

meSalva!



EVOLUÇÃO II: NEODARWINISMO, SÍNTESE MODERNA E GENÉTICA DE POPULAÇÕES



MESOPOTÂMIA
ASPECTOS CULTURAIS

AFIXOS

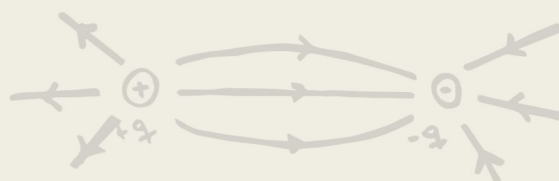
CONTROLADO

MENTE

SUFIXO

QUAL DE
LIGACÃO

CAFETERIA



MÓDULOS CONTEMPLADOS

- ✓ MREC - Fatores Evolutivos
- ✓ EGEN - Equilíbrio Gênico
- ✓ EXFE - Exercícios de Evolução



meSalva!

CURSO

EXTENSIVO 2017

DISCIPLINA

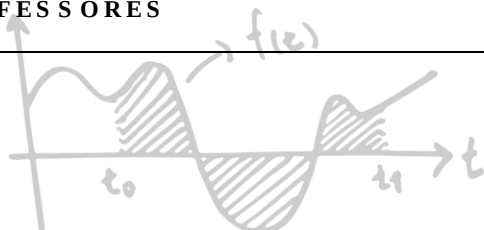
BIOLOGIA

CAPÍTULO

EVOLUÇÃO II - NEODARWINISMO,
SÍNTESE MODERNA E GENÉTICA DE
POPULAÇÕES

PROFESSORES

RONALDO PAESI



mesalva.com

Todos os direitos reservados © Me Salva! 2017.

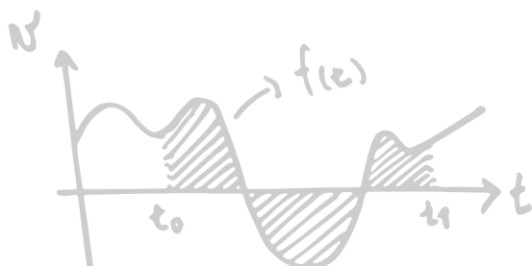
EVOLUÇÃO II - NEODARWINISMO, SÍNTESE MODERNA E GENÉTICA DE POPULAÇÕES

EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

Olá, galera do Me Salva! Nesta segunda apostila de evolução, vamos falar mais um pouco sobre de que forma as ideias evolutivas se desenvolveram. Você já sabe que as ideias de Darwin estavam centradas em alguns pontos, como a **seleção natural**, o **gradualismo** e a **ancestralidade comum**. Entretanto o próprio Darwin utilizava a herança de caracteres adquiridos em suas explicações, apesar do papel central que destinava para a seleção natural. Atualmente, a herança de caracteres adquiridos como utilizada por Lamarck (ou Darwin) não é aceita. Além disso, Darwin não possuía uma boa teoria para explicar a **hereditabilidade**. Ele sabia que existia variação nos organismos e que essas variações poderiam ser transmitidas. Mas como isso ocorre? O entendimento sobre os mecanismos de transmissão hereditária foram incorporados às ideias evolutivas modernas. Mas como foram ocorrendo essas mudanças no pensamento evolutivo?

NEODARWINISMO

August Weismann foi um importante cientista com diversas contribuições para a Biologia. Pode-se dizer que era um seguidor das ideias de Darwin, mas questionava a herança de caracteres adquiridos. Lembre-se que a noção de que as características que um indivíduo adquire durante sua vida (modificações que sofre) são transmitidas para os filhos era aceita nos tempos de Darwin. Darwin tinha uma teoria para a herança que ele mesmo desenvolveu chamada de teoria da **pangênese**, e essa teoria incorpora elementos de herança de caracteres adquiridos.



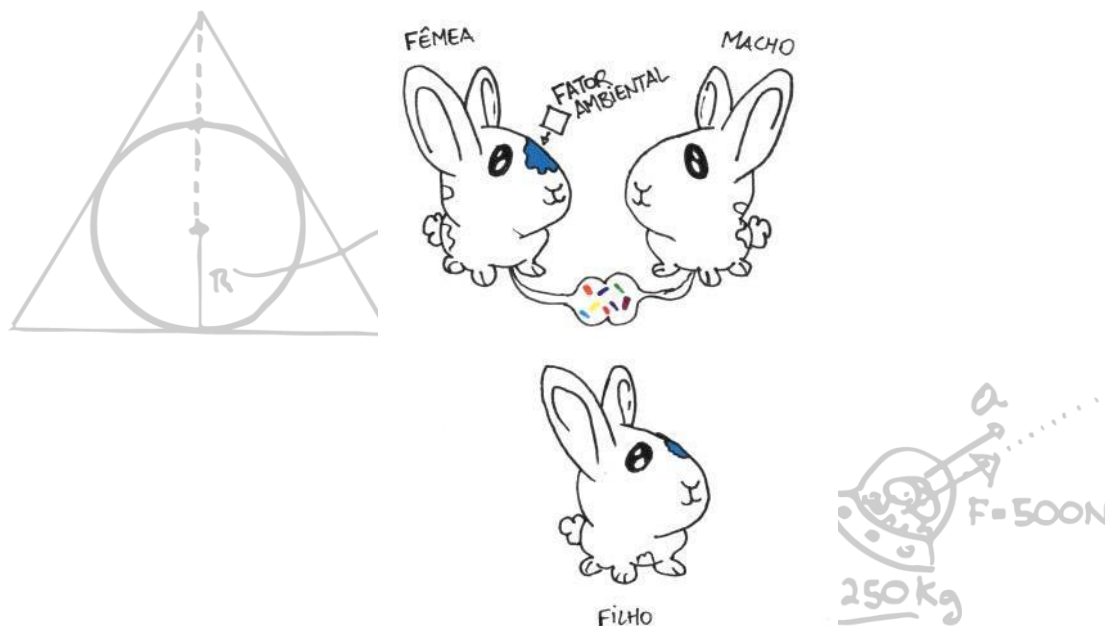


FIGURA 01: CONFORME A TEORIA DA PANGÊNESE, PARTÍCULAS REPRESENTATIVAS (GÊMULAS) DAS CARACTERÍSTICAS DE UM ORGANISMO SE ACUMULAM EM SEUS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS. A GÊMULAS DE CADA INDIVÍDUO SE COMBINAM APÓS A FECUNDAÇÃO. NO ESQUEMA MOSTRADO, UM FATOR AMBIENTAL (QUADRADO) INDUZ UMA ALTERAÇÃO NA FÊMEA, A ALTERAÇÃO É UMA MANCHA AZUL NO ROSTO. AS GÊMULAS PRODUZIDAS POR ESSA PARTE DO CORPO SERÃO ENTÃO MODIFICADAS (A CARACTERÍSTICA PODE SER TRANSMITIDA PARA OS FILHOS). PERCEBA QUE O EFEITO É “DILUÍDO” (O FILHO DO CASAL NÃO POSSUI UMA MANCHA AZUL TÃO GRANDE). ISSO SERIA EXPLICADO EM PARTE, PORQUE GÊMULAS DA FÊMEA PRODUZIDAS ANTES NÃO SÃO MODIFICADAS E TAMBÉM, PORQUE O MACHO NÃO POSSUI ESSAS GÊMULAS TAMBÉM MODIFICADAS.

Weismann não concordava com essa teoria proposta por Darwin e formulou outra teoria sobre herança chamada de teoria do **germoplasma**. A teoria de Weismann separava as células em dois grandes grupos: as **somáticas** e as **germinativas**. Segundo essa teoria, modificações sofridas nas células somáticas (do corpo) não são transmitidas para os filhos. Apenas modificações sofridas nas células germinativas poderiam ser transmitidas e, além disso, o uso ou desuso das diferentes partes do corpo não causam modificações semelhantes nas células da linhagem germinativa. Assim, a possibilidade de herança de caracteres adquiridos foi removida das ideias evolutivas. O conceito de **Neodarwinismo** é esse (pelo menos para alguns autores). Uma reformulação nas ideias de Darwin que não incorporava herança de caracteres adquiridos.

Galera, em suas provas, quando cair uma questão comparando Darwin e Lamarck, provavelmente a resposta certa vai associar Darwin com seleção natural e Lamarck com uso, desuso e herança de caracteres adquiridos. Darwin usava herança de caracteres adquiridos eventualmente, mas a seleção natural era um mecanismo muito mais importante no seu pensamento. Então não se confundam! Neodarwinismo, como o nome já mostra, incorpora as ideias de Darwin, incluindo a seleção natural (até enfatiza mais ela), mas exclui a possibilidade de herança de caracteres adquiridos.

