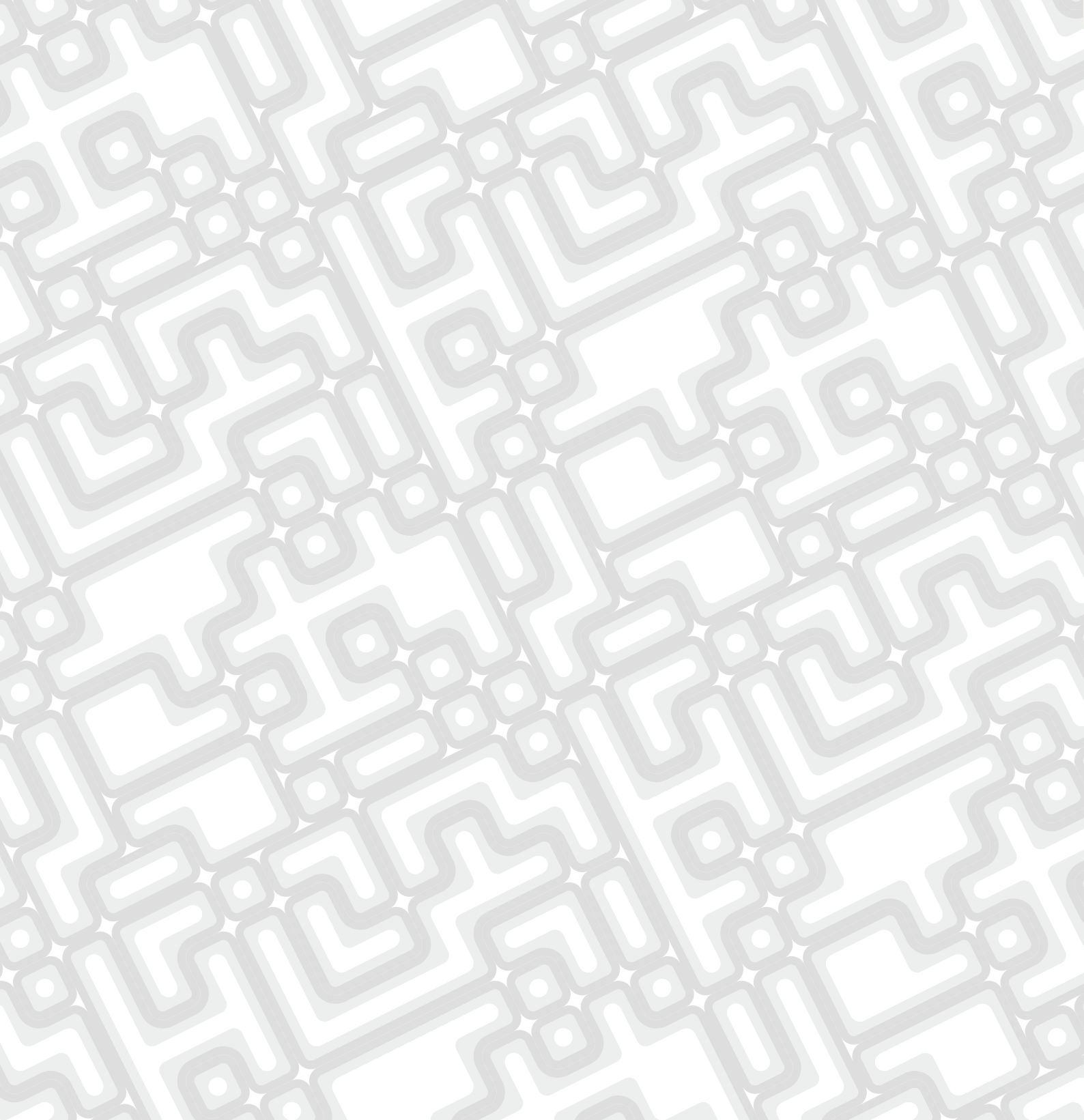


Figura 14.7 O *Homo sapiens* mais antigo foi encontrado na Etiópia, vale do rio Omo e possui várias características morfológicas no crânio que o definem como homem anatomicamente moderno. Na figura, um crânio de *H. sapiens* da Etiópia é comparado com um *H. erectus* africano e o *H. neanderthalensis* europeu. Estudar a relação entre estas três espécies é essencial para a compreensão da origem do homem moderno

AUTO-AVALIAÇÃO

1. Qual seria uma explicação para o fato de que a linhagem humana, separada há 6 milhões de anos da linhagem dos chimpanzés, foi muito mais diversa em espécies no passado (por exemplo, 2 milhões de anos atrás) do que é hoje?
2. Que características possuem estes fósseis que permitem excluí-los de pertencer à linhagem dos chimpanzés?



