

William K. Purves

Emeritus, Harvey Mudd College, Claremont, California

David Sadava

The Claremont Colleges, Claremont, California

Gordon H. Orians

Emeritus, The University of Washington, Seattle, Washington

H. Craig Heller

Stanford University, Stanford, California

Vida

6ª Edição

A Ciência da Biologia

Volume II: Evolução,
Diversidade e Ecologia



2002

21

Os Mecanismos da Evolução



Muitas espécies de cucos e chupins põem seus ovos nos ninhos de outras espécies de pássaros. Esse comportamento é conhecido como parasitismo de ninho; os pássaros hospedeiros freqüentemente incubam os ovos e criam os filhotes parasitas. Pássaros hospedeiros que aceitam ovos parasitas e os criam provavelmente produzirão menos descendentes do que hospedeiros que reconhecem os ovos parasitas e os destroem empurrando-os para fora dos ninhos.

Para investigar a evolução desse comportamento de defesa, biólogos estudaram cucos e seus hospedeiros em áreas onde parasitismo de ninho ocorre em diferentes períodos. Em um vale localizado no sudoeste da Espanha, cucos e pegas* têm convivido por vários séculos. Nesse ambiente, 78% das pegas foram capazes de remover ovos artificiais de cuco colocados experimentalmente em seus ninhos. No entanto, em um outro vale da Espanha, no qual os cucos estão presentes apenas desde o início da década de 1960, somente 14% das pegas removeram os ovos artificiais de seus ninhos.

O comportamento de remoção dos ovos parasitas evoluiu rapidamente no Japão, onde os territórios ocupados por cucos e pegas-de-asas-azuladas recentemente ocuparam o mesmo espaço. Em uma região onde os cucos já parasitavam ninhos de pegas há 10 anos, nenhuma pega removia ovos de cuco, no entanto, em áreas onde o parasitismo ocorria há mais de 20 anos, 42% das pegas os removiam.

O que pode explicar essas diferenças no comportamento das pegas? A principal contribuição de Charles Darwin para a biologia foi propor uma hipótese plausível e passível de ser testada de um mecanismo de modificação evolutiva que poderia resultar na adaptação de organismos a seus ambientes. É preciso sempre considerar que o ambiente de um organismo inclui ambiente físico, indivíduos de outras espécies e indivíduos da espécie em questão. Todos esses componentes influenciam a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos.

Neste capítulo revisaremos como Darwin desenvolveu suas idéias e as modificações e os avanços que daí ocorreram na compreensão dos processos evolutivos. Vamos discutir as bases genéticas da evolução, mostrar como a diversidade genética interpopulacional é medida, descrever os fatores evolutivos e mostrar como os biólogos desenvolvem estudos para investigá-los. Finalmente, vamos discutir as restrições existentes e que bloqueiam ou interferem nos caminhos da evo-

lução. Quando você compreender esses processos, entenderá os mecanismos da evolução.

Charles Darwin e a Adaptação

O termo *adaptação* possui dois significados em biologia evolutiva. O primeiro refere-se a *características* que aumentam a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos que as possuem. Por exemplo, acredita-se que as asas são adaptações para o voo, a teia de uma aranha é uma adaptação para a captura de insetos voadores e assim por diante. O segundo significado refere-se ao *processo* pelo qual essas características são adquiridas – ou seja, os mecanismos evolutivos que as produzem.

Os biólogos consideram um organismo bem-adaptado a um determinado ambiente quando é possível imaginar (ou, ainda melhor, medir a *performance*) um organismo minimamente diferente do anterior que se reproduz ou sobrevive com uma menor eficiência do que esse no mesmo ambiente. Ou seja, adaptação é um conceito relativo; para compreender a adaptação, os biólogos devem comparar a *performance* de indivíduos (da mesma espécie ou de espécies diferentes) que diferem entre si em determinadas características. Por exemplo, para investigar a natureza adaptativa de teias de aranha, podemos tentar determinar a eficiência de captura de insetos comparando teias feitas por indivíduos de uma mesma espécie mas que possuam pequenas diferenças em suas conformações. Podemos também medir modificações existentes nas teias dessa espécie em diferentes situações. A partir desses dados será possível compreender como alterações na estrutura da teia podem influenciar a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos que a teceram.

Uma Pega e um Filhote de Cuco.

Em certas regiões do Japão apenas recentemente a pega-de-asas-azuladas teve contato com o parasitismo de ninho do cuco. Essa pega adulta tomará conta do filhote de cuco mesmo incorrendo em prejuízo para sua própria prole.

*N. de T. Pega: ave européia da família dos corvos.



Darwin propôs um mecanismo para explicar a adaptação

Charles Darwin foi um naturalista bastante perspicaz que observou uma grande quantidade de diferentes estruturas e comportamentos, os quais, a seu ver, pareciam ter-se desenvolvido para auxiliar a sobrevivência e o sucesso reprodutivo dos indivíduos que os apresentavam. Darwin teve uma oportunidade única de estudar as adaptações em organismos de diferentes partes do mundo quando, em 1831, seu professor de botânica, John Henslow, recomendou-o como naturalista ao Capitão Robert Fitzroy, que estava preparando uma viagem ao redor do mundo a bordo do navio de pesquisa e observação *H.M.S. Beagle* (Figura 21.1). Sempre que possível, ao longo dessa viagem, Darwin (que seguidamente estava mareado) descia a terra para observar e coletar espécimes de plantas e animais.

Darwin passou muito de seu tempo de coleta na América do Sul, onde as espécies por ele observadas diferiam enormemente daquelas encontradas na Europa. Também observou que as espécies das regiões temperadas da América do Sul (Argentina e Chile) eram mais similares àquelas da América do Sul tropical (Brasil) do que o eram em relação às

espécies européias. Quando explorou o arquipélago de Galápagos, situado a oeste do Equador, observou que a maioria das espécies presentes naquele ambiente não era encontrada em nenhuma outra parte do mundo, apesar de serem similares a espécies da América do Sul continental, localizada 1.000 km ao leste. Darwin também observou que a fauna das diferentes ilhas que compunham o arquipélago diferia de uma para a outra. Postulou que alguns animais teriam chegado às ilhas a partir da América do Sul continental e então teriam evoluído de forma distinta nas diferentes ilhas.

Quando retornou à Inglaterra em 1836, Darwin continuou a ponderar e amadurecer suas observações. Nos 10 anos seguintes ele havia desenvolvido a base daquela que viria a ser sua teoria da evolução e que possuía dois componentes principais:

- ▶ As espécies não são imutáveis, elas sofrem modificações, ou *adaptações*, ao longo do tempo (ou seja, Darwin afirmou que a evolução é um fato histórico).
- ▶ O agente que produz as modificações é a *seleção natural*.

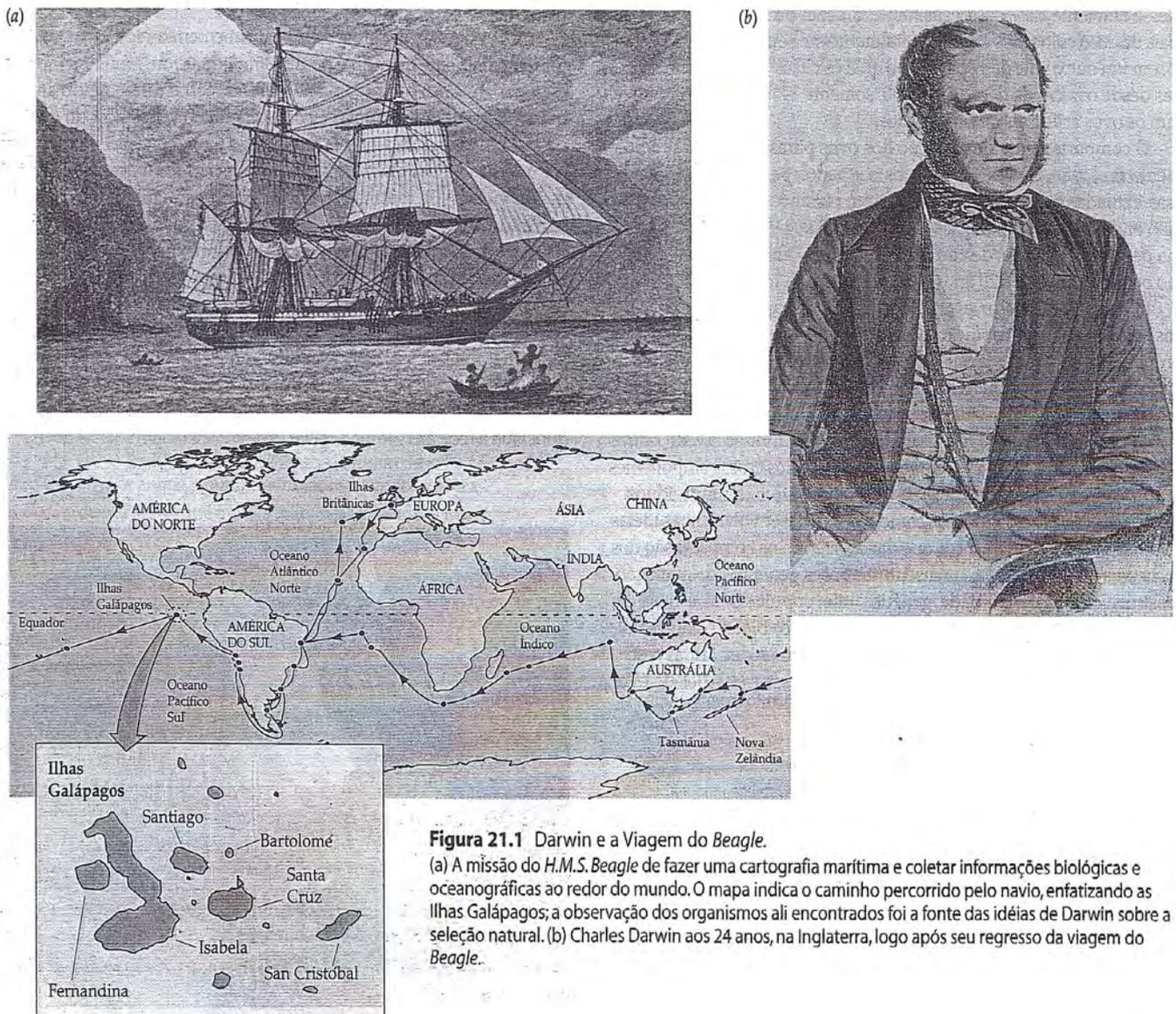


Figura 21.1 Darwin e a Viagem do *Beagle*.

(a) A missão do *H.M.S. Beagle* de fazer uma cartografia marítima e coletar informações biológicas e oceanográficas ao redor do mundo. O mapa indica o caminho percorrido pelo navio, enfatizando as Ilhas Galápagos; a observação dos organismos ali encontrados foi a fonte das idéias de Darwin sobre a seleção natural. (b) Charles Darwin aos 24 anos, na Inglaterra, logo após seu regresso da viagem do *Beagle*.

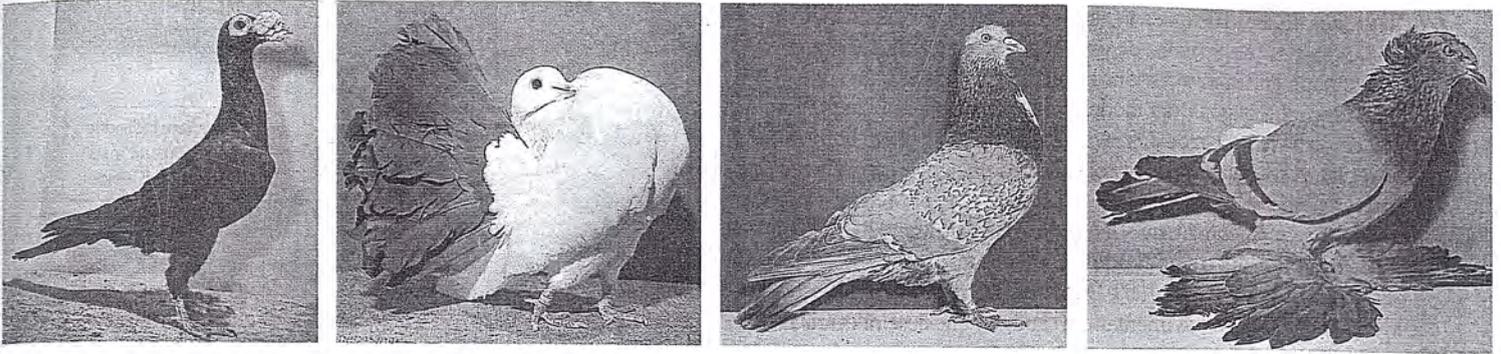


Figura 21.2 Uma Grande Diversidade de Pombos Produzidos por Seleção Artificial.