Neodarwinismo

Darwinismo sem herança de caracteres adquiridos

QUADRO 01: DEFINIÇÃO SIMPLES DE NEODARWINISMO

Weismann realizou, durante quase dois anos, experimentos usando roedores com o objetivo de testar efeitos hereditários de caracteres adquiridos. Ele media as caudas de camundongos, depois cortava as caudas (pois é!) e deixava eles se reproduzirem. Quando os filhotes dos camundongos com caudas cortadas cresciam ele media as caudas deles também. Ele acabou medindo caudas de mais de 900 roedores. O que descobriu? Que ter a cauda cortada (uma característica adquirida) não fazia a cauda diminuir de tamanho ou desaparecer ao longo das gerações.

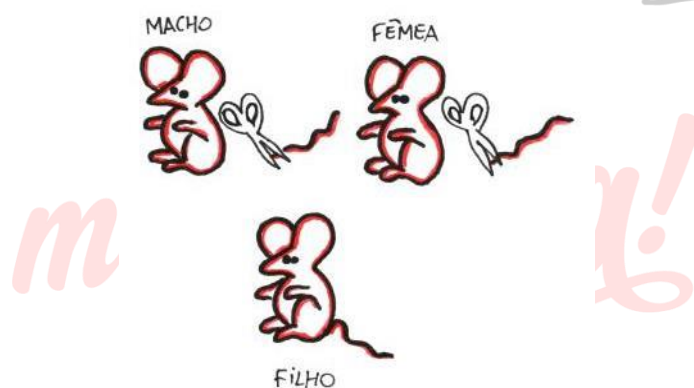
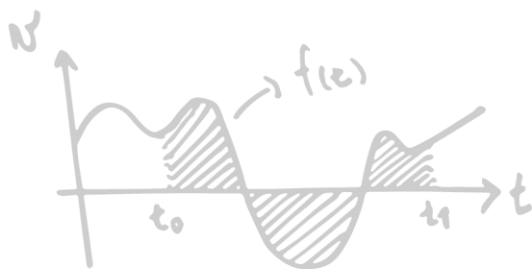


FIGURA 02: EXPERIMENTO DE WEISMANN. NOTE QUE ROEDORES QUE TIVERAM SUAS CAUDAS CORTADAS CONTINUARAM TENDO FILHOS QUE POSSUÍAM CAUDAS.

Esse é um dos experimentos clássicos utilizados para refutar a herança de caracteres adquiridos. Todavia, é possível que um “lamarckista” diga que isso não conta, pois só são transmitidas características que os organismos se “esforçam” para adquirir, o que não é o caso de amputações.



DARWIN E MENDEL

Como comentado, Darwin não possuía uma boa teoria para explicar a hereditariedade. Por outro lado, Gregor Mendel havia proposto um modelo que explicava bem a herança de várias características. Existe uma discussão sobre se Darwin chegou a ler os trabalhos de Mendel e é bem possível que pelo menos uma leitura rápida ele tenha feito. Contudo, ele acabou não se dando conta da importância das ideias de Mendel. O motivo disso não é tão difícil de entender. Mesmo após a redescoberta dos trabalhos de Mendel, cientistas acreditavam que as ideias dos dois não eram compatíveis. Demorou um tempo até ocorrer a associação clássica que entendemos atualmente entre genética e evolução.

De forma geral, pode-se dizer que a genética explica de onde vem a variabilidade que sofre seleção natural. Além disso, a genética também explica como ocorre a transmissão de certas características hereditárias. De forma bem superficial, podemos dizer que essa unificação das ideias neodarwinistas, mendelianas e alguns de seus desdobramentos, que envolveram biólogos das mais diversas áreas (genética, paleontologia, taxonomia, biogeografia, zoologia, botânica), é chamada de **síntese moderna** ou **teoria sintética da evolução** (porque é uma síntese de ideias vindas de diferentes áreas). Digo “bem superficial”, pois tudo isso ocorreu ao longo de boa parte do século XX e daria para separar em diferentes fases. Enfim, não temos muito espaço para discutir isso aqui. Caso queira se aprofundar mais no assunto, leia o livro: Biologia, Ciência Única, de Ernst Mayr (o capítulo 7 trata especificamente disso e é de fácil leitura). Antes de falar sobre a Teoria Sintética da Evolução, saiba que é muito comum encontrar livros e questões que tratam ela como sinônimo de neodarwinismo. Em termos históricos isso não está muito correto. A exclusão da herança de caracteres adquiridos, compatibilização com as ideias mendelianas e outras reformulações ficam todas no mesmo barco. Então, leve essa utilização como termos sinônimos e acerte a questão!

TEORIA SINTÉTICA DA EVOLUÇÃO

A Teoria Sintética da Evolução também pode ser chamada de Síntese Moderna ou **Teoria Moderna da Evolução**. Os mecanismos (já vamos falar deles) relacionados com essa teoria são de forma geral os mais aceitos atualmente para explicar como a evolução ocorre. Existe a discussão na comunidade científica sobre a importância relativa desses mecanismos no processo evolutivo e se são os únicos relacionados com as mudanças evolutivas, ou seja, discussão sobre COMO a evolução ocorre. A despeito disso, a esmagadora maioria da comunidade científica não tem dúvidas de que a evolução ocorre. É fato que as espécies mudam ao longo do tempo.

Da perspectiva da síntese moderna, podemos entender evolução também como mudança, mas vamos utilizar uma definição mais específica de mudança. Vai ocorrer evolução quando as **frequências alélicas de uma população mudam ao longo das gerações**. Assim, os **mecanismos evolutivos** são fatores que alteram as frequências gênicas (alélicas) da população ao longo das gerações. Que fatores são esses?

FATORES (OU MECANISMOS) EVOLUTIVOS

Os fatores evolutivos podem ser compreendidos de acordo com a sua relação com a variabilidade genética. Vamos estudar os cinco mecanismos mais enfatizados: **mutações**, **recombinação gênica**, **fluxo gênico**, **deriva genética** e **seleção natural**. Os dois primeiros fatores são importantes porque originam variabilidade genética. Os três últimos alteram as frequências dos alelos nas populações. Explicar a origem da variabilidade é importante para a biologia evolutiva. Para a seleção natural ocorrer precisa existir variação hereditária nas populações. Assim, a variabilidade é um pré-requisito para a evolução como ocorre em nosso planeta (e em outros, caso possuam vida).

MUTAÇÕES

Uma **mutação** pode ser entendida como qualquer mudança no DNA de um indivíduo. Essas mutações podem inserir novos alelos/genes em uma população. Perceba então, que mutações podem ser consideradas como a fonte primária de variabilidade genética. Todos os organismos vivos estão sujeitos a mutações. De forma geral, uma mutação acaba sendo danosa (ruim para o indivíduo) ou neutra (sem grandes efeitos). Eventualmente pode ocorrer uma mutação que traga vantagem adaptativa ao organismo, uma mutação benéfica, ou o ambiente pode mudar e uma mutação antes pouco vantajosa passa a ser vantajosa. Mutações também podem inserir novamente alelos que foram perdidos através de outros mecanismos. Dessa forma, mutações podem tanto originar variação, quanto manter a variabilidade genética de uma população.

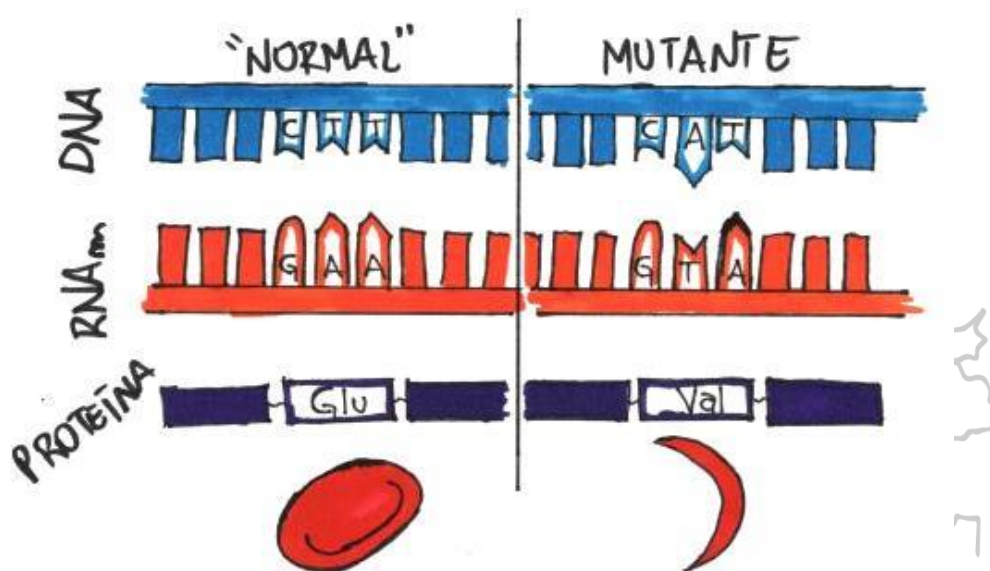


FIGURA 03: EXEMPLO DE MUTAÇÃO. UM DOS NUCLEOTÍDEOS "T" DO DNA NÃO MUTANTE É SUBSTITUÍDO POR UM NUCLEOTÍDEO "A" NO DNA MUTANTE. ISSO CAUSA UMA MUDANÇA NO RNAM QUE VAI INFORMAR UM AMINOÁCIDO DIFERENTE NA COMPOSIÇÃO DA PROTEÍNA (NO CASO A HEMOGLOBINA). ISSO CAUSA UMA MUDANÇA NO FORMATO DA HEMÁCIA. PESSOAS COM HEMACIAS ASSIM POSSUEM ANEMIA FALCIFORME.