Aula 15

EVOLUÇÃO HUMANA III – A ORIGEM DO HOMEM MODERNO

OBJETIVO PRINCIPAL

- Apresentar o estado da arte do conhecimento acerca de nossa origem como espécie, bem como a história evolutiva de colonização de todos os continentes originando as populações atuais.

A espécie do homem moderno

Nossa espécie é de origem recente, não mais do que 200 mil anos, principalmente se comparada às outras espécies de símios sem cauda, fato este recentemente corroborado por vários estudos genéticos e morfológicos. O homem moderno, considerando todas as populações atuais, é considerado pertencer à espécie *Homo sapiens*, também conhecida pelos paleoantropólogos como “homem anatomicamente moderno”. Alguns poucos pesquisadores sustentam a ideia de que os homens atuais deveriam ser considerados uma raça ou subespécie, o *Homo sapiens sapiens*, pois consideram que o homem de Neandertal seria outra raça extinta recentemente, o *Homo sapiens neanderthalensis*. No entanto, dados arqueológicos, paleoantropológicos e estudos genéticos atuais (ver abaixo) apontam para uma separação bem antiga entre estas duas linhagens e que, embora tenham convivido por ~15.000 anos na Europa, não se hibridizaram de maneira significativa. Portanto, estas duas linhagens de homínídeos são consideradas na nomenclatura científica mais aceita como duas espécies distintas, *Homo sapiens* e *Homo neanderthalensis*.

As hipóteses alternativas para a origem da espécie humana atual

A história da nossa espécie é objeto de investigação de várias disciplinas que se baseiam nos vestígios deixados pelos humanos no passado. Como vimos no capítulo anterior, a paleoantropologia descobriu uma série de evidências fósseis que foram úteis para demonstrar a origem africana da linhagem humana. Mas, também dispomos atualmente de várias outras disciplinas que se complementam para detalhar um pouco mais esta história, principalmente no que diz respeito à origem de nossa espécie e como ela povoou todos os continentes. Assim, evidências de arqueologia, genética e linguística se somam aos dados de antropologia física (morfologia e paleoantropologia) para a reconstrução histórica do passado de nossa espécie.

No entanto, a origem do homem moderno, ou seja, a transição de *Homo erectus* para *Homo sapiens* (ver Aula 14), configura-se na questão mais debatida nestes estudos multidisciplinares. Há dois modelos diferentes que interpretam as evidências disponíveis de formas distintas quando à origem da espécie humana, embora ambas considerem a África como o berço da humanidade. O modelo Multirregional (ou fora da África antiga) indica

que a espécie *H. sapiens* se originou a partir dos vários *H. erectus* e de seus descendentes que já estavam na Ásia e Europa há até 1,8 milhão de anos. O modelo Fora da África Recente (ou da substituição) considera que este homem moderno se originou há apenas 200 mil anos, na África, a partir do *H. erectus* africano exclusivamente.

Nossa espécie, o *Homo sapiens* aparece no registro fóssil ao redor de 190 K.A.A. na Etiópia, nordeste da África (ver Aula 14). Estes ossos fósseis, principalmente crânios, são identificados por uma série de características anatômicas que para a maioria dos paleoantropólogos indica o aparecimento do homem anatomicamente moderno, e por isto nossa espécie é considerada muito recente em termos evolutivos (modelo Fora da África Recente - figura 15.1). Este modelo enuncia que migrações de homens anatomicamente modernos saídos da África ocorreram a partir 60 K.A.A., culminando com o aparecimento do homem moderno na Europa (homem de Cro-Magnon) ao redor de 40 K.A.A., quando foi contemporâneo do homem de Neandertal. Portanto no modelo “Fora da África Recente”, os homens modernos substituem as populações dos descendentes de *H. erectus* que já habitavam também Europa e Ásia, tal como o Neandertal.