Charles Darwin criava pombos por passatempo e pôde observar a atuação de forças semelhantes tanto na seleção natural quanto na seleção artificial. Esses são apenas alguns exemplos das mais de 300 variedades de pombos obtidas pelos criadores por seleção artificial de diferentes características, tais como cor, tamanho e distribuição de penas.

Em 1844, Darwin escreveu um ensaio sobre a seleção natural e a origem das espécies mas, apesar do incentivo de sua esposa e colegas, não o publicou, preferindo primeiro obter mais evidências para sua teoria.

Darwin recebeu o impulso definitivo para expor suas idéias em 1858 ao receber uma carta de Alfred Russel Wallace, que estava estudando a fauna e a flora do arquipélago malaio. Nessa carta Wallace pedia a Darwin que analisasse um manuscrito anexo no qual expunha uma teoria de seleção natural praticamente idêntica à sua. Inicialmente Darwin ficou desanimado, acreditando que havia sido antecipado por Wallace, mas extratos do tratado de 1844 e o manuscrito de Wallace foram apresentados à *Linnaean Society*, de Londres, em 01 de julho de 1858 simultaneamente, e assim o crédito da idéia foi concedido a ambos. Darwin decidiu então trabalhar rapidamente para terminar seu livro intitulado *A origem das espécies*, o qual foi publicado no ano seguinte. Apesar de ambos os estudiosos terem concebido a seleção natural independentemente, Darwin desenvolveu suas idéias primeiro e seu trabalho apresentou uma discussão e argumentação justificativa do conceito bastante completa, razão pela qual a seleção natural é mais diretamente associada a seu nome.

Os fatos utilizados por Darwin no desenvolvimento de sua teoria da evolução por seleção natural eram conhecidos da maioria dos biólogos de sua época. O que diferenciou Darwin dos demais foi sua percepção da existência de correlações entre esses diferentes fatos conhecidos. Por exemplo, percebeu que populações de todas as espécies possuem capacidade de aumentar o número de indivíduos de forma exponencial. Para ilustrar essa situação ele usou o seguinte exemplo:

Suponhamos que existam oito pares de pássaros (casais) e apenas quatro desses reproduzam anualmente, produzindo apenas quatro filhotes cada, e que esses, por sua vez, irão procriar seguindo essa mesma taxa. Assim, ao final de sete anos (um período de vida bastante curto se desconsiderarmos a possibilidade de morte violenta de qualquer um dos pássaros), dos 16 indivíduos originais teremos uma população constituída por 2.048 pássaros.

Taxas de aumento populacional tão altas, no entanto, são raramente observadas na natureza. Assim, Darwin pôde perceber que a taxa de mortalidade nessas mesmas populações deveria ser alta. Sem a ocorrência de altas taxas de mortalidade, mesmo populações de espécies

com baixíssimos índices de reprodução rapidamente chegariam a tamanhos enormes.

Também observou que, apesar de os filhotes assemelharem-se a seus parentais, a prole da maioria dos organismos não é idêntica a nenhum dos genitores. Sugeriu que pequenas diferenças existentes entre os indivíduos poderiam afetar significativamente a sobrevivência de um dado indivíduo e o número de filhotes que ele produziria. Chamou a esse sucesso reprodutivo diferencial dos indivíduos de **seleção natural**. A seleção natural é o resultado tanto da sobrevivência diferencial quanto da capacidade reprodutiva diferencial dos indivíduos.

Darwin deve ter utilizado o termo "seleção natural" porque estava familiarizado com a seleção artificial praticada por criadores de animais e melhoristas de plantas. A observação de plantas cultivadas e animais domésticos foi de extrema valia para seus estudos sobre a natureza das variações. Darwin criava pombos e estava ciente da extraordinária diversidade de cores, tamanhos, formas e comportamentos que podem ser obtidos quando se selecionavam os pombos a serem cruzados (Figura 21.2). Reconheceu e estabeleceu paralelos aproximando significativamente o processo usado na seleção de plantas cultivadas e animais domésticos e a seleção que ocorria na natureza.

Darwin apresentou seus argumentos relativos à seleção natural em seu livro *A origem das espécies*:

Como pode ser questionado, os esforços que cada indivíduo deve despendar para alcançar sua subsistência, em que qualquer modificação ínfima de estrutura, hábito ou instinto, deixa-o mais adaptado às novas condições, dando-lhe maior vigor e saúde? Na adversidade ele terá uma melhor chance de sobrevivência e assim ocorrerá com os descendentes que herdarem essa modificação; mesmo sendo o menor detalhe, ela lhes dará uma maior chance.

Essa declaração, escrita há mais de cem anos, permanece como uma excelente expressão da idéia de evolução por seleção natural.

Desde que Darwin escreveu as palavras acima, os biólogos têm desenvolvido um conhecimento muito mais profundo das bases genéticas das modificações evolutivas e têm organizado uma rica gama de exemplos da seleção natural em ação.

O que aprendemos sobre evolução desde Darwin?

Quando propôs sua teoria de seleção natural, Darwin não possuía exemplos de seleção que estivessem operando na natureza. Havia baseado seus argumentos nos resultados observados na seleção de espécies domesticadas. Desde o tempo de Darwin, muitos estudos têm sido desenvolvidos sobre a ação da seleção natural; neste capítulo discutiremos alguns desses estudos.

Sabemos atualmente que a evolução biológica consiste da modificação da composição genética de uma população ao longo do tempo. Darwin compreendeu a importância da hereditariedade para sua teoria, mas desconhecia qualquer modelo de herança genética. Empregou muito tempo na tentativa de desenvolver uma teoria de hereditariedade, no entanto, foi incapaz de descobrir as leis que governam a herança genética e, apesar de ter acesso ao trabalho de Gregor Mendel (Capítulo 10) – aparentemente Darwin leu os trabalhos de Mendel –, não foi capaz de compreender o significado desses estudos.

Felizmente, por volta de 1900, Darwin redescobriu as publicações de Mendel e começou a pavimentar um caminho que desembocaria no desenvolvimento da **genética de populações**, um campo que fornece grande sustentação para sua teoria. Os geneticistas de populações aplicam as leis de Mendel a populações inteiras de organismos; eles estudam variações inter e intra-específicas com o objetivo de compreender os processos que resultam em alterações evolutivas nas espécies ao longo do tempo.

Diversidade Genética Intrapopulacional

Para que uma dada população possa evoluir é necessário que seus membros apresentem diversidade, a qual será a matéria-prima sobre a qual atuarão os agentes evolutivos. A composição genética dos organismos ou populações não é diretamente observada por nós no dia-a-dia. O que vemos na natureza é aquilo que chamamos de *fenótipo*, ou seja, a expressão física dos genes dos organismos. Os agentes da evolução certamente atuarão sobre os fenótipos mas, no momento, concentrar-nos-emos especificamente na variabilidade genética intrapopulacional. Faremos isso porque os genes são o material que será passado à prole por meio das células reprodutoras – óvulos e espermatozoides.

Uma *característica herdável* é uma característica do organismo que é, ao menos parcialmente, influenciada pelos genes do organismo. A constituição genética que governa essa característica é denominada de *genótipo*. Uma população evolui quando indivíduos com diferentes genótipos sobrevivem ou reproduzem em diferentes taxas.

É importante lembrar que diferentes formas de um gene, denominadas *alelos*, podem existir em um determinado *locus*. Um dado indivíduo possui apenas alguns dos possíveis alelos encontrados na população à qual ele pertence (Figura 21.3). A soma de todos os alelos encontrados na população constitui o *pool genético*. O *pool genético* contém a variabilidade que produz os diferentes fenótipos sobre os quais a evolução atua.

A contribuição reprodutiva relativa dos genótipos é a adaptabilidade

A contribuição reprodutiva de um genótipo ou fenótipo para a geração subsequente em relação à contribuição de outros genótipos ou fenótipos na mesma população é denominada de adaptabilidade. A palavra “relativa” é essencial nessa definição. O número absoluto de descendentes produzidos por um indivíduo não influencia as frequências alélicas no *pool genético*. Diferenças nos números absolutos de descendentes são responsáveis por aumento ou diminuição do *tamanho* da população, mas o sucesso relativo entre os genótipos dentro da população é que direciona modificações nas frequências alélicas, ou seja, direciona a evolução. Quando discutimos evolução, falamos sobre sobrevivência e sucesso reprodutivo, pois esses são os fatores que determinam quantos indivíduos diferentes contribuem geneticamente para as gerações subsequentes.

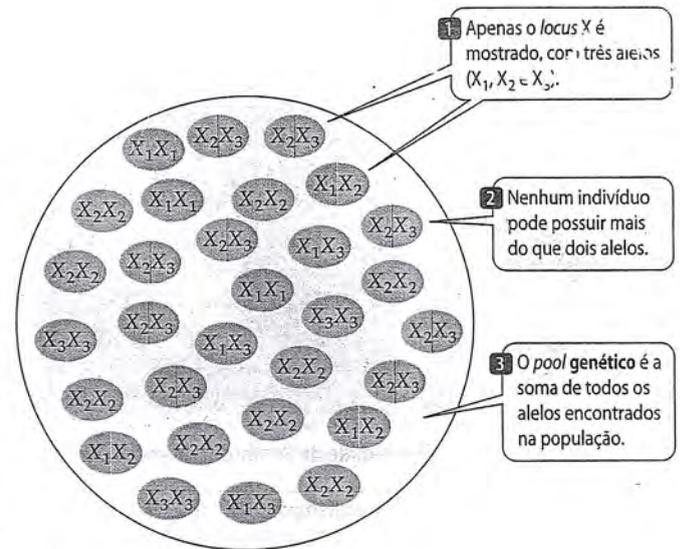


Figura 21.3 Um Pool Genético.

As frequências alélicas nesse *pool genético* são 0,20 para X_1 , 0,50 para X_2 e 0,30 para X_3 .

Para contribuir geneticamente para a geração seguinte, os indivíduos devem sobreviver tempo suficiente para atingir a idade reprodutiva e, além disso, deixar descendentes. A contribuição relativa dos indivíduos que possuem um dado genótipo é determinada pela probabilidade de que eles sobrevivam multiplicada pela média do número de descendentes que produzem ao longo de seu período de vida. Em outras palavras, a *adaptabilidade de um genótipo é determinada pela taxa média de sobrevivência e reprodução dos indivíduos da população que o possui*.

A maioria das populações apresenta diversidade genética

A presença de um certo nível de diversidade genética é característica de praticamente todas as populações naturais. A existência dessa diversidade tem sido demonstrada repetidamente por milhares de anos por pessoas que tentam desenvolver características de interesse em plantas e animais. Por exemplo, a seleção de diferentes características fez com que, a partir da mostarda selvagem europeia, fossem obtidas várias cultivares importantes (Figura 21.4). Melhoristas de plantas e de animais só podem chegar a tais resultados se a população original apresentar diversidade genética para as características de interesse. O sucesso desses melhoristas indica claramente que a variabilidade genética é comum, mas não é capaz de informar-nos sobre a quantidade de diversidade existente.

Experimentos laboratoriais também têm demonstrado a existência de uma considerável variabilidade genética na maioria das populações. Em um desses experimentos, investigadores escolheram os parentais para as próximas gerações de moscas-das-frutas (*Drosophila*) dentre os indivíduos que apresentavam o maior ou menor número de cerdas abdominais. Após 35 gerações, as moscas pertencentes às duas linhagens selecionadas apresentavam um número médio de cerdas completamente diferente daquele encontrado na população original (Figura 21.5). Esses resultados mostram que deve existir uma diversidade considerável na população original de moscas-das-frutas sobre a qual a seleção pôde atuar.

Para compreender a evolução, precisamos conhecer detalhadamente quanta diversidade existe na população, as fontes da diversidade genética e como essa diversidade é mantida e expressa ao longo do tempo e do espaço.

Os melhoristas europeus de plantas escolheram como parentais para as gerações subsequentes indivíduos de mostarda selvagem que eram diferentes da população geral em uma das características a seguir: tamanho de folhas, talos, brotos ou flores.