Um aspecto importante de ter em mente é que as mutações além de serem **eventos raros**, podem ser compreendidas como **eventos aleatórios**. Dessa forma, não é possível, a partir de aplicação de fatores que aumentem a taxa de mutação (como radiação), causar uma mutação específica para alguma característica. Você consegue aumentar a taxa geral de mutações, mas pode ser que a mutação de interesse nunca apareça.

Em organismos multicelulares, para que uma mutação passe para as próximas gerações ela precisa ocorrer nas células germinativas. Se uma mutação ocorrer em uma célula somática (como uma célula da pele) ela não vai ser transmitida. Isso é uma regra mais “forte” em animais, uma vez que em plantas e fungos, novos indivíduos podem se originar de diferentes linhagens celulares.

Também podemos separar as mutações entre as **gênicas** e as **cromossômicas**. As gênicas são as que estamos falando até agora. São mutações que acabam alterando uma única base do DNA, sendo por isso também chamadas de **mutações de ponto**. Mutações em grande escala (chamadas de cromossômicas) pode eliminar, quebrar, ou reestruturar cromossomos inteiros. Essas mutações apresentam grande probabilidade de serem deletérias. Em alguns casos, podem ser benéficas e uma fonte de variabilidade. Por exemplo, se um gene for totalmente duplicado, uma das cópias pode sofrer mutações enquanto a outra continua funcional. Eventualmente a cópia que sofre mutações pode apresentar uma função nova.

Como já comentado, mutações são eventos raros. Logo, geralmente a taxa de mutação nos mais diferentes organismos não é muito elevada. Para você ter uma ideia, uma taxa de uma mutação por locus a cada mil zigotos de uma geração é considerada alta. Mesmo assim, se você pensar na grande quantidade de material genético em um organismo, mutações mesmo em pequenas taxas podem ao longo do tempo resultar em muita variabilidade.

RECOMBINAÇÃO GÊNICA

A **reprodução sexuada** possui a vantagem de proporcionar variabilidade genética. Isso ocorre, pois os indivíduos produzidos por reprodução sexuada apresentam uma constituição genética diferente dos pais (mesmo sem mutações ocorrerem). Cada pai vai enviar apenas metade de seu material genético para os filhos. Então, nos filhos o material genético pode ser visto como uma “mistura” do material genético de ambos os pais. Imagine o material genético dos pais e dos filhos como um baralho. O baralho do filho vai ter metade das cartas vindas do baralho de cada pai. Essa “mistura” de genes/alelos provenientes de cada pai é chamada de **recombinação gênica**. A recombinação gênica não vai inserir novos alelos na população, como ocorre com a mutação, entretanto ela vai gerar variabilidade introduzindo novos arranjos genéticos nos indivíduos (baralhos que utilizam as mesmas cartas mas com composições variadas delas). A recombinação gênica é explicada através do processo de **segregação independente dos cromossomos** durante a meiose (veja no esquema abaixo).



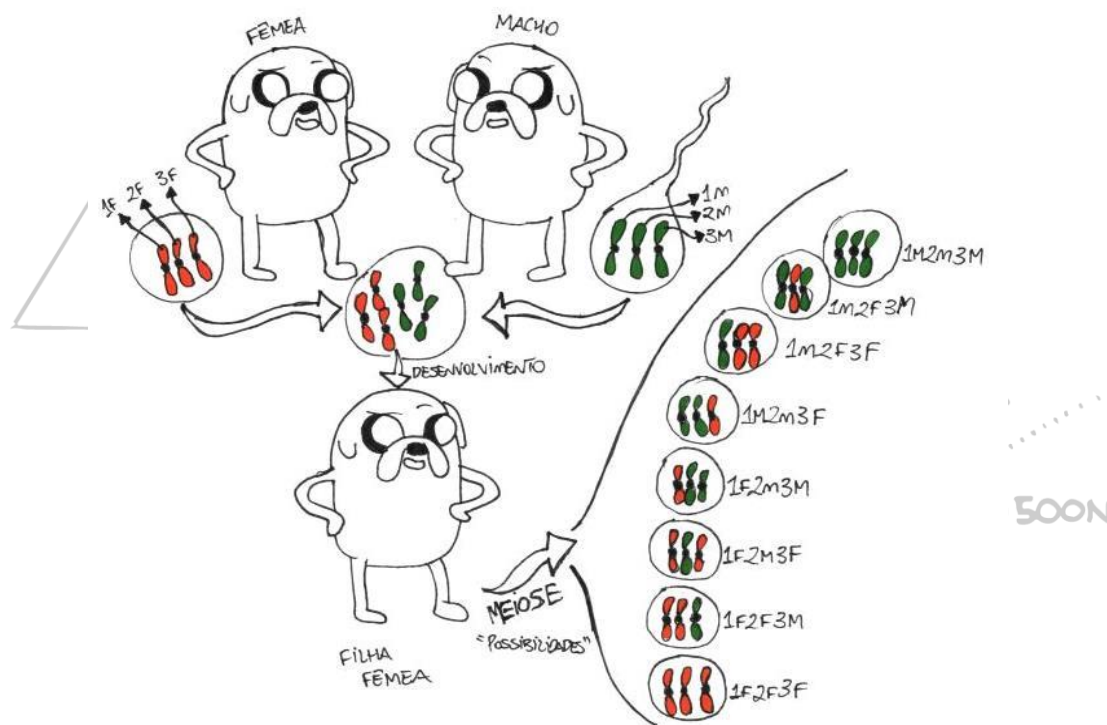
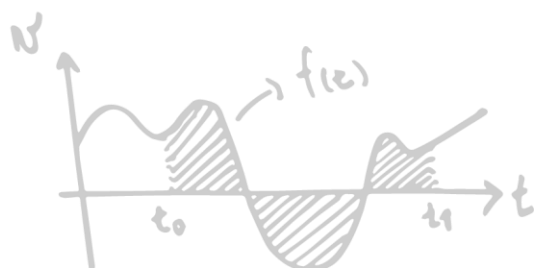


FIGURA 04: ESQUEMA PARA REPRESENTAR O PROCESSO DE SEGREGAÇÃO INDEPENDENTE DOS CROMOSSOMOS HOMÓLOGOS E A CONSEQUENTE VARIABILIDADE PROPORCIONADA. NESTA ESPÉCIE HIPOTÉTICA O ORGANISMO 2N POSSUI 6 CROMOSSOMOS. DESSES, 3 SÃO DE ORIGEM MATERNA E 3 SÃO DE ORIGEM PATERNA. A PARTIR DOS 6 CROMOSSOMOS RECEBIDOS DOS PAIS, PERCEBAM QUE A FILHA PODE PRODUIR DURANTE A MEIOSE ATÉ 8 GAMETAS COM COMPOSIÇÃO GENÉTICA DIFERENTE. NA ESPÉCIE HUMANA QUE POSSUI 23 PARES DE CROMOSSOMOS, UMA ÚNICA PESSOA TEM O POTENCIAL DE PRODUIR 8.388.608 GAMETAS DIFERENTES. ISSO SEM LEVAR EM CONSIDERAÇÃO O CROSSING-OVER.

Além da segregação independente dos cromossomos, durante a meiose pode ocorrer outro fenômeno que também aumenta a variabilidade genética que é a **permutação (crossing-over)**. Nesse processo, os cromossomos homólogos de ambos os pais vão trocar pedaços durante a meiose.

Tanto a recombinação gênica (reprodução sexuada) como mutações são fatores relacionados com a produção de variabilidade necessária para a evolução ocorrer.