Figura 15.1 Modelo Fora da África Recente para a origem do homem moderno. As populações nativas de cada continente se originaram da linhagem de *H. erectus* africano há menos de 200 mil anos, ocupando os demais continentes nos últimos 60 mil anos.

O modelo Multirregional dita que estes homens anatomicamente modernos teriam surgido paralelamente em distintos pontos do planeta, originados das populações de *Homo erectus* que desde 1,8 M.A.A. teriam saído da África para Ásia e Europa (figura 15.2). Deste modo, a morfologia anatômica moderna surgiu ao redor de 190 K.A.A. na África, mas isto não marcaria a origem de nossa espécie, que teria uma origem mais antiga ao redor de 1,8 M.A.A. quando os fósseis destes hominídeos eram conhecidos como *Homo*

erectus. Os raros defensores deste modelo reivindicam que todas as populações de *Homo erectus* na África, Ásia e Europa teriam desenvolvido um cérebro maior e características anatômicas modernas comuns porque havia um alto fluxo gênico entre estas populações nos distintos continentes. Para o modelo Multirregional, o homem de Neandertal não teria sido extinto e substituído pelo homem moderno, mas seria seu ancestral imediato, mais especificamente, ancestral dos europeus modernos.

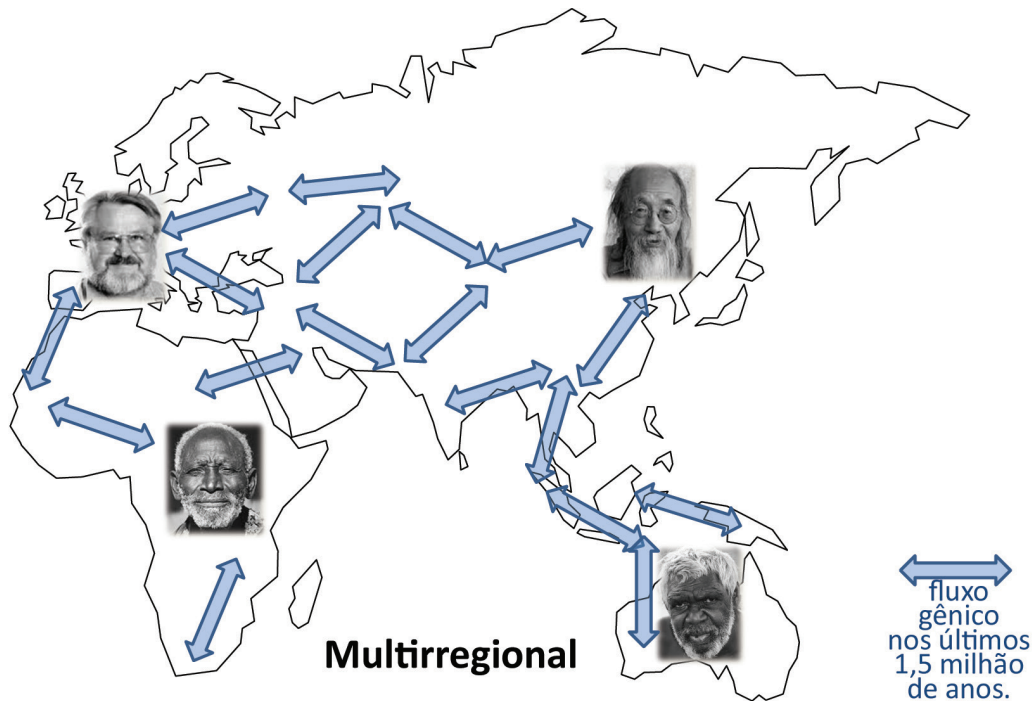


Figura 15.2 Modelo Multirregional para a origem do homem moderno. As populações nativas de cada continente se originaram da linhagem de *H. erectus* que estava em cada local e evoluíram como uma única espécie por causa de um grande fluxo gênico intercontinental.