Brassica oleracea
(mostarda selvagem comum)

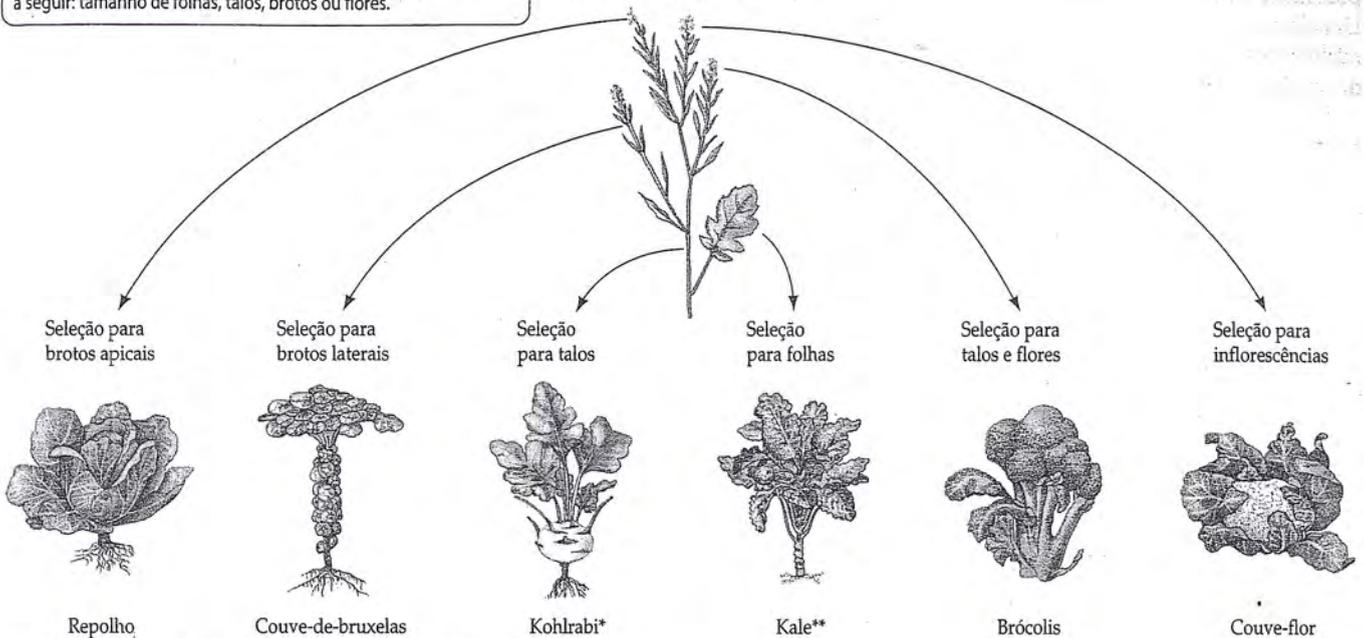


Figura 21.4 Muitos Vegetais A Partir de Uma Única Espécie.

Todas estas plantas cultivadas foram derivadas de uma única espécie de mostarda selvagem. Elas ilustram a enorme quantidade de diversidade que pode estar armazenada no *pool* genético.

Como medimos a diversidade genética?

Um grupo de indivíduos com cruzamento aleatório e local, dentro de uma população geograficamente definida, é denominado de uma **população mendeliana**. Populações mendelianas são freqüentemente alvo de estudos evolutivos. Para medir minuciosamente o *pool* genético de uma população mendeliana será necessário contar cada alelo de cada *locus* de todos os organismos dessa população. Com a medida de todos os indivíduos será possível determinar as proporções relativas, ou **freqüências**, de todos os alelos presentes na população.

Os biólogos podem estimar de forma confiável as freqüências alélicas de um dado *locus* por meio da medida do número de alelos em uma amostra de indivíduos da população. As medidas de freqüência alélica variam de 0 a 1, sendo a soma das freqüências alélicas de um determinado *locus* igual a 1. As freqüências dos diferentes alelos que ocupam os diferentes *loci* e as respectivas freqüências genotípicas em uma população mendeliana descrevem a estrutura genética dessa população.

A freqüência de um alelo é calculada usando-se a seguinte fórmula:

$$p = \frac{\text{número de cópias do alelo na população}}{\text{soma dos alelos da população}}$$

Se apenas dois alelos (por exemplo, *A* e *a*) de um determinado *locus* estão presentes entre os indivíduos de uma população diplóide, eles

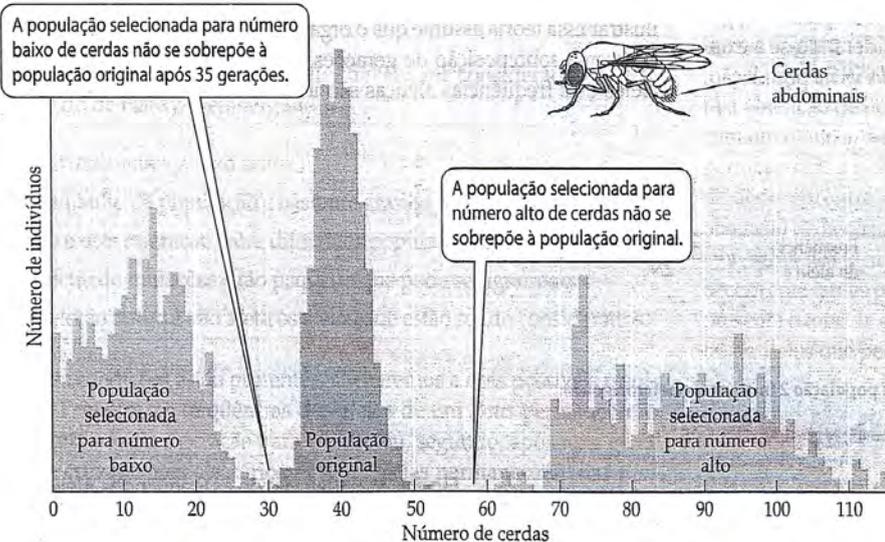


Figura 21.5 A Seleção Artificial Revela a Diversidade Genética.

Em experimentos de laboratório com *Drosophila*, modificações do número de cerdas ocorreram rapidamente quando aplicada seleção artificial para essa característica.

* N. de T. Planta da família da couve, com caule espesso e raiz semelhante ao nabo.

** N. de T. Uma espécie de couve com folhas enrugadas.

poderão se combinar formando três diferentes genótipos: AA , Aa e aa . Usando-se a fórmula apresentada, será possível calcular as frequências relativas dos alelos A e a em uma população composta de N indivíduos da seguinte forma:

- ▶ Considere N_{AA} como o número de indivíduos que são homocigotos para o alelo A (AA)
- ▶ Considere N_{Aa} como o número de indivíduos heterocigotos (Aa)
- ▶ Considere N_{aa} como o número de indivíduos homocigotos para o alelo a (aa)

Observe que $N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa} = N$, ou seja, o número total de indivíduos da população, e que o número total de alelos presentes na população é igual a $2N$, pois cada indivíduo é diplóide. Cada indivíduo AA possui dois alelos A e cada indivíduo Aa possui um alelo A . Sendo assim, o número total de alelos A nessa população é $2N_{AA} + N_{Aa}$ e, do mesmo modo, o número total de alelos a nessa população é $2N_{aa} + N_{Aa}$.

Se p representa a frequência de A e q representa a frequência de a , então:

$$p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$$

e

$$q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N}$$

Para demonstrar como esse cálculo funciona, a Figura 21.6 apresenta um exemplo no qual calculam-se as frequências alélicas em duas diferentes populações, cada uma constituída de 200 indivíduos diplóides. A população 1 é composta principalmente de indivíduos homocigotos (90 AA , 40 Aa e 70 aa) e a população 2 é composta majoritariamente de indivíduos heterocigotos (45 AA , 130 Aa e 25 aa).

Os cálculos da Figura 21.6 apresentam dois pontos importantes. Primeiro: observe que em cada população $p + q = 1$. Se existisse apenas um alelo em uma determinada população, então sua frequência seria igual a 1. Se um alelo não se encontra presente em uma determinada população, sua frequência é igual a 0, e seu *locus* respectivo, nessa população, estará ocupado por outros alelos (podendo ser representado por apenas um outro alelo ou mais de um). Como consequência de $p + q = 1$, temos que $q = 1 - p$, o que significa que, considerando-se a existência de apenas dois alelos para um determinado *locus* na população,

Em qualquer população:

$$\text{Frequência do alelo } A = p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$$

$$\text{Frequência do alelo } a = q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N}$$

N é o número total de indivíduos na população.

Para população 1 (maioria de homocigotos):

$$N_{AA} = 90, N_{Aa} = 40, \text{ e } N_{aa} = 70$$

so

$$p = \frac{180 + 40}{400} = 0,55$$

$$q = \frac{140 + 40}{400} = 0,45$$

Para população 2 (maioria de heterocigotos):

$$N_{AA} = 45, N_{Aa} = 130, \text{ e } N_{aa} = 25$$

so

$$p = \frac{90 + 130}{400} = 0,55$$

$$q = \frac{50 + 130}{400} = 0,45$$

podemos calcular a frequência de um dos alelos e então facilmente obter a frequência do outro por subtração.

O segundo ponto a ser considerado nesses cálculos é que tanto a população 1 (constituída majoritariamente por homocigotos) quanto a população 2 (constituída majoritariamente por heterocigotos) apresentam as mesmas frequências alélicas para A e a . Assim, ambas as populações possuem o mesmo *pool* genético para esse *locus*, mas considerando-se o fato de os alelos encontrarem-se distribuídos de forma diferente, as frequências genotípicas das duas populações são diferentes.

Apesar de termos começado os cálculos com números absolutos de genótipos, muitas vezes e para uma série de diferentes objetivos, os genótipos, assim como os alelos, serão melhor definidos se analisados sob a forma de frequências. As frequências genotípicas são calculadas dividindo-se o número de indivíduos que possuem um determinado genótipo pelo número total de indivíduos da população. Na população 1 de nosso exemplo, as frequências genotípicas são 0,45 AA , 0,20 Aa e 0,35 aa .



O Equilíbrio de Hardy-Weinberg

Diz-se que uma população encontra-se em equilíbrio de Hardy-Weinberg quando não está ocorrendo mudança de sua estrutura genética de uma geração para outra, ou seja, a geração seguinte de uma população apresentará as mesmas frequências alélicas e genotípicas que a geração anterior e assim por diante. As condições que levam a tal equilíbrio em uma população foram descobertas de forma independente por um matemático inglês chamado Godfrey H. Hardy e um físico alemão chamado Wilhelm Weinberg em 1908. Hardy escreveu suas equações em resposta a uma pergunta que o geneticista mendeliano Reginald C. Punnett (o inventor do quadrado de Punnett) lhe havia feito no clube da Universidade de Cambridge.

Punnett estava intrigado com o fato de a maioria das pessoas na Inglaterra possuir dedos com tamanho normal e essa característica ser codificada, em humanos, por um alelo recessivo, em contrapartida ao alelo dominante que codifica para dedos curtos.

A equação de Hardy explica por que alelos dominantes não substituem os alelos recessivos nas populações. Ela também explica uma série de outras características da estrutura genética das populações. No entanto, essas equações aplicam-se apenas a organismos que apresentam reprodução sexuada. O exemplo específico que utilizaremos para ilustrar essa teoria assume que o organismo em questão é diplóide, não apresenta sobreposição de gerações, o gene considerado possui dois alelos e as frequências alélicas são idênticas em machos e fêmeas. O

Figura 21.6 Calculando as Frequências Alélicas. O *pool* genético e as frequências alélicas são iguais para ambas as populações, mas os alelos estão distribuídos de forma diferente entre genótipos homocigotos e heterocigotos. Em qualquer situação, $p + q$ deve ser igual a 1.