FLUXO GÊNICO

As populações das espécies usualmente não estão totalmente isoladas. Isso significa que indivíduos de uma população podem **migrar** para outra. Essa migração de indivíduos entre populações está relacionada com o **fluxo gênico**. Os genes/alelos de uma população podem ser levados para outra se os indivíduos que migram reproduzem na nova população. Você pode imaginar isso pensando que ocorre uma migração de gametas. Isso pode mudar as frequências alélicas de uma população, tanto inserindo novos alelos, como mudando a proporção dos alelos que já existiam. O fluxo gênico entre duas populações tende a diminuir suas diferenças genéticas. Dessa forma, as duas populações apresentam um **pool gênico** parecido.

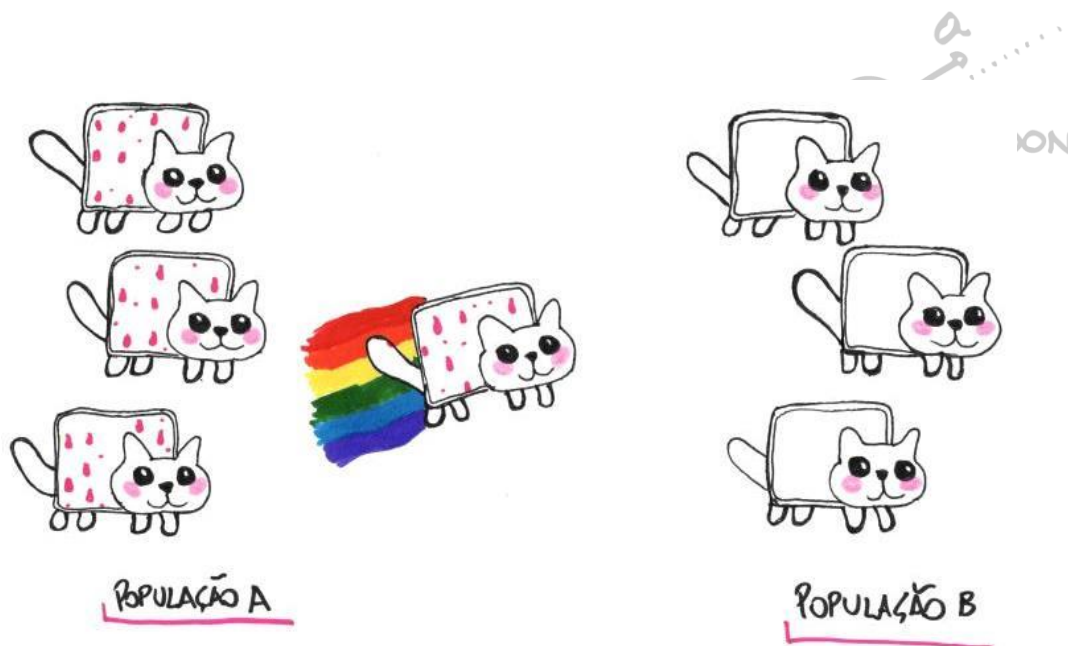


FIGURA 05: OBSERVE QUE UM INDIVÍDUO DA POPULAÇÃO A ESTÁ MIGRANDO PARA A POPULAÇÃO B. ELE PODE INTRODUZIR NOVOS ALELOS NA POPULAÇÃO B, COMO OS RELACIONADOS COM OS PONTOS ROSAS NO CORPO. ALÉM DA INTRODUÇÃO DE NOVOS ALELOS NA POPULAÇÃO B AS FREQUÊNCIAS DOS QUE JÁ EXISTEM PODEM SER ALTERADAS. A POPULAÇÃO DE ORIGEM PODE PERDER ALELOS SE ELES SÓ ESTAVAM PRESENTES NO INDIVÍDUO QUE MIGRA.

O fluxo gênico, assim como mutações, pode inserir novos alelos em uma população. Como o fluxo gênico pode acontecer em taxas mais altas do que as mutações, ele pode ser um fator que altera as frequências alélicas de forma mais direta. Além da entrada de novos alelos em uma população por **imigração** de indivíduos, a **emigração** também pode alterar ou diminuir a diversidade genética da população da qual o indivíduo migrante saiu.



DERIVA GENÉTICA

Deriva genética é basicamente a **mudança aleatória nas frequências dos alelos**. A deriva é um mecanismo de mudanças mais significativo em populações pequenas. Para você entender, imagine uma população que apresente só dois indivíduos. Para um determinado gene, os dois indivíduos são heterozigotos Aa. Eles reproduzem uma vez e os alelos são recombinados de forma aleatória nos filhos. Entretanto em nosso exemplo nenhum dos filhos recebe o alelo “a”. Essa nova geração só apresenta então, o alelo A. Quanto maior o tamanho de uma população, menor a probabilidade disso ocorrer entre uma geração e outra.

A deriva pode ocorrer também quando uma população sofre grandes perdas. Por exemplo, uma enchente, uma erupção vulcânica ou um meteoro podem eliminar boa parte dos indivíduos de uma população, deixando poucos indivíduos sobreviventes. Nesse caso, podemos dizer que ocorreu o **efeito gargalo** ou gargalo populacional. Durante um evento desses, a variabilidade genética de uma população pode diminuir por deriva genética (quem vai sobreviver ou não nessas situações depende do acaso).



FIGURA 06: AS BOLINHAS PRESENTES NAS GARRAFAS REPRESENTAM OS ALELOS QUE EXISTEM NA POPULAÇÃO. NA POPULAÇÃO INICIAL EXISTEM 3 ALELOS (AMARELOS, AZUIS E ROSAS). OCORRE UM EVENTO DE GARGALO E APENAS ALGUNS INDIVÍDUOS SOBREVIVEM. PERCEBA QUE NENHUM INDIVÍDUO COM O ALELO “AMARELO” SOBREVIVEU. ALÉM DISSO, POUCOS ALELOS “AZUIS” RESTARAM. A NOVA POPULAÇÃO ALÉM DE NÃO POSSUIR O ALELO AMARELO AINDA VAI TER UMA FREQUÊNCIA MAIOR DO ALELO ROSA.

Outro efeito parecido e que também está relacionado com a deriva genética ocorre quando poucos indivíduos de uma população acabam por migrar e colonizar um novo local. Como são poucos indivíduos, a probabilidade de que eles possuam toda diversidade genética da população fonte é baixa. Chamamos isso de **efeito fundador**, e na prática ele é equivalente a um

evento de gargalo populacional. Se não ocorrer fluxo gênico entre a população fonte e essa nova população, uma nova espécie pode surgir ao longo das gerações.

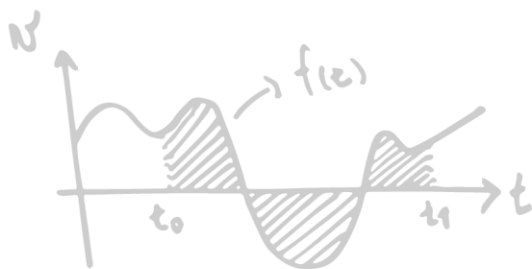
Resumindo, a deriva causa mudanças aleatórias na frequência alélica de uma população que podem diminuir a variabilidade genética. A deriva é um evento aleatório, então mesmo um alelo deletério pode aumentar de frequência ao longo do tempo. O efeito da deriva genética é mais significativo em populações pequenas e existem alguns casos especiais de deriva chamados de efeito gargalo e efeito fundador.

SELEÇÃO NATURAL

Na apostila de evolução anterior, falamos sobre seleção natural de forma geral. Vimos que indivíduos que possuem características vantajosas podem deixar mais descendentes que também possuem essas características se forem herdáveis. No sentido de evolução como mudança na frequência dos alelos, poderia se dizer então, que a seleção natural pode aumentar a frequências de alelos relacionados com características que beneficiam os indivíduos que os possuem. Essa “escolha” de determinados alelos relacionada com a seleção natural é o único mecanismo entre os que falamos que leva ao desenvolvimento de adaptações de forma consistente. De forma geral, você pode pensar assim: mecanismos como mutação e recombinação gênica originam variação que por sua vez vai poder aumentar ou diminuir de frequência devido à seleção natural. Outra forma de pensar é que mutação e recombinação estão relacionadas com a origem da variação enquanto mecanismos como seleção natural e deriva genética estão relacionados com o destino da variação. A seleção natural pode atuar de diferentes formas em uma população, produzindo resultados variáveis.

SELEÇÃO ESTABILIZADORA

A **seleção estabilizadora** possui esse nome porque “estabiliza” o valor de determinada característica podendo diminuir a variação. Ela diminui a variação (que surge por mutação, recombinação ou fluxo gênico) sem alterar a média. Um exemplo seria o peso dos bebês na espécie humana. Bebês que ao nascer possuem peso muito abaixo ou muito acima da média têm menor probabilidade de sobreviver. A seleção natural favorece então os pesos intermediários.