Evidências genéticas do primeiro homem moderno e o povoamento dos continentes

Os vestígios investigados pela genética residem nos genomas das populações humanas que registram nosso passado na forma de variações de sequências de DNA nos cromossomos. A análise destas variações é usada para traçar as migrações das populações e a origem de nossa espécie. No entanto, os movimentos migratórios iniciados pelas explorações marítimas no final do século XV desencadearam um processo de miscigenação que foi altamente intensificado recentemente através do aprimoramento de vários meios de transporte. Para a genética de populações estas migrações representaram o aumento do fluxo gênico entre diferentes grupos étnicos de diferentes continentes, um fator que mascara o registro histórico preservado no genoma das populações formadas antes da Era Contemporânea. Estas populações indígenas (ou nativas ou aborígenes) se mantiveram isoladas por vários milênios após terem se estabelecido nos cinco continentes durante nossa pré-história. As evidências atuais indicam que o povoamento destes vários continentes pelo homem moderno tenha ocorrido durante os últimos 60 mil anos e se dado a

partir da África, o local de origem de nossa espécie. Para desvendar o nosso passado pré-histórico através da genética faz-se necessário analisar populações indígenas ou aborígenes que representem o patrimônio genético original, antes dos movimentos migratórios dos últimos 500 anos. Desta forma, nos estudos genético-evolutivos são analisadas, por exemplo, populações isoladas de Portugal e Inglaterra que representem os aborígenes da Europa ou de índios amazônicos e andinos que são aborígenes das Américas. Muitas vezes não há registro histórico destes movimentos migratórios primitivos de nossa espécie, e nesses casos estas conclusões genéticas podem ser comparadas a outros estudos da arqueologia, linguística, etnologia e paleoantropologia.

Atualmente as evidências mais utilizadas no estudo evolutivo humano se baseiam em marcadores genéticos uniparentais através do estudo de linhagens maternas representadas pelo DNA mitocondrial (DNAMt) e paternas reconstruídas com cromossomo Y humano. Estas linhagens são segmentos de DNA passados ao longo das gerações que não sofrem influência da recombinação, pois são regiões efetivamente haplóides, isto é, possuem uma única cópia (Y), ou único tipo (DNAMt), por genoma, ao contrário dos pares cromossômicos de 1 a 22. Consequentemente, estes segmentos de DNA são herdados de apenas um dos genitores: o cromossomo Y é sempre herdado do pai pelos filhos e o DNA mitocondrial é sempre herdado da mãe pelos filhos e filhas (figura 15.3). Por estas características as linhagens do Y e mtDNA acumulam variabilidade genética (novas substituições nucleotídicas geradas por mutações) sequencialmente ao longo das gerações, uma propriedade que permite o mapeamento de rotas migratórias e determinação do local de origem de nossa espécie. Além disto, sabendo-se que haverá mais mutações quanto mais gerações se passarem, pode-se fazer uma datação da origem destas linhagens e consequentemente inferir uma data aproximada da origem da nossa espécie. As linhagens maternas (matrilinhagens) e linhagens paternas (patrilinhagens), correspondentes ao DNAMt e Y respectivamente, contam histórias distintas mas complementares sobre a evolução do homem moderno.



Figura 15.3 Herança dos marcadores uniparentais paternos (Y) e maternos (mtDNA)

Esses estudos de linhagens começam com a caracterização das variações (mutações) em diferentes posições do Y e DNAm. A combinação dos estados alélicos nas diferentes posições é conhecida como haplótipo, que determina um tipo específico de cromossomo Y ou DNAm. Estes haplótipos correspondem de fato a indivíduos e cada população pode ser então definida por um conjunto de haplótipos. A genética de populações utiliza-se da distribuição destes haplótipos nas populações de diferentes regiões do planeta para traçar a pré-história humana. Para isto é gerada uma genealogia das linhagens a qual pode ser utilizada para elucidar todas as rotas migratórias até nossa mais remota origem.

O grupo do Dr. Alan Wilson do Havaí nos EUA gerou o primeiro estudo célebre com linhagens maternas em evolução humana. A análise do DNAm de populações indígenas de todos os continentes indicou uma origem africana e recente (menos de 200 mil anos) para a nossa espécie, estudo que ficou conhecido como a busca da “Eva” mitocondrial. Posteriormente, com o estudo de variações do cromossomo Y humano em populações nativas humanas, vários grupos confirmaram nossa origem africana recente, ao redor de 150 K.A.A., hipótese chamada metaforicamente de “Adão” genético. Ambas as linhagens paternas e maternas se complementaram, indicando uma origem recente na África (figura 15.4).