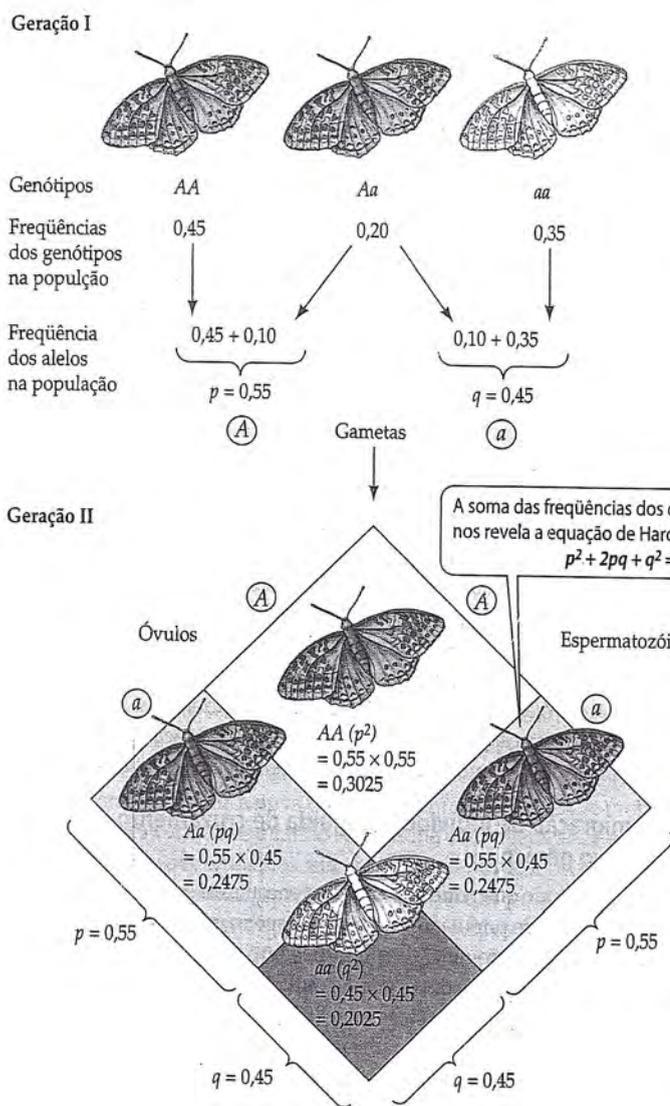


Figura 21.7 Calculando as Freqüências Genotípicas no Equilíbrio de Hardy-Weinberg.

As áreas dentro dos quadrados são proporcionais às freqüências esperadas para possíveis cruzamentos se eles ocorrerem aleatoriamente com relação ao genótipo. Considerando que existem duas formas de produzir heterozigotos, a probabilidade de ocorrência desse evento é a soma dos dois quadrados Aa.

Ou, colocando essa asserção de outra forma, a qual representa a equação para o equilíbrio de Hardy-Weinberg:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Para verificar por que esses resultados estão corretos, consideraremos a população 1, usada no exemplo da seção anterior, na qual a freqüência do alelo A (p) é igual a 0,55. Pelo fato de termos assumido que os indivíduos selecionam seus pares para cruzamento de forma aleatória, sem levar em consideração seu genótipo, gametas carregando os alelos A ou a combinarão entre si ao acaso, ou seja, de acordo com as freqüências p e q . A probabilidade de que um dado espermatozóide ou óvulo desse exemplo carregue o alelo A em vez de um alelo a é de 0,55. Colocando essa observação de outro modo, teremos que de cada cem espermatozóides ou óvulos contados ao acaso, 55 estarão carregando o alelo A. Como consequência de $q = 1 - p$, teremos que a possibilidade de encontrarmos um alelo a será de $1 - 0,55 = 0,45$.

Para determinar a possibilidade de que dois gametas carregando o alelo A fertilizem-se, basta multiplicar as duas probabilidades independentes – a probabilidade de que cada um carregue um alelo A é igual a 0,55 (ver discussão sobre probabilidade no Capítulo 10):

$$p \times p = p^2 = (0,55)^2 = 0,3025$$

Assim, 0,3025 (ou 30,25%) da prole da próxima geração da população estudada possuirá um genótipo AA. De maneira semelhante, a probabilidade de fertilização entre gametas que carregam o alelo a é

$$q \times q = q^2 = (0,45)^2 = 0,2025$$

e assim 20,25% dos indivíduos da geração seguinte apresentarão genótipo aa (Figura 21.7).

A Figura 21.7 também mostra que existem duas possibilidades para a obtenção de heterozigotos: um espermatozóide A pode combinar com um óvulo a, sendo a probabilidade de tal encontro $p \times q$; ou um espermatozóide a pode combinar com um óvulo A, sendo a probabilidade desse encontro $q \times p$. Conseqüentemente, a probabilidade total de obtenção de heterozigotos é igual a $2pq$.

Agora fica fácil demonstrar que as freqüências alélicas p e q permanecem constantes para cada geração. Observe que o total de $p^2 + pq$ representa o total de alelos A; essa freqüência constitui uma fração do total de alelos que pode ser assim representada:

$$\frac{p^2 + pq}{p^2 + 2pq + q^2} = \frac{p(p+q)}{(p+q)(p+q)} = \frac{p}{p+q} = \frac{p}{p+(1-p)} = p$$

De forma semelhante, a freqüência de a para a próxima geração será

$$\frac{q^2 + pq}{p^2 + 2pq + q^2} = \frac{q(p+q)}{(p+q)(p+q)} = \frac{q}{p+q} = \frac{q}{(1-q)+q} = q$$

equilíbrio de Hardy-Weinberg também é aplicável se existem mais de dois alelos para o locus e em caso de ocorrência de sobreposição de gerações, mas nesses casos a resolução matemática apresentar-se-á um pouco mais complicada.

Os pressupostos essenciais que devem ser considerados para o equilíbrio de Hardy-Weinberg são:

- ▶ Os cruzamentos são ao acaso.
- ▶ O tamanho da população é bastante grande.
- ▶ Não existe migração entre diferentes populações.
- ▶ O efeito de mutações é tão pequeno que pode ser ignorado.
- ▶ A seleção natural não afeta os alelos que estão sendo considerados.

Se essas condições estão presentes, chegaremos a dois possíveis resultados. Primeiro, as freqüências dos alelos de um locus permanecerão constantes de uma geração para a outra ou, segundo, após uma geração de cruzamentos aleatórios as freqüências permanecerão nas proporções:

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

Desse modo, as frequências alélicas originais permanecem inalteradas e a população encontra-se no equilíbrio de Hardy-Weinberg.

Se algum fator, tal como a ocorrência de cruzamentos preferenciais, vier a alterar as frequências alélicas, automaticamente as frequências genotípicas irão se estabelecer em um novo e previsível padrão na próxima geração. Por exemplo, se apenas indivíduos *AA* e *Aa* puderem cruzar, *p* e *q* não sofrer modificações, mas ainda assim será possível encontrar indivíduos *aa* na população.

Por que o equilíbrio de Hardy-Weinberg é tão importante?

A mensagem mais importante dada pelo equilíbrio de Hardy-Weinberg é a de que as frequências alélicas permanecerão inalteradas de geração para geração a menos que algum fator atue de modo a induzir uma modificação. Assim, pelo simples fato de dedos de comprimento normal serem uma característica recessiva na espécie humana, não é de se esperar que a frequência do alelo dominante aumente e que a frequência de dedos de comprimento normal na população diminua a menos que alguma força evolutiva específica interfira sobre os genes que governam essa característica. O equilíbrio também nos mostra que uma distribuição de genótipos deve ser esperada para a população (no equilíbrio genético) considerando um valor qualquer para *p* e *q*.

Nesse ponto você já deve ter observado que as populações naturais dificilmente poderão estar enquadradas nas estritas condições requeridas para a manutenção do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Assim sendo, por que esse equilíbrio é considerado tão importante para o estudo da evolução? A resposta é que sem ele seria impossível saber se existe algum fator evolutivo operando sobre uma dada população. Mais importante, o padrão de desvio do equilíbrio indica quais pressupostos não estão sendo levados em consideração na população em questão e assim será possível identificar os fatores de mudança evolutiva sobre os quais deveremos concentrar nossa atenção.

Microevolução: Mudanças na Estrutura Genética das Populações

Os fatores evolutivos são forças que modificam as frequências alélicas e genotípicas em uma população. Em outras palavras, os fatores evolutivos provocam desvios do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Considerando que tais modificações no *pool* genético da população constituem modificações evolutivas em pequena escala, essas são denominadas de *microevolução*. Os fatores evolutivos conhecidos são mutação, fluxo gênico, deriva genética, cruzamento preferencial e seleção natural. Apesar de somente a seleção natural resultar em adaptação, precisaremos discutir os cinco fatores evolutivos para que possamos compreender os processos microevolutivos e assim considerar em detalhes a seleção natural.

As mutações são modificações no material genético

A origem da variabilidade genética está na ocorrência de mutações na linhagem germinal (Capítulo 12). Essas mutações parecem ser aleatórias no que diz respeito às necessidades adaptativas dos organismos. A maioria das mutações é neutra (não afeta) ou deletéria para os organismos nos quais elas ocorrem. No entanto, se o ambiente sofre modificações, alelos anteriormente considerados como neutros ou deletérios podem tornar-se vantajosos.

As taxas de mutação são geralmente bastante baixas, sendo essa afirmação real para a maioria dos *loci* estudados. Taxas de mutação da ordem de um por *locus* para cada mil zigotos/geração são extremamente altas e dificilmente encontradas na natureza; o normal consiste de taxas de mutação da ordem de uma em um milhão. Mesmo assim essas taxas são suficientes para gerar uma diversidade genética considerável,

pois cada um de um grande número de genes pode sofrer os efeitos da mutação, e convém lembrar que as populações geralmente são compostas por um grande número de indivíduos. Por exemplo, se a probabilidade de mutação é de 10^{-9} por par de nucleotídeo por geração, então em cada gameta humano (considerando que o DNA existente no gameta é composto por 3×10^9 pares de nucleotídeos) existirá, em média, uma nova mutação em cada geração. Assim, cada óvulo fecundado carregará, em média, duas novas mutações, ou seja, a população humana atual de aproximadamente 6 bilhões de pessoas deve ser carreadora de aproximadamente 12 bilhões de mutações que eram inexistentes nas gerações anteriores. Além disso, as mutações podem reintroduzir nas populações alelos que tenham sido removidos pela ação de outros fatores evolutivos. Desse modo, as mutações podem tanto gerar diversidade como auxiliar a manter essa diversidade nas populações.

Uma das condições para a existência do equilíbrio de Hardy-Weinberg é a ausência de mutações. Apesar de essa condição não ser normalmente respeitada aos extremos, a taxa de mutação em um determinado *locus* é usualmente tão baixa que mutações provocam desvios mínimos do esperado no equilíbrio de Hardy-Weinberg. Se a análise de uma população indicar a ocorrência de grandes desvios do equilíbrio de Hardy-Weinberg, é aconselhável não considerar esse desvio como efeito da mutação, mas procurar evidências da atuação de algum outro fator evolutivo como responsável primeiro desses desvios.

A migração de indivíduos seguida de cruzamento produz o fluxo gênico

Considerando que poucas populações encontram-se completamente isoladas de outras populações da mesma espécie, pode-se dizer que a existência de um certo nível de migração entre populações naturais é normal. O **fluxo gênico** ocorre quando indivíduos migrantes cruzam na nova localidade. Os imigrantes podem acrescentar novos alelos ao *pool* genético da população ou modificar as frequências de alelos já presentes caso venham de populações com frequências alélicas diferentes. Para que uma população esteja em equilíbrio de Hardy-Weinberg, não deve existir imigração de outra população com frequências alélicas diferentes.

A deriva genética pode provocar grandes modificações em pequenas populações

Eventos ao acaso que alteram as frequências alélicas provocam a **deriva genética**. Esse processo ocorre em todos os *loci* de todas as populações, mas o seu efeito é maior em pequenas populações. Se apenas um pequeno grupo de indivíduos contribui com seus genes para a próxima geração, os alelos que eles possuem provavelmente não representarão as frequências alélicas da população total a que eles pertencem e a nova geração terá uma estrutura genética diferente da anterior.

Em populações muito pequenas a deriva genética pode ser forte o suficiente para influir na direção da mudança das frequências alélicas mesmo na presença de algum outro fator evolutivo que apresente força contrária. Alelos deletérios, por exemplo, podem ter frequências aumentadas devido à ação da deriva genética e, do mesmo modo, alelos vantajosos que se encontram em frequências muito baixas poderão ser perdidos. Como veremos mais tarde, mesmo em populações grandes a deriva genética pode influir na frequência de características que não influenciam na sobrevivência ou nas taxas reprodutivas dos indivíduos que as possuem.