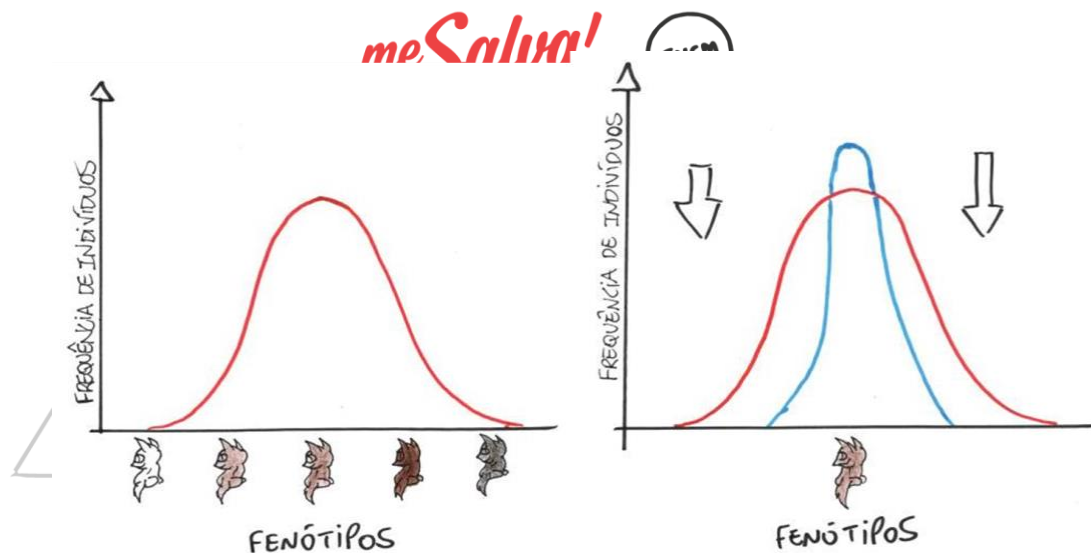


FIGURA 07: NO PRIMEIRO GRÁFICO VOCÊ PERCEBE A DISTRIBUIÇÃO EM TERMOS DE FREQUÊNCIA DE CINCO POSSÍVEIS FENÓTIPOS EM UMA POPULAÇÃO DE RAPOSAS. O FENÓTIPO MARROM MÉDIO É O MAIS FREQUENTE, SEGUIDO PELOS FENÓTIPOS MARROM CLARO E MARROM ESCURO. OS FENÓTIPOS BRANCO E PRETO SÃO OS MENOS FREQUENTES. NO SEGUNDO GRÁFICO, VOCÊ PODE VER O QUE ACONTECERIA CASO ESSA POPULAÇÃO PASSASSE POR SELEÇÃO ESTABILIZADORA. OS INDIVÍDUOS COM FENÓTIPO MÉDIO VÃO TER VANTAGENS. AS GRANDES SETAS REPRESENTAM SELEÇÃO CONTRÁRIA OCORRENDO COM OS INDIVÍDUOS QUE POSSUEM OS FENÓTIPOS MAIS DISTANTES DO MÉDIO. NO SEGUNDO GRÁFICO, A LINHA VERMELHA FOI MANTIDA PARA REPRESENTAR A DISTRIBUIÇÃO DOS FENÓTIPOS DA POPULAÇÃO ORIGINAL ENQUANTO A LINHA AZUL MOSTRA A FREQUÊNCIA APÓS A SELEÇÃO ESTABILIZADORA.

Outro exemplo seria o da anemia falciforme em regiões endêmicas para malária. O alelo relacionado com a anemia falciforme é altamente prejudicial quando em homozigose e os indivíduos que o possuem apresentam quadros severos de anemia e usualmente morrem antes de reproduzir. Você poderia esperar, então que esse alelo ocorresse em frequências muito baixas. Isso ocorre na maior parte de nosso do das regiões habitadas por humanos.[1] Mas existem exceções. Em locais onde a malária é uma doença comum, o alelo para anemia falciforme aparece em frequências mais elevadas. Isso está relacionado com o fato de que pessoas que são heterozigotas (possuem o alelo que causa anemia falciforme, mas também o alelo “normal”) são mais resistentes à doença do que pessoas que são homozigotas para o alelo “normal”. As pessoas heterozigotas, apesar de possuírem quadros mais brandos de anemia, podem deixar mais descendentes do que pessoas sem o alelo para a anemia, mas que morrem devido à malária. Nesses casos a seleção natural favorece o genótipo intermediário.

SELEÇÃO DIRECIONAL

Caso os indivíduos que possuem o fenótipo em um dos extremos da distribuição deixam mais descendentes do que os demais, o valor médio da característica fenotípica em questão vai ser “deslocado” para esse extremo. No caso de esse tipo de seleção persistir por muito tempo, podemos chamar essa mudança da característica de uma **tendência evolutiva** (isso não significa que vai ser assim para sempre). A **seleção direcional** pode ser relacionada a alterações no ambiente ou à colonização de um novo local. Nesses contextos, fenótipos que antes não eram



tão vantajosos podem ser mais vantajosos após essas mudanças. A evolução da camuflagem pode ser vista inicialmente como seleção direcional. No passado alguns indivíduos de uma população que apresentavam um fenótipo pouco frequência, mas que era mais parecido com a coloração de fundo do ambiente começaram a deixar mais descendentes. Ao longo de muitas gerações de seleção direcional os indivíduos da população ficaram cada vez mais parecidos (camuflados) com a coloração de fundo do ambiente.

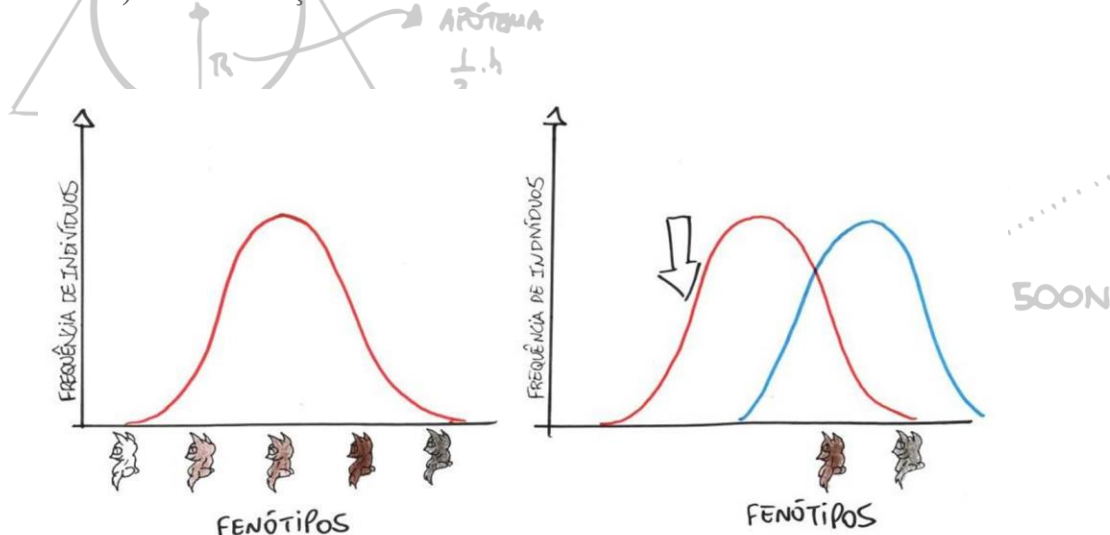


FIGURA 08: NO SEGUNDO GRÁFICO VOCÊ PODE VER O QUE ACONTECERIA CASO ESSA POPULAÇÃO PASSASSE POR SELEÇÃO DIRECIONAL. OS INDIVÍDUOS COM FENÓTIPO EM UM DOS EXTREMOS VÃO TER VANTAGENS. A GRANDE SETA REPRESENTA SELEÇÃO CONTRA FENÓTIPOS QUE NÃO ESTÃO NESTE EXTREMO. NESTE SEGUNDO GRÁFICO, A LINHA VERMELHA FOI MANTIDA PARA REPRESENTAR A DISTRIBUIÇÃO DOS FENÓTIPOS DA POPULAÇÃO ORIGINAL ENQUANTO A LINHA AZUL MOSTRA A FREQUÊNCIA APÓS A SELEÇÃO DIRECIONAL.

Outros exemplos de seleção direcional podem ser a evolução de linhagens de bactérias resistentes a antibióticos. Uma população de bactérias acaba infectando uma pessoa. A pessoa começa a tomar antibióticos e as bactérias que por algum motivo são resistentes podem aumentar de frequência na população. A mesma lógica pode ser aplicada a evolução de insetos resistentes a inseticidas.

SELEÇÃO DISRUPTIVA

Na seleção direcional, os indivíduos com características em um dos extremos de distribuição são selecionados. Já na **seleção disruptiva** são selecionados os indivíduos em ambos os extremos de distribuição para uma determinada característica. Quando isso ocorre, esses indivíduos deixam mais descendentes do que os que estão próximos da média. Esse tipo de seleção é interessante porque ela aumenta a variação da população.