Figura 15.4 Mapa das migrações humanas mostrando a origem do homem na África, com posterior povoamento dos demais continentes a partir da África, iniciando há 60 mil anos.

Outro estudo recente (Behar e colaboradores) do Projeto Genográfico (www.genographic.com) que gerou e analisou dados de genoma mitocondrial completo em várias populações nativas africanas, confirmou a origem da espécie humana na África ao redor de 190 mil anos atrás, provavelmente no nordeste africano, próximo da Etiópia. Este estudo também demonstrou que pelo menos 2/3 de toda a história do homem moderno se deu exclusivamente na África (entre 190-60 K.A.A.), se espalhando para os demais continentes nos últimos 60 mil anos (figura 15.4).

Paleoantropologia molecular: estudo do DNA do homem de Neandertal

Outra abordagem recente da genética, a arqueologia molecular, tem permitido o estudo do DNA de alguns fósseis não mineralizados e bem preservados, por exemplo, em ambientes frios e secos, e solos congelados. Nestes estudos utilizou-se o DNA antigo ainda preservado em ossos de homens de Neandertal, inicialmente apenas para gerar sequências de mtDNA, mas em alguns espécimes conseguiram também gerar sequências parciais do genoma nuclear. Os Neandertais eram provavelmente muito inteligentes, com o cérebro em média maior do que o dos humanos atuais. O *Homo neanderthalensis* é normalmente considerado como uma espécie com evolução separada da nossa, pelo menos dentro do modelo Fora da África Recente. Isto significa que os homens de Neandertal não seriam nossos ancestrais diretos, mas contemporâneos dos ancestrais de europeus (os Cro-Magnon). No entanto, para a Teoria Multirregional, menos aceita, o homem de Neandertal seria ancestral direto das populações do homem moderno que hoje habitam a Europa. Portanto, estudos de DNA do homem de Neandertal podem revelar detalhes importantes para compreender qual dos modelos de origem do homem moderno é mais adequado.

A partir dos ossos foi possível recuperar e sequenciar o DNAm de três exemplares de Neandertal no final do século XX. Estes primeiros estudos do grupo do Dr. Svante Paabo da Alemanha, demonstraram que o Neandertal não se encaixava como possível ancestral, mas sim como um grupo de indivíduos de uma linhagem separada do homem moderno há pelo menos 500 mil anos (figura 15.5). Vários outros estudos foram posteriormente publicados, inclusive a análise recente do genoma parcial do Neandertal. A análise deste genoma parcial comparado aos genomas de cinco humanos modernos revelou que pode ter ocorrido alguma hibridização entre as linhagens de Neandertal e homem moderno, mas apenas no Oriente Médio ao redor de 100 mil anos atrás (não na Europa onde conviveram entre 40 e 26 K.A.A.) e numa frequência muito pequena, menos de 4%.