Mesmo organismos que normalmente compõem populações de grande tamanho podem, ocasionalmente, passar por períodos nos quais apenas um número pequeno de indivíduos sobreviva. Durante esses **gargalos-de-garrafa populacionais**, a diversidade genética poderá sofrer redução devido à deriva genética. O modo de ação desse pro-

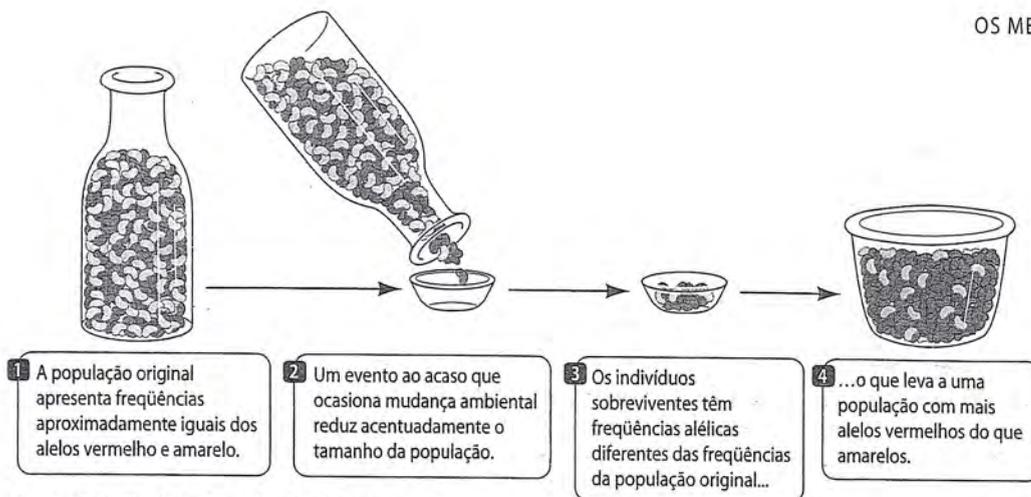


Figura 21.8 O Efeito Gargalo-de-Garrafa.

Gargalos-de-garrafa populacionais ocorrem quando poucos indivíduos sobrevivem a um evento aleatório, provocando uma mudança das frequências alélicas na população.

cesso está ilustrado na Figura 21.8, na qual as frequências alélicas estão representadas por feijões amarelos e vermelhos. A pequena amostra retirada a partir da população original está composta, em sua maioria, por feijões vermelhos que “sobreviveram” ao acaso para germinar a próxima geração. Assim, a nova população terá uma frequência muito maior de feijões vermelhos quando comparada com a geração anterior.

Suponhamos que tenhamos feito um cruzamento de indivíduos $Aa \times Aa$ de uma determinada espécie de *Drosophila* com o objetivo de obter uma população-filha na qual $p = q = 0,5$ e na qual as frequências genotípicas sejam $0,25 AA$, $0,50 Aa$ e $0,25 aa$. Se aleatoriamente pegarmos indivíduos dessa prole para obtermos uma nova geração, as frequências alélicas dessa pequena amostragem poderão ser significativamente diferentes de $p = q = 0,5$. Se, por exemplo, tomarmos ao acaso dois indivíduos homocigotos AA e dois heterocigotos (Aa), as frequências alélicas dessa “população sobrevivente” serão de $p = 0,75$ e $q = 0,25$. Se repetirmos esse experimento mil vezes, um dos dois alelos estará completamente ausente em 8 das 1.000 “populações sobreviventes”.

Diferentes situações podem levar populações naturais a sofrerem a ação do efeito gargalo-de-garrafa. Os predadores podem drasticamente reduzir o número de indivíduos das populações de suas presas. Por volta do ano de 1890 a caça indiscriminada reduziu para aproximadamente 20 indivíduos o número de elefantes-marinhos de uma população da costa nordeste do México. A população reprodutivamente ativa nessa colônia deve ter sido muito menor pois, nessa espécie, poucos machos cruzam com todas as fêmeas disponíveis e geram toda a prole de uma determinada geração (Figura 21.9).

Usando técnicas de eletroforese (Capítulo 17), investigadores examinaram 24 proteínas coletadas da população atual de elefantes-marinhos do nordeste da Califórnia. Por meio dessas análises não foi possível identificar qualquer evidência de diversidade em qualquer uma das 24 proteínas. Em contraste, as populações de elefantes-marinhos do sudeste, sobre as quais não houve uma pressão de caça extrema,

Figura 21.9 Uma Espécie com Baixa Diversidade Genética.

Tendo em vista que apenas poucos machos geram praticamente toda a prole dessa colônia de elefantes-marinhos, o tamanho da população procriadora é menor do que o tamanho da população total. Esse padrão de cruzamento não-aleatório, junto a um efeito gargalo-de-garrafa provocado pela caça excessiva desses animais no final do século XIX, ocasionou uma população com reduzida diversidade genética.

apresentam uma maior taxa de diversidade. Atualmente, as populações de elefantes-marinhos do nordeste estão em rápida expansão, o que leva a crer que a redução da diversidade genética não afetou significativamente a sobrevivência e as taxas de reprodução. Entretanto, os biólogos estão preocupados com possíveis reflexos negativos sobre a população no caso de ocorrência de alguma mudança ambiental brusca ou de possibilidade de vulnerabilidade da mesma em relação ao aparecimento de alguma doença infecciosa.

Outra situação interessante acontece quando alguns poucos indivíduos pioneiros colonizam uma nova região. Nesse caso a população resultante não apresentará todos os alelos presentes na população original de onde partiram os pioneiros, mas apenas aqueles carreados pelos mesmos. O padrão de modificação genética resultante, chamado de **efeito do fundador**, é equivalente àquele de uma grande população reduzida sob efeito gargalo-de-garrafa. Considerando que indivíduos de muitas espécies de plantas podem se reproduzir por autofertilização, uma nova população poderá ter início a partir de uma única semente – esse seria o exemplo extremo de efeito do fundador.

Os cientistas tiveram uma ótima oportunidade para estudar a composição genética de uma população fundadora quando *Drosophila subobscura*, uma espécie de mosca-das-frutas européia bastante estudada, foi descoberta próximo a Puerto Montt, no Chile, em 1978 e posteriormente, em 1982, em Port Townsend, Washington. Tanto na América do Sul como na América do Norte, as populações de moscas dessa espécie cresceram rapidamente e expandiram seus limites geográficos. Hoje, na América do Norte, pode-se encontrar *Drosophila subobscura* desde a Columbia Britânica, no Canadá, até a Califórnia. No Chile, essa espécie

Mirounga angustirostris



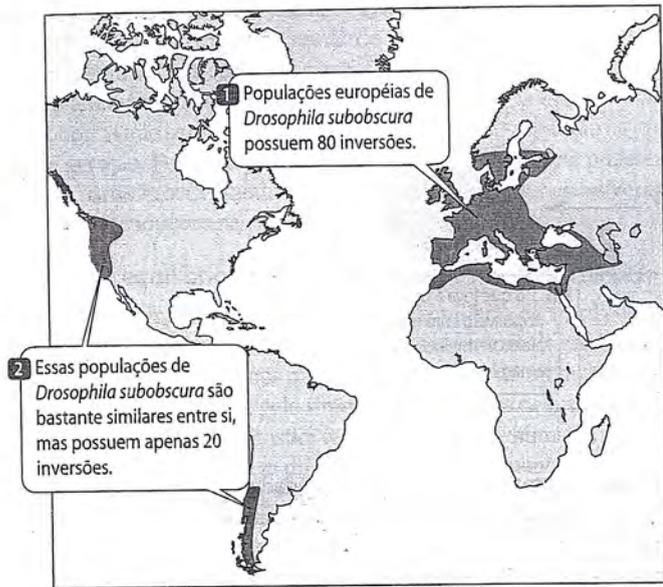
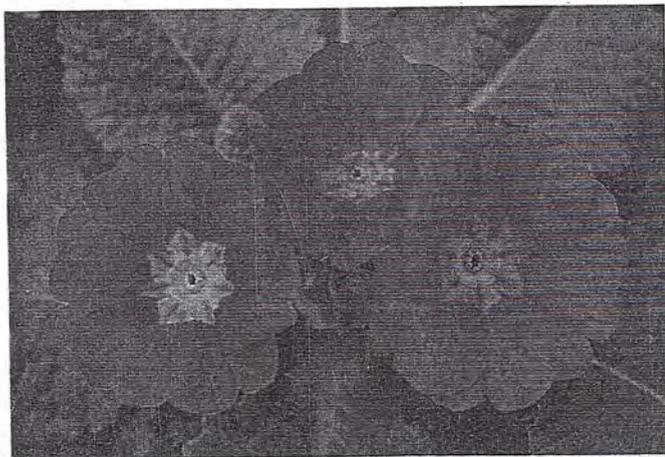


Figura 21.10 O Efeito do Fundador.

Populações da mosca-das-frutas *Drosophila subobscura* da América do Norte e do Sul apresentam menor diversidade genética do que populações da Europa, de onde são originárias, como pode ser observado pelo número de inversões cromossômicas. Ao longo de duas décadas de colonização do Novo Mundo, essas moscas aumentaram dramaticamente o número de populações e dispersaram-se enormemente apesar da reduzida diversidade genética.

sofreu ampla dispersão e pode ser encontrada ao longo da latitude dos 23°, tendo aproximadamente a mesma abrangência que a espécie na Europa (Figura 21.10).

Os fundadores dessas populações de *Drosophila subobscura* provavelmente alcançaram o Chile e os Estados Unidos a partir da Europa em um único navio, pois as populações americanas são bastante similares entre si. As populações americanas, por exemplo, possuem apenas 20 inversões cromossômicas, 19 das quais idênticas entre os dois continentes, ao passo que nas populações europeias são conhecidas 80 inversões. As populações americanas apresentam menor diversidade enzimática do que as populações europeias, e apenas alelos com frequências superiores a 0,1 na Europa são encontrados nas populações das Américas. Assim, conforme o esperado, considerando uma pequena população



Primula sinensis

fundadora, apenas uma parcela da diversidade genética existente na Europa alcançou o continente americano. Os geneticistas estimam que pelo menos 10, mas não mais do que 100 indivíduos, constituíram a população de moscas pioneiras que chegou ao continente americano.

Os cruzamentos não-aleatórios modificam as frequências dos homozigotos

Outro pressuposto de Hardy-Weinberg é de que os cruzamentos na população devem ocorrer aleatoriamente. Em muitos casos, no entanto, indivíduos com um certo genótipo cruzam mais frequentemente com indivíduos do mesmo ou de diferentes genótipos do que seria esperado tendo como base um sistema aleatório. Quando esses **cruzamentos preferenciais** acontecem, as proporções de homozigotos e heterozigotos da próxima geração não seguirão o esperado para o equilíbrio de Hardy-Weinberg. Se indivíduos cruzam preferencialmente com outros indivíduos do mesmo genótipo, na próxima geração os genótipos homozigotos estarão representados além do esperado e os genótipos heterozigotos estarão sub-representados.

Alternativamente, os indivíduos poderão cruzar preferencialmente ou exclusivamente com indivíduos de um genótipo diferente. Um exemplo nos é dado pelas plantas pertencentes ao grupo *Primula* (as primulas de jardim), que possuem flores de dois tipos. Um tipo, conhecido como *pin*, tem um longo estilete (órgão reprodutivo feminino) e estames curtos (órgãos reprodutivos masculinos). O outro tipo, conhecido como *thrum*, possui estilete curto e estames longos (Figura 21.11).* Grãos de pólen de flores *pin* e *thrum* são depositados em partes diferentes do corpo dos insetos que visitam as flores. Quando esses insetos visitam outras flores, existe uma maior probabilidade de que os grãos de pólen provenientes de flores *pin* entrem em contato com o estigma de

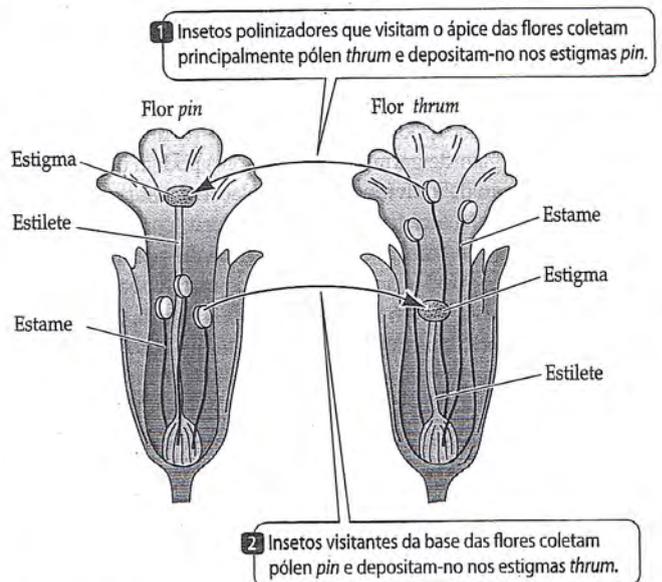


Figura 21.11 A Estrutura Floral que Promove Cruzamento Preferencial. A estrutura das flores em espécies tais como as primulas (*Primula*) garante que a fecundação ocorra usualmente entre indivíduos de diferentes tipos.