Alguns exemplos podem ser verificados em plantas que crescem próximas de minas. O solo desses locais pode estar contaminado com metais pesados. Quando isso ocorre a fronteira entre a área contaminada e não contaminada é claramente observada. Algumas plantas dessas regiões apresentam alguns indivíduos que se desenvolvem bem no solo contaminado enquanto outros se desenvolvem bem no solo não contaminado. Através de seleção disruptiva, dois fenótipos diferentes de plantas são selecionados. As plantas “médias”, que talvez fossem mais ou menos adaptadas para ambos os tipos de solo, não competem bem com as outras.

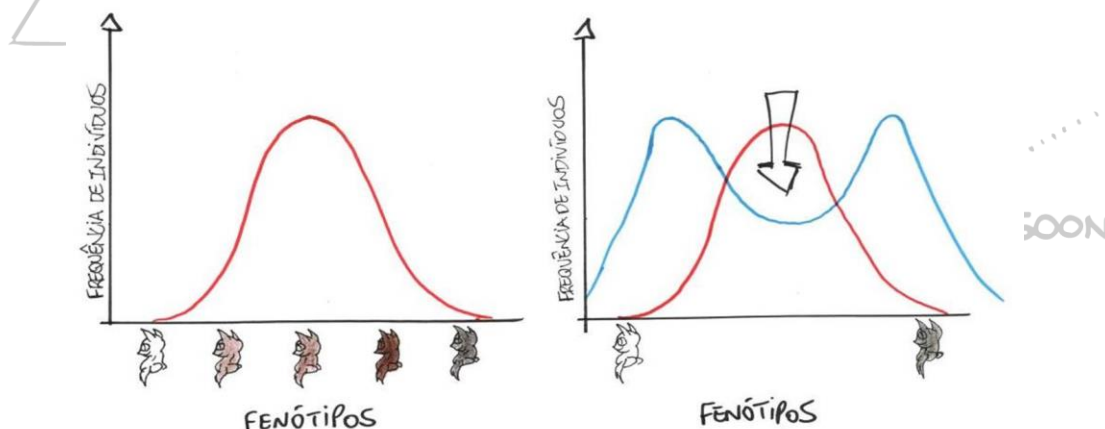


FIGURA 09: NO SEGUNDO GRÁFICO VOCÊ PODE VER O QUE ACONTECERIA CASO ESSA POPULAÇÃO PASSASSE POR SELEÇÃO DISRUPTIVA. OS INDIVÍDUOS COM FENÓTIPOS EM AMBOS OS EXTREMOS VÃO TER VANTAGENS. A GRANDE SETA REPRESENTA SELEÇÃO CONTRA INDIVÍDUOS COM FENÓTIPOS INTERMEDIÁRIOS. NESTE SEGUNDO GRÁFICO A LINHA VERMELHA FOI MANTIDA PARA REPRESENTAR A DISTRIBUIÇÃO DOS FENÓTIPOS DA POPULAÇÃO ORIGINAL ENQUANTO A LINHA AZUL MOSTRA A FREQUÊNCIA APÓS A SELEÇÃO DISRUPTIVA.

Imagine um exemplo hipotético de uma espécie de grilos com coloração verde que migre para um novo ambiente. Nesse novo ambiente, existem predadores que conseguem visualizar melhor verde-médios, enquanto os verde-claros e verde-escuros são menos predados. Novamente o fenótipo médio apresenta uma desvantagem e os fenótipos extremos são favorecidos.

Outro exemplo possível de seleção disruptiva está relacionado com o tamanho do bico em uma espécie de tentilhão (*Pyrenestes ostrinus*). Essa espécie se alimenta de sementes de juncos. Pássaros com bicos grandes conseguem se alimentar de forma eficiente de sementes grandes de uma espécie de junco. Pássaros com bicos pequenos se alimentam de forma eficiente (mais do que pássaros com bicos grandes) das sementes pequenas de outra espécie de junco. As aves que nascem com bicos intermediários não conseguem se alimentar muito bem de nenhum dos dois tipos de sementes.

O tipo de distribuição com dois picos, como no caso dos bicos, é chamada de distribuição bimodal (olhe novamente o gráfico de seleção disruptiva). Como a seleção disruptiva aumenta a variação de uma população, ela pode ter uma importância na formação de novas espécies.

Resumindo, a seleção estabilizadora confere vantagem para indivíduos com fenótipo médio (intermediário). Já a seleção direcional favorece indivíduos com fenótipo que se desviam da média para uma das extremidades de distribuição. A seleção disruptiva favorece indivíduos com fenótipos em ambas as extremidades mas não os indivíduos com fenótipos médios.



A **seleção sexual** pode ser considerada outro tipo de mecanismo evolutivo. É muito comum encontrar livros que tratam a seleção sexual como um caso especial, um subtipo de seleção natural, entretanto isso não é consenso e a seleção sexual ser tratada como algo diferente de seleção natural. Isso, porque esse conceito foi proposto exatamente para dar conta de observações que através de seleção natural são difíceis de explicar. Por exemplo, de que forma uma cauda grande e chamativa ajuda um pavão a sobreviver? A partir de seleção sexual fica mais simples explicar o desenvolvimento de estruturas que parecem dispendiosas, inúteis ou deletérias para a sobrevivência de um organismo, pois essas características, apesar de não estarem diretamente relacionadas com vantagens na sobrevivência, aumentam o **sucesso reprodutivo** dos organismos que as possuem fazendo com que deixem mais descendentes do que os que não a possuem. No caso dos pavões, a explicação é que as fêmeas preferem acasalar com pavões machos que possuem uma cauda grande e chamativa. Assim, um pavão macho que não apresenta uma cauda assim até pode sobreviver um bom tempo, mas não vai deixar descendentes. De forma sintética, a seleção sexual ocorre quando indivíduos com determinada característica conseguem parceiros sexuais em uma frequência maior do que aqueles sem essa característica. Uma das consequências da seleção sexual é o **dimorfismo sexual**. Dimorfismo sexual significa que vão existir diferenças no fenótipo de machos e fêmeas de uma espécie (normalmente as relacionadas a características sexuais secundárias). Exemplos comuns envolvem diferenças no tamanho, comportamento, coloração, ornamentos, etc.



FIGURA 10: EXEMPLO DE UMA ESPÉCIE HIPOTÉTICA DE AVE QUE APRESENTA DIMORFISMO SEXUAL. É COMUM ENTRE AVES OS MACHOS APRESENTAREM COLORAÇÃO E ORNAMENTOS MAIS CHAMATIVOS QUE AS FÊMEAS. A SELEÇÃO SEXUAL É UTILIZADA PARA EXPLICAR ESSE PADRÃO.

A seleção sexual pode ser **intrasexual** (relacionada com indivíduos de um mesmo sexo) quando ocorre competição por parceiros do sexo oposto. Exemplos mais conhecidos desse tipo de seleção envolvem machos que competem por fêmeas (mas pode ser o oposto também). Esse tipo de seleção pode resultar no desenvolvimento de estruturas que auxiliem na competição, como tamanhos maiores ou chifres.

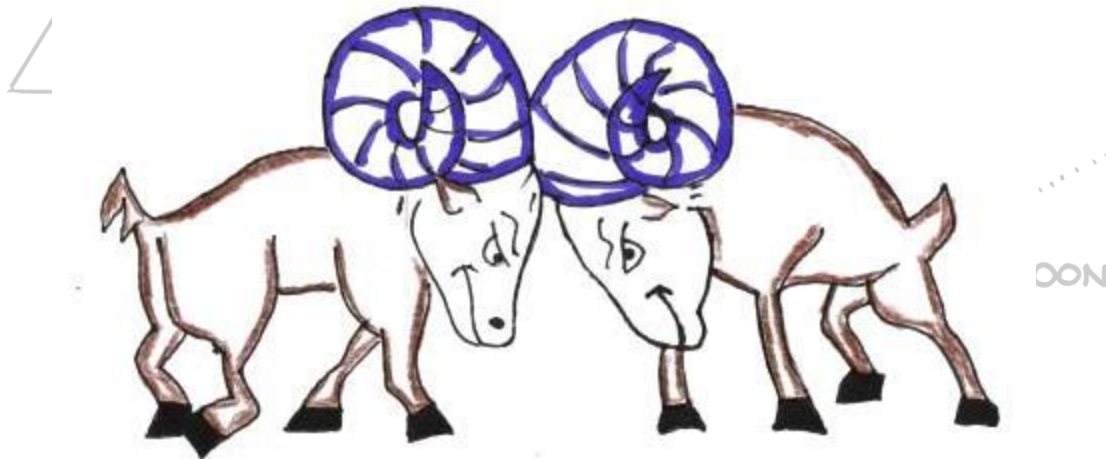


FIGURA 11: REPRESENTAÇÃO DE ESTRUTURAS (CHIFRES) E COMPORTAMENTO RELACIONADOS COM SELEÇÃO INTRASEXUAL.