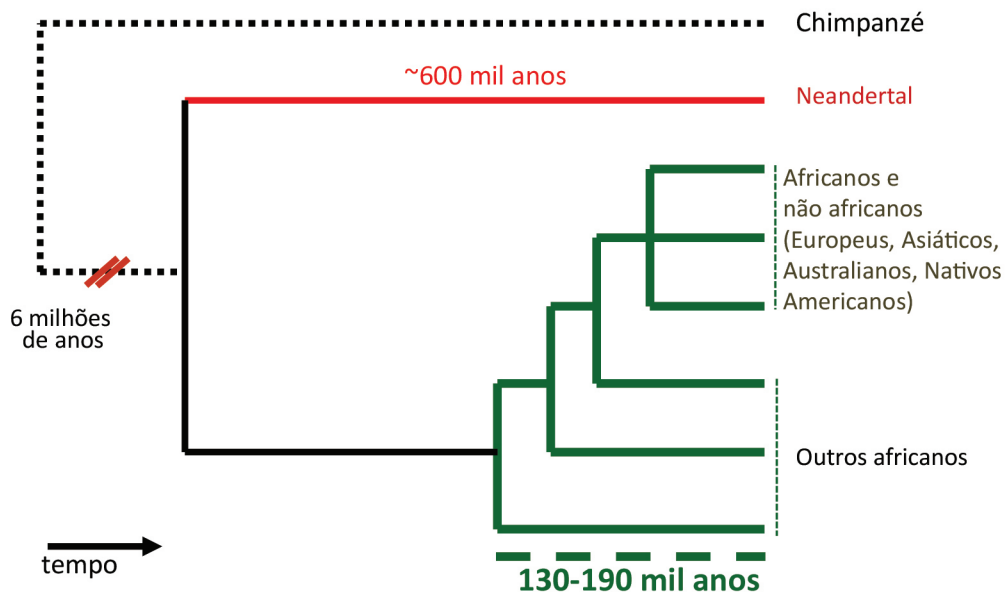


Figura 15.5 Filogenia do mtDNA do Neandertal em relação à espécie humana

O conceito de “raça” para a biologia evolutiva e diferenças biológicas na espécie humana

As diferenças biológicas encontradas entre os vários povos da Terra são marcantes e foram utilizadas por vários pesquisadores no passado para a atribuição de indivíduos a distintas “raças” humanas. Um trabalho do fim do século XIX feito pelo alemão Ernst Haeckel, um defensor e divulgador das ideias de Darwin com um grande viés lamarckista, sugeria a existência de 12 “raças” humanas derivadas de uma população ancestral originada no paraíso, para ele, próximo às ilhas Maldivas no Oceano Índico.

Em biologia evolutiva e na sistemática e taxonomia, o termo raça é uma subdivisão da espécie, equivalente ao termo subespécie, apesar de que, nos processos de seleção artificial e domesticação de animais, raças veterinárias podem ter inúmeros outros significados. A raça ou subespécie é gerada por processos de divergência populacional, através de fatores evolutivos como a seleção natural e deriva genética. Apesar de haver algumas controvérsias quanto ao próprio conceito de raça, acredita-se que este deve ser aplicado na biologia evolutiva a populações (ou grupos) que tenham uma identidade genética devido ao seu isolamento relativo, pois assim estariam caminhando à especiação, sendo que em alguns casos são também conhecidas como espécies incipientes. Nas espécies em que existem subespécies (raças) bem definidas, estas têm geralmente uma origem muito antiga, com as raças apresentando uma variabilidade intrínseca, acumulada durante várias gerações de isolamento. Nas espécies reconhecidas pelo conceito biológico de espécie, esta diferenciação de subespécies deve resultar no início da formação de algumas barreiras reprodutivas. Este é o caso do chimpanzé que é dividido em três subespécies (raças), que à primeira vista para nós são muito semelhantes. Subespécies muito bem definidas são encontradas no chimpanzé, que para alguns cientistas poderiam até mesmo ser consideradas espécies distintas. Outras divisões claras são também encontradas entre os gorilas e os orangotangos, mas não na espécie humana. O aparecimento de barreiras reprodutivas por isolamento pré e/ou pós-zigótico é muito comum entre primatas. Por exemplo, entre nossa espécie e o chimpanzé, o isolamento pós-zigótico é completo, e espera-se que estas barreiras iniciem a aparecer entre subespécies gerando depressão exogâmica (ver Aula 7). No entanto, não há qualquer indício de que existam barreiras reprodutivas entre quaisquer populações nativas de diferentes continentes. Na realidade, observa-se o oposto, existe “vigor do híbrido” na prole de casais entre pessoas de diferentes populações continentais.

Com o avanço do projeto genoma humano (e outras espécies de símios) e a descrição de muitas variações de sequências, verificou-se que a nossa espécie, o *Homo sapiens*, possui uma variabilidade muito menor do que as outras espécies de grandes símios. Isto reflete o fato de que o homem moderno surgiu em um tempo mais recente do que os demais símios, e, portanto, pouca variabilidade foi acumulada em nossa espécie, resultando em menor divergência genética entre as populações. A divergência em nossa espécie pode ser analisada observando-se a partição da variabilidade genética em diferentes níveis: dentro das populações ou individual, entre as populações e entre os grupos geográficos/continentais que são as supostas “raças” (figura 15.6). Para todos os dados genéticos utilizados obtém-se em média uma grande variabilidade individual, uma menor variabilidade interpopulacional e uma variabilidade insignificante entre grupos continentais na espécie humana. Estes dados indicam que não há divergência suficiente (significativa) para identificar raças biológicas (subespécies) na espécie humana tal como existe, por exemplo, nos chimpanzés, uma linhagem antiga cuja divergência entre populações e agrupamentos geográficos é muito maior e significativa (figura 15.6).