* N. de T. *Pin* pode ser traduzido do inglês por "alfinete" e *thrum* por "tambor"; as flores recebem esse nome pela forma e disposição de seus órgãos reprodutivos.

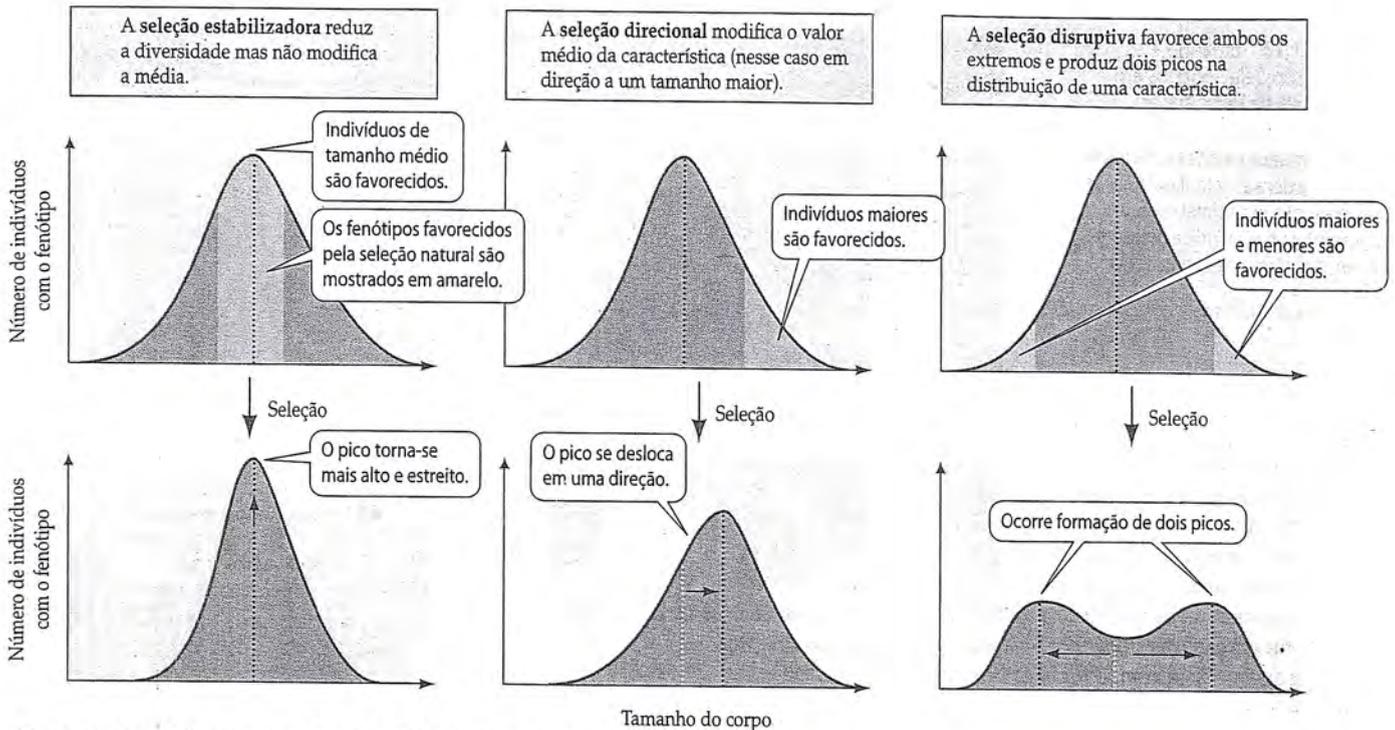


Figura 21.12 A Seleção Natural Opera Sobre Características Variáveis. As curvas representam a distribuição do tamanho de corpo em uma população antes de seleção (ao alto) e após seleção (abaixo). A seleção natural pode modificar a forma e a posição da curva original.

flores *thrum* e vice-versa. Na maioria das espécies que apresentam essa organização recíproca, o pólen de uma variante floral poderá fertilizar apenas flores pertencentes à outra variante.

Autofecundação (*selfing*) é outra forma de cruzamento não-aleatório, sendo comum em vários grupos de organismos e principalmente em plantas. A autofecundação reduz as frequências de indivíduos heterozigotos abaixo do esperado para o equilíbrio de Hardy-Weinberg. Sob processos de cruzamento preferencial e autofecundação, as frequências genotípicas são alteradas mas as frequências alélicas permanecem constantes.



A seleção natural produz resultados variáveis

Como temos visto, os indivíduos são diferentes no que diz respeito às características hereditárias que determinam o sucesso de seus esforços reprodutivos. Nem todos os indivíduos sobrevivem e reproduzem de forma igual em um ambiente específico e, portanto, alguns indivíduos contribuem com uma prole mais numerosa do que outros para a composição da próxima geração. Esse processo é denominado de seleção natural e causa mudanças nas frequências alélicas na população.

Dependendo de quais características são favorecidas na população, a seleção natural pode resultar em qualquer um de uma série de resultados substancialmente diferentes.

- ▶ A seleção pode preservar as características da população, favorecendo os indivíduos que apresentam fenótipos intermediários.
- ▶ A seleção pode modificar as características da população, favorecendo indivíduos cujas características encontram-se em apenas um dos extremos da distribuição.

- ▶ A seleção pode modificar as características da população, favorecendo indivíduos cujas características encontram-se em ambos os extremos da distribuição.

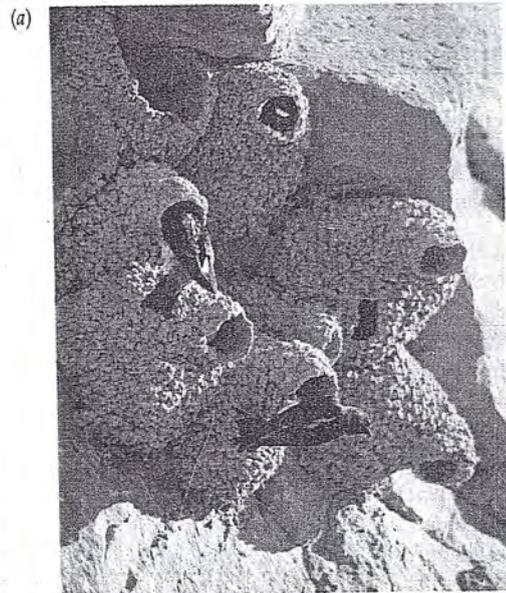
Até agora estivemos considerando características influenciadas por alelos de um único *locus*. Entretanto, a maioria das características é influenciada por mais de um *locus*. O tamanho de um organismo, por exemplo, parece ser controlado por vários *loci* diferentes. Se vários *loci* influenciam o tamanho e não existe seleção, então a distribuição de diferentes tamanhos em uma população pode se aproximar da curva em forma de sino (ou curva de distribuição normal) apresentada na Figura 21.12.

SELEÇÃO ESTABILIZADORA. Se tanto o menor quanto o maior indivíduo contribuem relativamente com menor quantidade de prole para a próxima geração do que os indivíduos de tamanho intermediário, então estará atuando uma **seleção estabilizadora** (Figura 21.12a). A seleção estabilizadora provoca redução da diversidade, mas não modifica a média da população. A seleção natural frequentemente atua dessa forma, contrapondo o aumento de diversidade trazido pela ação da mutação e da migração. Sabemos, por meio da análise dos registros fósseis, que a maioria das populações evolui lentamente; as taxas de evolução costumam ser lentas porque a seleção geralmente age de forma estabilizadora.

Biólogos mediram o resultado da ação da seleção natural sobre andorinhas do Nebraska. Esses pássaros nidificam em grandes colônias (Figura 21.13a). Alimentam-se de insetos voadores e, assim, só podem se alimentar quando as condições climáticas permitem a atividade desses insetos. Em 1996, uma frente fria iniciou no dia 24 de maio e durou seis dias, provocando a morte de milhares de pássaros e reduzindo a população local na ordem de 53%. Durante os três dias seguintes à frente fria, investigadores coletaram aproximadamente 2 mil andorinhas mortas abaixo de suas colônias de nidificação e também captura-

Figura 21.13 Tamanho e Simetria são Selecionados em Populações de Andorinhas.

(a) Estas andorinhas de rochedos constroem seus ninhos de barro em grandes e densas colônias. Pássaros maiores (b) e mais simétricos (c) apresentam maior índice de sobrevivência durante períodos de clima frio.



Petrochelidon pyrrhonota

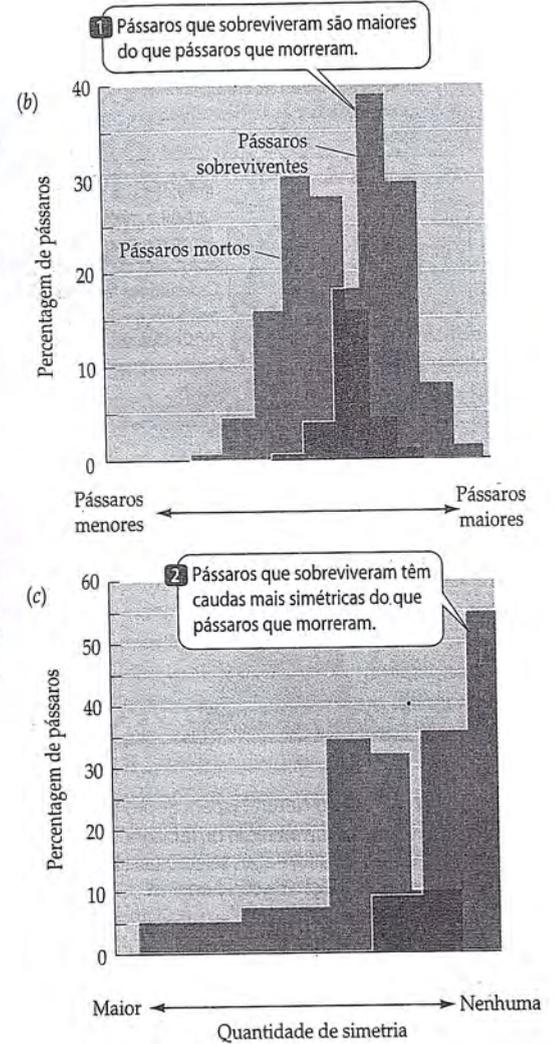
ram aproximadamente mil pássaros que haviam sobrevivido à frente fria.

Por meio de uma minuciosa análise do tamanho e das formas desses pássaros, os investigadores foram capazes de demonstrar que os pássaros maiores tiveram uma maior sobrevivência durante a frente fria do que os pássaros menores (Figura 21.13b). Também foram capazes de observar que os pássaros que apresentavam uma maior simetria de cauda e asas haviam sobrevivido em maior número do que aqueles com menor simetria (Figura 21.13c). As andorinhas maiores provavelmente tiveram vantagem na sobrevivência porque possuem uma relação de volume/superfície mais favorável e são capazes de estocar maior quantidade de gordura. Os pássaros com asas e caudas simétricas eram mais hábeis nas manobras de voo e, dessa maneira, capturavam os insetos voadores com maior eficiência. Desse modo, a seleção estabilizadora mantém um alto nível de simetria de asas e cauda e alguma outra força seletiva evita que esses animais fiquem de grande tamanho (pode-se dizer isso porque não se observa evolução das andorinhas em direção a um maior tamanho). Esse fato, aliado a baixas temperaturas (que evita a diminuição do tamanho das aves), resulta em seleção estabilizadora.