Já na seleção **intersexual** (entre sexos), indivíduos de um sexo selecionam parceiros. A cauda do pavão é um exemplo, no qual as fêmeas selecionam os machos com caudas grandes e vistosas. Na figura anterior que mostra o dimorfismo sexual entre uma espécie hipotética de ave também podemos ver um exemplo de seleção intersexual.

Uma das hipóteses para explicar porque a seleção sexual ocorre está relacionada com possibilidade da característica selecionada indicar a presença de “bons genes”, sendo um indicativa de qualidade genética do parceiro.

COEVOLUÇÃO

As espécies podem afetar a evolução umas das outras de forma recíproca. Quando isso ocorre, falamos em **coevolução**. É muito comum em espécies que possuem um relacionamento ecológico próximo e as mudanças evolutivas que ocorrem em uma das espécies influenciam as mudanças evolutivas da outra (e vice-versa). Dependendo da relação ecológica estabelecida entre as espécies podemos ver alguns padrões comuns de coevolução. Entre elas estão as relações estabelecidas entre **predadores e presas**, **parasitas e hospedeiros** e muitos casos de interações entre **insetos e plantas**. A coevolução entre insetos e plantas pode beneficiar ambas as espécies nos casos de **polinização**, mas também pode estar relacionada com a **herbivoria**. Nesses casos, ao mesmo tempo em que as plantas são selecionadas no sentido de desenvolver

compostos tóxicos que dificultem serem ingeridas pelos insetos, desenvolvem mecanismos de defesa. Você pode compreender essa relação com uma interação entre predador e presa. Um exemplo muito comum de coevolução desse tipo envolve predadores como grandes felinos e suas presas. Digamos que as presas se tornem mais rápidas, isso gera uma pressão de seleção para que o predador se torne mais rápido também e consiga capturar as presas. Esse tipo de processo pode ser chamado metaforicamente de **corrida armamentista**.



FIGURA 12: REPRESENTAÇÃO DA RELAÇÃO ECOLÓGICA QUE RESULTA EM COEVOLUÇÃO ENTRE PREDADORES E PRESAS.

Nesse contexto, você também pode se deparar o termo “rainha vermelha” em referência ao livro Alice Através do Espelho. Neste livro, você encontra a frase “veja você, é preciso correr tanto quanto se consegue para ficar no mesmo lugar”. Perceba que isso descreve bem a relação comentada sobre a relação entre predadores e presas, por exemplo, uma vez que uma melhora no “ataque” do predador gera uma resposta na melhora da “defesa” da presa. Assim, os organismos ficam mudando (“correndo tanto quanto se consegue”), mas acabam mantendo uma relação semelhante ao longo do tempo (“para ficar no mesmo lugar”).

GENÉTICA DE POPULAÇÕES

Como mencionado anteriormente, a síntese moderna enfatiza a evolução como mudança nas **frequências alélicas** de uma população. É possível estimar as frequências alélicas em indivíduos que se cruzam dentro de uma população geograficamente definida (chamada de população mendeliana). Além de frequências alélicas também podemos falar em **frequências genotípicas**. A frequência de um determinado alelo pode ser calculada com a seguinte fórmula:

$$\text{Frequência de um alelo} = \frac{\text{Nº total desse alelo}}{\text{Nº total de alelos para esse locus}}$$

Perceba que a frequência de um alelo corresponde ao número de cópias desse alelo na população dividido pelo número total de alelos desse gene que existem na população. Vamos

ver um exemplo para ficar mais claro. Imagine que em uma população exista um gene com dois possíveis alelos (“A” e “a”). Nessa população existem 1000 indivíduos, sendo que desses, 240 possuem o genótipo homozigoto dominante AA, 400 possuem o genótipo heterozigoto Aa e 360 o genótipo homozigoto recessivo aa. Como saber a frequência de A e de a? Vamos usar a fórmula, começando com o alelo A. Se temos 240 indivíduos AA, isso significa que temos 480 alelos A, uma vez que cada indivíduo AA possui dois alelos A. Além disso, temos 400 indivíduos Aa, mas como esses só possuem um alelo A, adicionamos mais 400 alelos A em nossa conta. Como os indivíduos aa não possuem alelos A eles não somam alelos desse tipo na conta. Somando o número de alelos dos indivíduos AA (480) com os alelos dos indivíduos Aa (400) temos um total de 880 alelos do tipo A nessa população. Para ter a frequência do alelo A então dividimos esse valor pelo número total de alelos da população. O número total de alelos nesse caso é de 2000, porque em uma população com 1000 indivíduos, cada um com dois alelos, temos o valor de 2000. A fórmula vai ficar então com os seguintes valores:

$$\text{Frequência de um alelo} = \frac{880}{2000}$$

E o resultado é:

$$\text{Frequência de um alelo} = 0,44$$

A frequência do alelo A é, portanto, de 0,44 ou 44%.

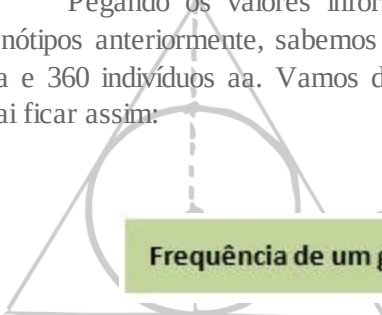
E a frequência do alelo a? Bem, você poderia utilizar o mesmo raciocínio, mas alterando os valores na fórmula de acordo com o total de alelos a, ou poderia simplesmente utilizar a fórmula $p + q = 1$. Nessa fórmula, p representa a frequência do alelo A e q a do alelo a. Então ficaria $0,44 + q = 1$. Nesse caso o valor de q é de 0,56, ou seja, 56% de alelos a nessa população.

As frequências alélicas também podem ser chamadas de **frequências gênicas**. Não confunda essas frequências com a frequência genotípicas que é a frequência de cada genótipo na população. Em nosso exemplo com os alelos “A” e “a”, existem três genótipos possíveis: AA, Aa e aa. Para calcular a frequência de cada um desses genótipos, podemos utilizar a seguinte fórmula:

$$\text{Frequência de um genótipo} = \frac{\text{Nº de indivíduos com o genótipo}}{\text{Nº de indivíduos da população}}$$

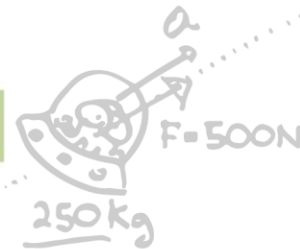


Pegando os valores informados para o número de indivíduos com cada um desses genótipos anteriormente, sabemos que na população existem 240 indivíduos AA, 400 indivíduos Aa e 360 indivíduos aa. Vamos descobrir utilizando a fórmula a frequência de indivíduos AA. Vai ficar assim:


$$\text{Frequência de um genótipo} = \frac{240}{1000}$$

Resultado:

$$\text{Frequência de um genótipo} = 0,24$$



A frequência de do genótipo (genotípica) AA é então, 0,24 ou 24%. Utilizando a mesma fórmula para os outros dois genótipos, você encontra uma frequência de 0,4 (40%) para o genótipo Aa e 0,36 (36%) para o genótipo aa.

Bom galera, tanto as frequências gênicas como as genotípicas formam a estrutura genética de uma população. As frequências gênicas nos ajudam a compreender a quantidade de variação genética, enquanto as frequências genotípicas mostram a forma como essa variação genética está distribuída entre os diferentes indivíduos.

EQUILÍBRIO DE HARDY-WEINBERG

Pessoal, conforme a síntese moderna, a evolução atua alterando as frequências gênicas de uma população ao longo das gerações. Essas frequências podem ser alteradas pelos diferentes mecanismos evolutivos que descrevemos anteriormente. Agora, se nenhum desses mecanismos está agindo sobre a população, as frequências dos alelos e genótipos permanecem constantes ao longo das gerações. Dois pesquisadores (Hardy e Weinberg), trabalhando de forma independente, chegaram a essa conclusão e a uma equação utilizada para compreender de que forma isso acontece. Antes de falar sobre a equação, vamos entender as condições para que ocorra o **equilíbrio gênico** (ou equilíbrio de **Hardy-Weinberg**). Como mencionado, os fatores evolutivos não podem estar influenciando a população e alterando suas frequências alélicas/genotípicas. Dessa forma, as condições para o equilíbrio de Hardy-Weinberg são:



1. **Ausência de mutações:** mutações alteram as frequências alélicas transformando um “a” em um “A”, por exemplo, ou inserem novos alelos.
2. **Cruzamentos aleatórios:** os indivíduos se reproduzem aleatoriamente com qualquer outro indivíduo do sexo complementar. Caso ocorram cruzamentos preferenciais, por seleção sexual, por exemplo, alguns alelos/genótipos podem aumentar de frequência ao longo das gerações.
3. **Tamanho populacional grande (infinito):** a deriva genética afeta mais significativamente populações pequenas. Dessa forma, quanto maior o tamanho de uma população menor a probabilidade das frequências alélicas serem alteradas por deriva.
4. **Ausência de fluxo gênico:** a população deve estar isolada sem a imigração ou emigração de indivíduos que poderiam causar a introdução ou remoção de alelos.
5. **Ausência de seleção sexual:** não pode existir sobrevivência diferencial de organismos ou os alelos/genótipos associados vão aumentar de frequência na população.