Estrutura hierárquica da variação no **homem**

Estrutura hierárquica da variação no **chimpanzé**

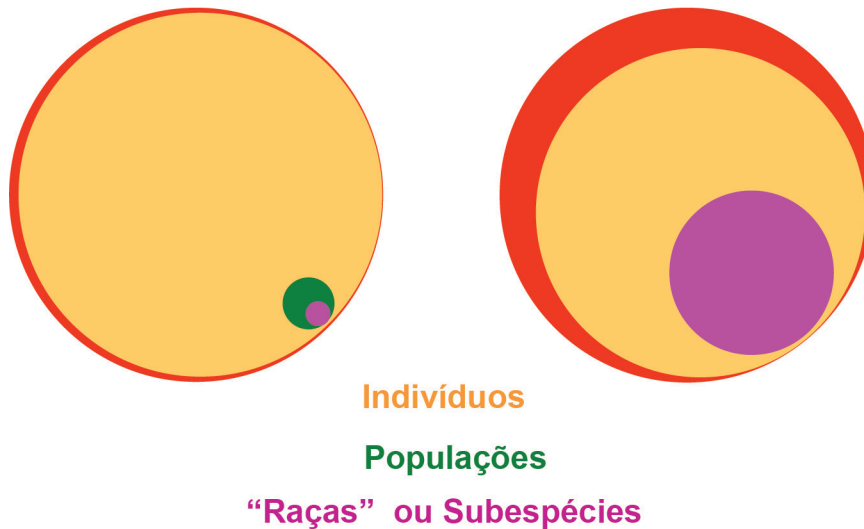


Figura 15.6 Hierarquia das diferenças genéticas no homem e no chimpanzé. O círculo vermelho externo representa a variação genética total em cada espécie e os círculos interiores representam diferentes níveis, em diferentes cores.

De qualquer forma, nossa espécie possui uma grande variabilidade aparente que nos permite diferenciar alguns indivíduos de diferentes continentes. Muitas destas diferenças refletem a ocupação de distintas regiões do globo com clima, relevo, umidade e fontes de alimentos diferentes. Isto se deve principalmente às migrações nos últimos 60 mil anos, quando alguns de nossos ancestrais deixaram a África. Variações neutras ou adaptativas sutis foram fixadas em diferentes povos indígenas, tais como a pigmentação da pele com mais melanina que confere proteção à radiação solar, ou com menos melanina que permite a síntese de mais vitamina D na pele em situações de pouca iluminação solar. Este tipo de variação adaptativa não é tão aparente nos grandes símios (chimpanzé, gorila e orangotango) justamente porque o ambiente em que vivem é relativamente homogêneo, a floresta tropical, portanto sujeitos a pressões seletivas muito parecidas. Outras diferenças que notamos em nossa própria espécie se devem a aspectos psicológicos de reconhecimento do grupo (figura 15.7), por isto ressaltamos desigualdades, mesmo que muito pequenas, na espécie humana.



Cada espécie e população reconhece mais diferenças entre aqueles do seu mesmo grupo.

Uma pesquisadora trabalhando com chimpanzés consegue facilmente discriminar todos os indivíduos que ela estuda pela aparência.

No início do século XVI, os portugueses não conseguiam ver diferenças físicas entre japoneses e chineses, o que era uma grande ofensa para eles. Da mesma forma, os japoneses registraram que os portugueses recém-chegados, tinham todos a mesma aparência.

Figura 15.7 Reconhecendo semelhanças e diferenças nas espécies.

História do Brasil e biologia evolutiva

No final do século XV a expansão populacional a partir do Velho Mundo resultou na criação de diversas nações com grupos étnicos oriundos dos vários continentes. Nas Américas, essas nações atualmente têm habitantes descendentes de distintos componentes: grupos indígenas locais (nativos americanos), europeus, africanos e asiáticos. Essas populações neoamericanas possuem distintos graus de miscigenação nos vários países, sendo a população brasileira resultante de uma grande de miscigenação que tem acontecido desde o início da conquista europeia em 1500. Por exemplo, o Brasil é conhecido na antropologia como uma nação altamente diversa devido a um nível acentuado de miscigenação, onde as definições de coloração de pele e afinidade “racial” são extremamente ambíguas e variáveis. Isto pode ser até mesmo observado nas avaliações do Censo feitas pelo IBGE (www.ibge.gov.br), que em uma mesma família os filhos podem pertencer a distintas categorias pré-definidas: negro, pardo, branco, amarelo e indígena.