SELEÇÃO DIRECIONAL. Se indivíduos que se localizam em um dos extremos da curva de distribuição, os maiores, por exemplo (Figura 21.12b), contribuem com um maior número de filhotes para a próxima geração do que os outros indivíduos, então a média do tamanho dos indivíduos na população irá aumentar. Nesse caso estará atuando a **seleção direcional**.

Se a seleção direcional opera ao longo de muitas gerações, ocorrerá o aparecimento de uma tendência dentro da população. Tais tendências evolutivas direcionais frequentemente permanecem presentes por muitas gerações mas poderão sofrer reversão caso aconteçam mudanças ambientais que levem ao favorecimento de algum outro fenótipo. Essa tendência poderá cessar caso chegue a um patamar ótimo que leve a característica a ficar sob ação de uma seleção estabilizadora. A rápida evolução do comportamento de rejeição de ovos parasitas, desenvolvido pelas pegas (discussão apresentada na introdução deste capítulo), é um exemplo de seleção direcional.

SELEÇÃO DISRUPTIVA. A seleção disruptiva acontece quando a seleção favorece simultaneamente indivíduos localizados em ambos os extremos da curva de distribuição normal (Figura 21.12c). Aparentemente esse ti-



po de seleção é rara. Quando a seleção disruptiva opera, indivíduos dos extremos da curva contribuem com uma prole mais numerosa do que indivíduos que se encontram no centro da curva, o que irá produzir dois picos de distribuição da característica.

A nítida distribuição *bimodal* (dois picos) de tamanho de bico do tentilhão-de-peito-preto, *Pyrenestes ostrinus*, do oeste da África (Figura 21.14), ilustra como a seleção disruptiva pode adaptar populações na natureza. As sementes de dois tipos de juncos são a fonte mais abundante de alimento para os tentilhões durante parte do ano. Os pássaros que possuem bicos grandes conseguem facilmente quebrar as duras sementes do junco *Scleria verrucosa*, ao passo que os pássaros com bicos pequenos dificilmente o fazem. Os pássaros com bicos pequenos, no entanto, alimentam-se eficientemente das sementes macias da espécie *S. goossensii*, o mesmo não acontecendo com os animais de bicos grandes.

Jovens tentilhões cujos bicos diferem dos dois tamanhos predominantes não estão tão aptos à sobrevivência quanto aqueles cujos bicos apresentam tamanho próximo a um dos padrões representados pelos picos de distribuição. Considerando que existe pouca abundância de recursos alimentares no ambiente e que as sementes das duas espécies de junco apresentam característica de dureza bastante específica, sem sobreposição, pássaros com bicos de tamanho intermediário são ineficientes na utilização de qualquer um desses dois principais recursos alimentares disponíveis. Assim, a seleção disruptiva mantém a distribuição do tamanho de bicos nos tentilhões organizada em dois picos.

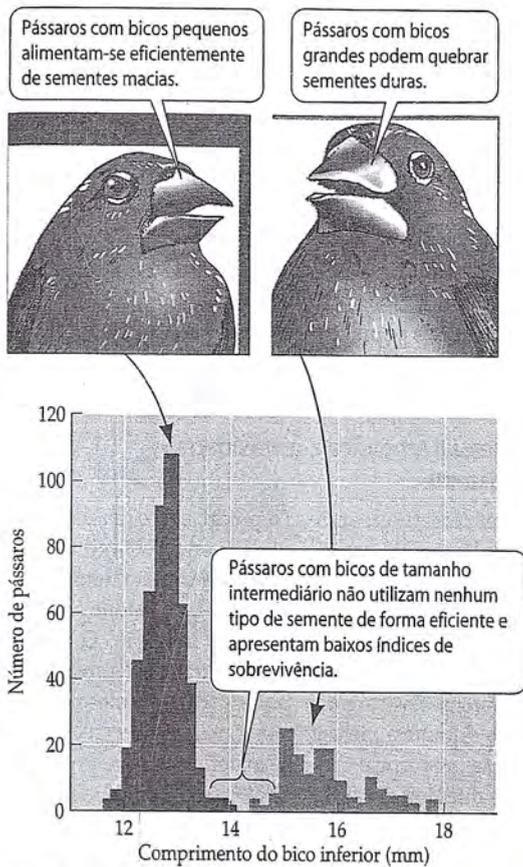


Figura 21.14 A Seleção Natural Altera o Tamanho dos Bicos de Tentilhões.

A distribuição bimodal do tamanho dos bicos do tentilhão-de-peito-preto da África Ocidental é um exemplo de seleção disruptiva, a qual favorece indivíduos com bicos grandes ou pequenos em detrimento de indivíduos com bico de tamanho intermediário.

Estudando a Microevolução

Os biólogos utilizam vários métodos para estudar a microevolução, como pode ser observado pelos diferentes exemplos apresentados até o momento. Uma das metodologias consiste da medida de sobrevivência a campo sob condições ambientais variáveis, como foi feito no caso das andorinhas. Outro sistema é o de alterar artificialmente genótipos e fenótipos e comparar a *performance* dos indivíduos alterados com a *performance* de indivíduos normais. Um terceiro método é o uso de modelos computacionais para a simulação da seleção natural. A seguir serão apresentados exemplos das duas últimas metodologias citadas.

ALTERANDO GENÓTIPOS E COMPARANDO PERFORMANCES. Os fazendeiros modernos tentam controlar ervas daninhas em suas plantações com a aplicação de herbicidas. O sucesso desse método normalmente é pequeno, pois a seleção natural favorece as plantas que produzem substâncias químicas capazes de conferir resistência aos herbicidas. No entanto, a produção desse tipo de substância apresenta um alto custo para as plantas. Estimar o custo da defesa contra os herbicidas é difícil, pois os indivíduos não apenas diferem entre si no tipo e na concentração de substância defensiva que eles produzem mas também em uma série de outras características.

Um método bastante eficaz para determinação dos custos de produção e manutenção de compostos que conferem resistência específica usa a transferência de plasmídeos com DNA recombinante para as plantas (Capítulo 17). O custo associado com a resistência ao herbicida

chlorosulfuron, conferido por um único gene, foi medido em *Arabidopsis thaliana*. O alelo *Csr1-1* produz uma enzima resistente ao *chlorosulfuron*. Pesquisadores transferiram esse alelo para alguns indivíduos, outros, geneticamente idênticos aos anteriores, receberam apenas o plasmídeo vazio, não contendo o gene de resistência. As plantas que possuíam o alelo *Csr1-1* produziram 34% menos sementes do que as plantas não-resistentes quando crescidas sob condições idênticas e na ausência do herbicida (Figura 21.15). A razão exata para a existência de um tão alto custo ainda não está esclarecida, mas evidências sugerem que existe acúmulo de cadeias ramificadas de aminoácidos que interferem no metabolismo.

MODELOS COMPUTACIONAIS DE TEIAS DE ARANHA. Muitas espécies de aranha constroem teias com seda viscosa na qual capturam insetos voadores. Considerando que as teias de aranha são estruturas bidimensionais relativamente simples, elas são fáceis de serem modeladas em computadores. Um desses modelos de computador, chamado *NetSpinner*, constrói “teias” nas telas do computador usando os padrões de comportamento realmente utilizados pelas aranhas fiadoras. O modelo assume que esse padrão de comportamento é hereditário e possibilita que sejam inseridas “mutações”. Em cada geração do modelo, seis aranhas constroem teias, cada uma usando padrões de construção próprios, mas bastante semelhantes. O programa *NetSpinner* então joga

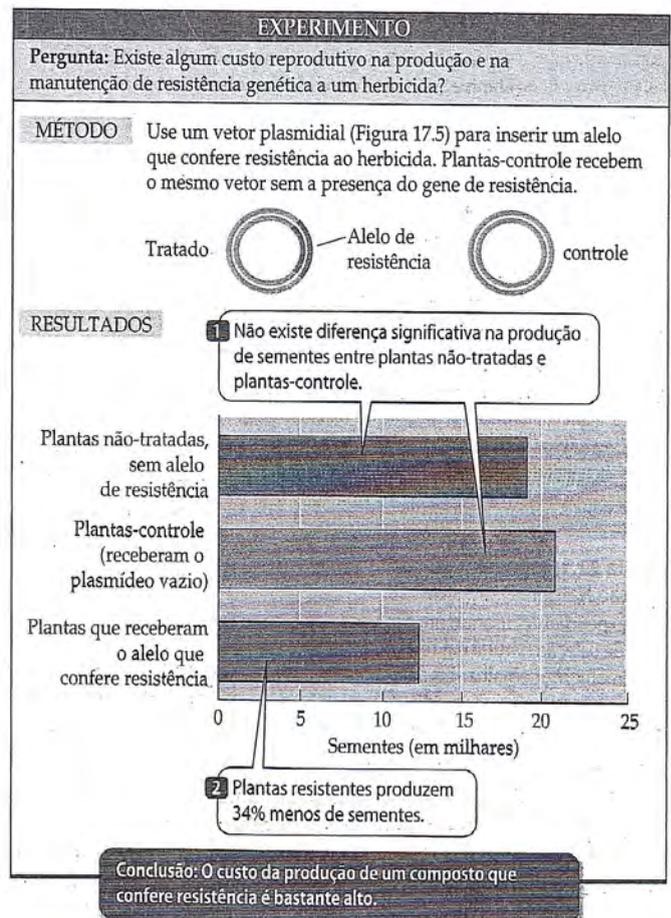


Figura 21.15 A Produção e Manutenção de Uma Substância Química Apresenta Alto Custo.

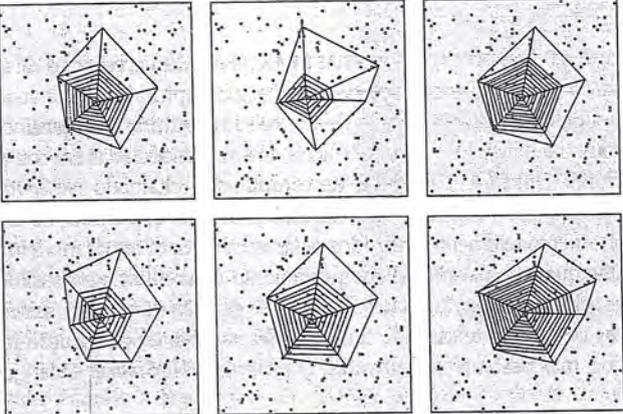
A presença de um gene que confere resistência a um herbicida reduz fortemente a produção de sementes em *Arabidopsis thaliana*.

EXPERIMENTO

Pergunta: As teias de aranha evoluíram em direção à eficiência na captura de insetos?

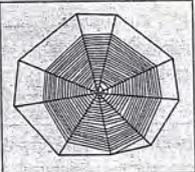
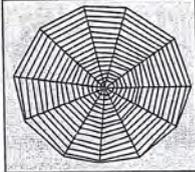
MÉTODO Um experimento de simulação em computador

1. Programe no computador regras para a construção de teias baseadas na observação do comportamento de aranhas.
2. Estabeleça regras diferentes para cada uma das seis aranhas "virtuais" que tecerão as teias.
3. Bombardeie as teias com a mesma distribuição aleatória de "moscas virtuais".



4. Conte o número de moscas capturadas.
5. Calcule a qualidade da teia pelo número de moscas capturadas menos o custo (comprimento da seda).
6. Elimine as aranhas com menor sucesso e cruze as outras entre si para criar a nova geração de aranhas.
7. Repita por várias gerações.

RESULTADOS

Teia virtual	Teia real
	

Após 40 gerações as teias virtuais assemelham-se extremamente às teias reais.

Conclusão: Este modelo computacional sugere que a resposta da questão é "sim": as teias de aranha evoluíram para serem eficientes instrumentos de captura de insetos.

Figura 21.16 Modelos Computacionais Auxiliam na Compreensão da Seleção Natural.

Um "experimento" usando um programa de computador que simula 40 gerações de seleção natural em teias de aranha apresentou como resultado teias extremamente semelhantes a teias reais.

"moscas" aleatoriamente sobre essas teias e conta quantas são capturadas. A qualidade da teia é calculada pelo número de moscas capturadas menos o custo de produção, que é contabilizado pelo comprimento de seda utilizado. Uma parcela da população de aranhas, correspondente àquelas que construíram teias menos eficientes, morre a cada geração, e as sobreviventes cruzam entre si aleatoriamente para produzir a nova geração de aranhas.