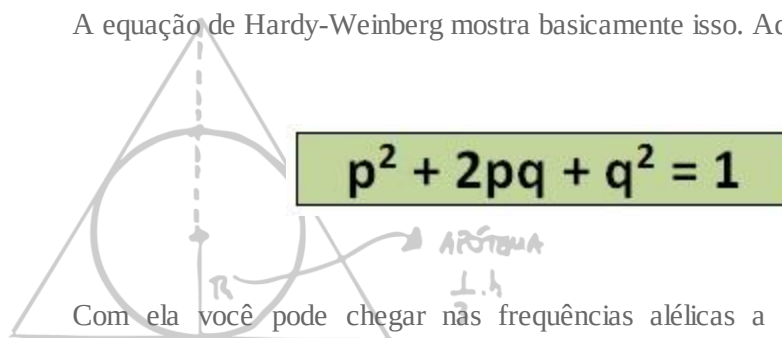
Caso essas condições sejam atendidas, as frequências alélicas são constantes ao longo das gerações (um alelo dominante, apesar desse nome, não precisa aumentar de frequência ao longo das gerações) e, além disso, após uma geração envolvendo cruzamentos aleatórios, vamos ter a seguinte relação entre a frequência dos genótipos (pensando em alelos “A” e “a”):

Genótipo	AA	Aa	aa
Fenótipo	p^2	$2pq$	q^2

Lembre-se que na fórmula $p + q = 1$, p representa a frequência do alelo A e q representa a frequência do alelo a. Guarde um pouco essa informação.

Agora imagine que em determinada população as frequências desses dois alelos sejam 0,4 para A e 0,6 para a. Nesse caso, a probabilidade de um gameta ser “A” nessa população também é de 0,4. E de ser “a” também é de 0,6. Qual a chance de um organismo após cruzamento aleatório nascer AA? Então, vai ser chance de um gameta A (0,4) encontrar outro gameta A (0,4). Temos então a probabilidade de $0,4 \times 0,4$ de indivíduos serem AA nessa população. Então a frequência genotípica de indivíduos AA nessa população seria 0,16 (16%). Como p é utilizado para descrever a frequência do alelo A, a frequência de AA nesses casos pode ser encontrada elevando p ao quadrado: p^2 . A mesma lógica se aplica ao a, que ficaria $0,6 \times 0,6$. Isso daria um q^2 de 0,36 (36%). E a frequência do genótipo heterozigoto (Aa), como pode ser encontrada? Seria a probabilidade de um gameta A (p) (0,4) encontrar um gameta a (q) (0,6) $\times 2$ (porque também pode ser que um gameta “a” encontre um gameta “A”). Então a frequência do genótipo heterozigoto pode ser encontrada com $2pq$.

A equação de Hardy-Weinberg mostra basicamente isso. Aqui está:



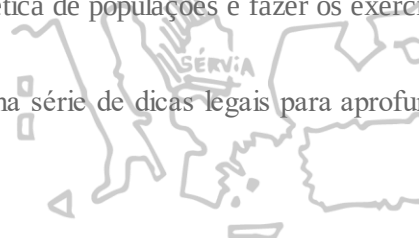
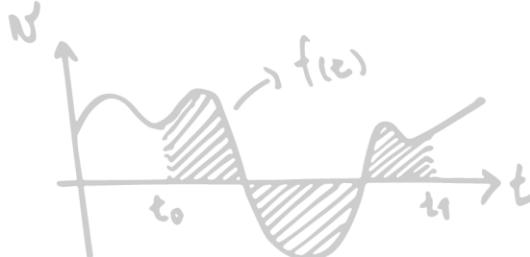
Com ela você pode chegar nas frequências alélicas a partir das genotípicas. Por exemplo, digamos que seja informado que em uma determinada população a frequência de indivíduo com fenótipo recessivo é de 0,36. Se é a frequência do fenótipo recessivo, essa também é a frequência do genótipo aa. Se você sabe que a frequência do genótipo aa é de 0,36, e que isso representa o q^2 , pode extrair a raiz desse valor para obter o valor de q. Nesse caso, a frequência de q (que é a frequência do alelo a) é igual a 0,6. Após isso você pode utilizar a fórmula $p + q = 1$ para obter o valor de p. Vai ficar $p + 0,6 = 1$. Então p é igual a 0,4. Você já sabe as duas frequências alélicas. Tanto de “A” como de “a”. E agora, substitua o p na equação de Hardy-Weinberg para obter o p^2 . Teremos 0,16 que é igual a 0,16. Esse valor, de p^2 é basicamente a frequência do genótipo AA. Para obter a frequência do genótipo heterozigoto, substitua os valores encontrados para p e q no “2pq” da equação. Vai ficar $2 \times 0,4 \times 0,6$, que é igual a 0,48. Logo, a frequência do genótipo Aa é 48%. Viram? A partir da frequência genotípica do homozigoto recessivo é possível estabelecer as frequências genotípicas de uma população em equilíbrio.

Olhe novamente as condições para a ocorrência do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Perceba que nenhuma população na natureza vai satisfazer totalmente essas condições. Então, para que serve isso? Bom, um dos motivos você já sabe, com a equação é possível ter uma estimativa das frequências genotípicas a partir das alélicas. Outro elemento importante é que se você estudar uma população e perceber que ela não se encontra em equilíbrio, você sabe que algum fator evolutivo está atuando sobre essa população, e o mais legal, dependendo da forma como os valores se desviam do equilíbrio dá pra ter uma ideia de qual fator evolutivo é. Dá pra saber se a deriva genética está atuando de forma mais decisiva do que a seleção natural sobre um determinado alelo, por exemplo. Por isso esse princípio é a base da genética de populações.

Bem galera, falamos de bastante coisa. Nessa última parte é um pouco mais abstrata. Se ficou um pouco confuso, tente assistir o módulo de genética de populações e fazer os exercícios que certamente vai ajudar!

Abaixo no “para saber mais”, você encontra uma série de dicas legais para aprofundar seus conhecimentos.

Bons estudos!



PARA SABER MAIS!

Livros:

- ✓ A Escalada do Monte Improvável. Richard Dawkins. 1996.

Esse é um excelente livro sobre evolução. Principalmente para entender melhor como a seleção natural está relacionada com o desenvolvimento de estruturas complexas.

Sites:

- ✓ <http://www.ib.usp.br/evosite/start.shtml>

Nesse site, vocês podem “passear” pelas várias categorias de assuntos relacionados com evolução biológica. Você pode seguir a ordem apresentada ou ir direto para o assunto que te interessa.

Filmes e documentários:

- ✓ https://www.youtube.com/watch?v=c_jyHp3bmEw

Nesse link, você encontra todos os vídeos de uma série muito interessante sobre evolução do canal It's Okay To Be Smart. Possui legendas em português. No vídeo você pode rever vários dos conceitos que vimos durante as apostilas de evolução e compreender melhor alguns dos equívocos comuns que muitas pessoas apresentam quando pensam sobre evolução biológica.

REFERÊNCIAS

AMABIS, José M.; MARTHO, Gilberto R. Fundamentos da Biologia Moderna. 4.ed. São Paulo: Moderna, 2006.

CAMPBELL, Neil A.; REECE, Jane B.; URRY, Lisa A.; CAIN, Michael L.; WASSERMAN, Steven A.; MINORIKSY, Peter V.; JACKSON, Robert B. Biologia. 8.ed. Porto Alegre: ARTMED, 2010.

MAYR, Ernst. Biologia, Ciência Única. São Paulo: Companhia das Letras, 2005.

RIDLEY, Mark. Evolução. 3.ed. Porto Alegre: ARTMED, 2006.

SADAVA, David.; HELLER, Craig.; ORIAN, Gordon.; PURVES, Bill.; HILLIS, David. Vida: A Ciência da Biologia. 8.ed. Porto Alegre: ARTMED, 2009.