Com o advento do uso de marcadores moleculares, verificou-se na análise de distintos grupos indígenas (nativos de cada continente) distribuídos ao redor do mundo, que há uma grande correlação geográfica com os haplótipos de cromossomo Y e mtDNA, tipos de marcadores exclusivos de algumas regiões geográficas. Isto tornou possível atribuir com grande probabilidade a origem geográfica da linhagem paterna (cromossomo Y) e materna (mtDNA) de um determinado indivíduo pela análise dos seus haplótipos. Portanto, é possível utilizar a biologia evolutiva também para estudos tão recentes quanto à própria colonização do Brasil nos últimos 500 anos.

Esta abordagem foi aplicada no estudo da população brasileira por vários grupos, iniciando com o estudo pioneiro do grupo do professor Sérgio Pena da UFMG no final do século XX, com o trabalho intitulado Retrato Molecular do Brasil (revista Ciência Hoje, abril de 2000). Este estudo e outros posteriores indicavam que independente da aparência externa, a maior parte dos indivíduos tem um herança paterna europeia, mas em menor escala africana e indígena. No entanto, estes mesmos brasileiros possuíam herança materna com origem distribuída igualmente entre cada um dos três grupos continentais: europeus, africanos e nativos americanos. Estes resultados vão de encontro ao registro histórico

de colonização do Brasil, cujo aporte dos “brancos” era feito quase exclusivamente por homens europeus, pelo menos até meados do século XIX. Os filhos dos europeus, inicialmente com mulheres ameríndias e posteriormente com africanas, eram chamados de mazombos, os primeiros “brasileiros”. Em meados do século XVIII esta população mestiça sequer falava português, mas o nhengatu (ou tupi geral), que foi extinta pelo Marquês de Pombal em 1757, obrigando a adoção do português como única língua. Para o estabelecimento da língua portuguesa vieram em seguida várias famílias (homens e mulheres) de Portugal. No entanto, esta população brasileira era mestiça, preponderantemente parda, e a Corte portuguesa em 1818 abriu os portos às outras nações europeias. No entanto, a imigração se tornou maior a partir de 1850 quando foi abolido o tráfico de escravos. Então, várias famílias europeias, principalmente de Portugal, Itália, Espanha e Alemanha, migraram para o nosso país. Com o início da república, a imigração foi ainda mais estimulada, incluindo vários povos asiáticos. Este episódio histórico passou a ser conhecido pejorativamente como “branqueamento” do Brasil.

Tal sucessão de eventos migratórios com distintos aportes de homens e mulheres é responsável pelo padrão diferencial de herança materna e paterna para a brasileira. Outros estudos vão mais além, demonstram que a aparência física (cor de pele, etc) no Brasil não se correlaciona bem com a ancestralidade definida pela genômica. Isto significa dizer que no Brasil muitos indivíduos de coloração “negra” possuem uma maior ancestralidade genômica europeia do que outros com coloração “branca” e vice-versa. Portanto, os estudos de biologia evolutiva humana demonstram que o processo de miscigenação presente em nosso país desde os tempos da colonização inicial europeia deixou registros históricos marcantes em nossos genomas, uma mistura de genótipos que é herdada de forma independente da aparência externa, que é apenas um conjunto restrito de fenótipos codificados no genoma.

AUTO-AVALIAÇÃO

1. O que significa para a genética evolutiva as metáforas “Adão do cromossomo Y” e “Eva mitocondrial” ? Qual a origem deles? Quanto tempo atrás? Estes dois indivíduos formavam uma família?
2. Aparentemente, entre 40 e 26 mil anos atrás houve a convivência entre o homem moderno e o homem de Neandertal na Europa. Será que haveria alguma possibilidade de que o Neandertal pudesse coexistir com o homem até hoje?
3. Como pode ser feita a reconstrução histórica do povoamento do planeta pela espécie humana através do estudo genético?