Um exemplo das teias criadas após 40 gerações do *NetSpinner* é mostrado na Figura 21.16. Essas teias são extremamente semelhantes às teias que as aranhas reais tecem na natureza. Apesar de esses modelos com-

putacionais não serem capazes de medir a seleção natural real, eles simulam o processo de modo suficiente a dar suporte para a hipótese de que as teias de aranhas evoluíram para ser eficientes na captura de insetos.

Mantendo a Diversidade Genética

Tanto a deriva genética quanto a seleção estabilizadora e a seleção direcional tendem a reduzir a diversidade genética dentro da população. No entanto, a maioria das populações possui uma diversidade genética considerável. Por que não ocorre perda da diversidade genética de uma espécie ao longo do tempo?

A reprodução sexual amplifica a diversidade genética preexistente

A recombinação em organismos que se reproduzem sexualmente amplifica a diversidade genética preexistente. Em organismos com reprodução assexuada, as células resultantes de uma divisão mitótica normalmente contêm genótipos idênticos. Cada novo indivíduo é idêntico ao seu parental, a menos que tenha ocorrido mutação. Entretanto, quando organismos trocam material genético durante a reprodução sexual, a prole é diferente dos parentais, pois os cromossomos foram escolhidos ao acaso durante a meiose, houve *crossing-over* (recombinação), e a fertilização provocou a união de material genético proveniente de duas células diferentes (Capítulo 9).

A reprodução sexual gera uma variedade enorme de combinações genotípicas que aumentam o potencial evolutivo das populações. Por aumentar a variabilidade da prole produzida por um indivíduo, a reprodução sexual pode melhorar as chances de que pelo menos um dos filhotes desse indivíduo tenha sucesso em um ambiente variável e, muitas vezes, imprevisível, em que se encontra. A reprodução sexual não influencia as frequências alélicas, mas cria novas combinações de alelos sobre as quais a seleção natural poderá atuar. A reprodução sexual expande a diversidade de características influenciadas por alelos de vários *loci* por meio da criação de novos genótipos. Essa é a explicação de por que na seleção do número de cerdas em *Drosophila* (Figura 21.5) foram obtidas moscas com um número maior de cerdas do que o existente em qualquer mosca da população original.

As mutações genéticas neutras acumulam nas espécies

Como foi visto no Capítulo 12, algumas mutações não afetam o funcionamento das proteínas codificadas pelos genes afetados pela mutação. Um alelo que não afeta a adaptabilidade de um organismo é chamado de **alelo neutro**. Tais alelos, não atingidos pela seleção natural, podem ou serem perdidos ou terem suas frequências aumentadas. Assim, alelos neutros podem-se acumular nas populações ao longo do tempo, fornecendo a essa população uma considerável diversidade genética.

A maior parte da diversidade das características que podemos observar diretamente não corresponde a alelos neutros. Entretanto, a maior parte da diversidade observada em nível molecular é aparentemente neutra. Técnicas modernas de biologia molecular permitem medir a diversidade "neutra" e distinguir a diversidade adaptativa da diversidade neutra. No Capítulo 24 discutiremos como essas técnicas possibilitam fazer tal discriminação e como a diversidade neutra pode ser usada para estimar taxas de evolução.

Grande parte da diversidade genética é mantida em subpopulações geograficamente distintas

Uma parcela significativa da diversidade genética em grandes populações é preservada sob a forma de diferenças entre subpopulações. As

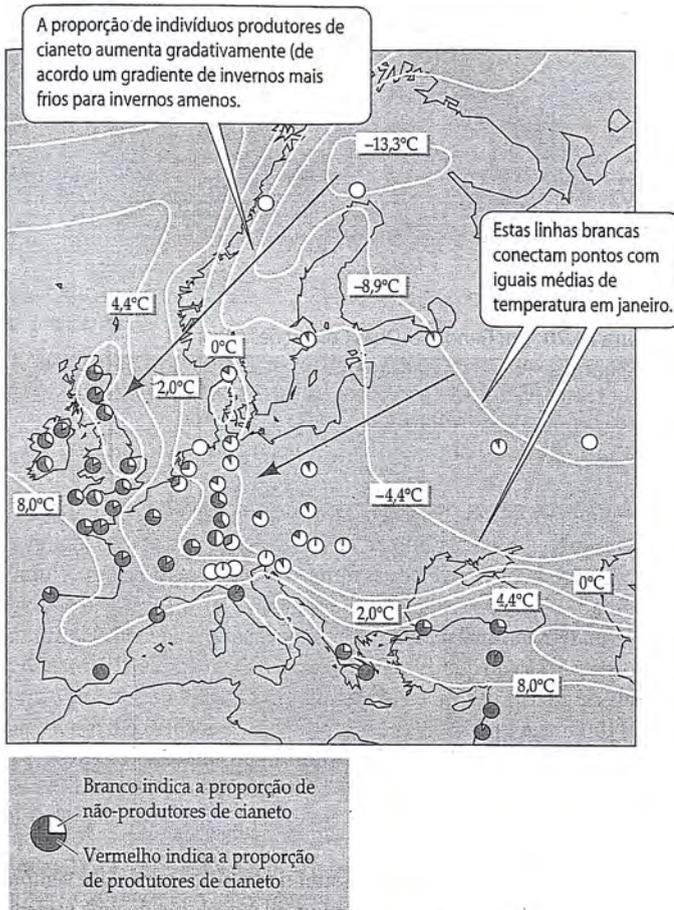


Figura 21.17 Variação Geográfica em Trevos Venenosos. A frequência de indivíduos produtores de cianeto em cada população de trevo branco (*Trifolium repens*) está representada pela proporção vermelha do círculo.

subpopulações normalmente variam geneticamente entre si porque estão submetidas a diferentes pressões de seleção em diferentes ambientes. Subpopulações vegetais podem, por exemplo, apresentar diversidade no que diz respeito às substâncias químicas que sintetizam para defender-se de herbívoros. Alguns indivíduos do trevo *Trifolium repens* produzem cianeto, uma substância venenosa. Indivíduos venenosos são menos atrativos para os herbívoros, particularmente para camundongos e lesmas, do que indivíduos não-venenosos. No entanto, plantas de trevo venenosas são mais sensíveis ao congelamento, pois esse provoca rompimento das membranas celulares e a planta libera cianeto tóxico em seus próprios tecidos.

Em populações de *Trifolium repens* europeias, a frequência de indivíduos produtores de cianeto aumenta gradativamente do norte para o sul e do leste para o oeste (Figura 21.17). Indivíduos venenosos representam a maioria da população somente em áreas onde o inverno é ameno. Indivíduos produtores de cianeto são raros onde o inverno é rigoroso, mesmo existindo nessas regiões altos índices de herbivoria.

A seleção dependente da frequência mantém diversidade genética nas populações

A seleção natural frequentemente preserva a diversidade sob a forma de **polimorfismos**, diferenças genéticas em uma população. Um polimorfismo pode ser mantido quando a adaptabilidade de um genóti-

po (ou fenótipo) varia com a frequência relativa desse ou de outros genótipos (ou fenótipos). Esse processo é conhecido como **seleção dependente da frequência**.

Um pequeno peixe que habita o lago Tanganyika na África leste central nos dá um exemplo de seleção dependente da frequência. Esse peixe, que se alimenta de escamas (*Perissodus microlepis*), possui a boca que se abre ou para a direita ou para a esquerda como decorrência de uma articulação mandibular assimétrica (Figura 21.18). O *Perissodus* aproxima-se de sua presa (um outro peixe) por trás e joga-se sobre ela para abocanhar várias escamas de sua lateral. Indivíduos com a abertura bucal direcionada para a direita sempre se aproximam e atacam pelo lado esquerdo de suas vítimas enquanto indivíduos com a abertura bucal direcionada para a esquerda atacam pelo lado direito.

As presas estão sempre atentas à aproximação dos predadores, assim os ataques serão mais eficientes se a presa tiver a obrigação de controlar ambos os flancos. O comportamento da presa favorece ou prejudica igualmente os predadores, independentemente de sua abertura bucal ser para a direita ou para a esquerda, pois se uma forma for mais comum do que a outra, o peixe presa começará a controlar com maior atenção ataques do lado correspondente. Assim, o sucesso dos indivíduos que apresentam a morfologia mais comum será menor do que o daqueles que apresentam a morfologia menos comum. Um acompanhamento populacional mostrou que as frequências dessas duas formas morfológicas de *Perissodus* permaneceram constantes ao longo de 11 anos.

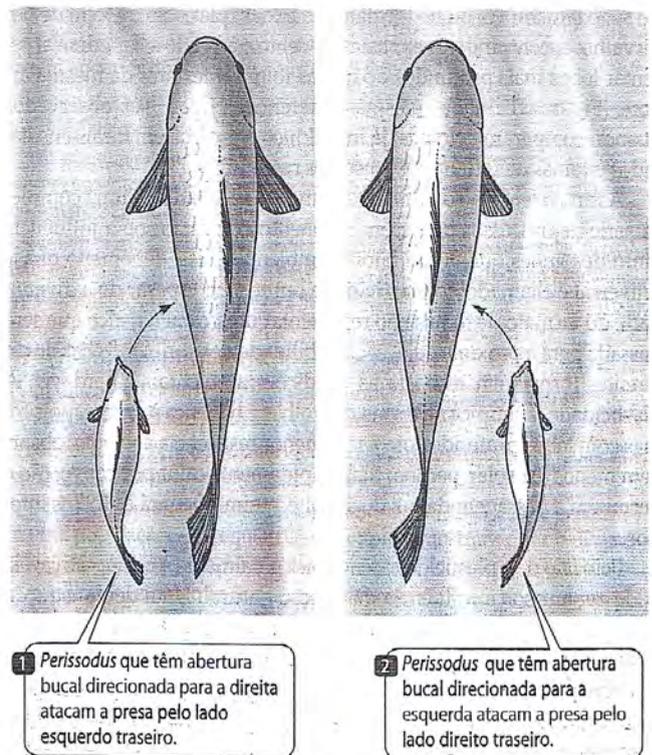


Figura 21.18 Um Polimorfismo Estável. A seleção dependente de frequências mantém iguais as proporções de indivíduos com abertura bucal direcionada para a direita ou para a esquerda no peixe predador *Perissodus*, que se alimenta de escamas.

Folhas do carvalho branco (*Quercus alba*)

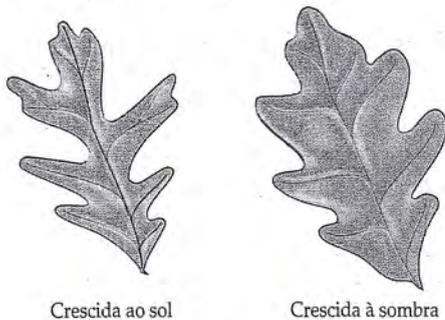


Figura 21.19 Variação Induzida pelo Ambiente.

As características podem variar entre indivíduos geneticamente idênticos ou em um mesmo indivíduo exposto a diferentes ambientes.

Como os Genótipos Determinam os Fenótipos?

Os genótipos não são os únicos fatores a estabelecerem os fenótipos. Se um alelo é dominante sobre outro, um determinado fenótipo poderá ser produzido por mais de um genótipo (por exemplo, indivíduos *AA* e *Aa* podem ser fenotipicamente idênticos).

De maneira semelhante, diferentes fenótipos podem ser produzidos por um dado genótipo dependendo do ambiente encontrado durante o desenvolvimento do organismo. Por exemplo, as células das folhas de uma árvore ou arbusto são geralmente idênticas geneticamente, mesmo assim, folhas da mesma árvore frequentemente diferem entre si no tamanho e/ou no formato. As folhas que estão no topo de um carvalho, encontrando-se expostas ao vento e à luz do sol, podem apresentar lobos mais profundos do que as folhas inferiores da mesma árvore (Figura 21.19). As mesmas diferenças podem ser observadas quando comparamos folhas de indivíduos crescidos em locais ensolarados e folhas de indivíduos crescidos na sombra.

Assim, o fenótipo de um organismo é o resultado de uma complexa série de processos do desenvolvimento que estão sob a influência tanto dos genes quanto de fatores ambientais. Esse fenômeno quase universal é chamado de **plasticidade fenotípica**. Apesar de a diversidade do formato de folhas não representar uma característica que será passada para a próxima geração, a habilidade de produzir folhas de diferentes formas em resposta às condições ambientais é herdável. A plasticidade fenotípica na forma das folhas é benéfica à árvore, pois folhas com lobos profundos oferecem menor resistência ao vento, absorvem menos luz solar, perdem mais rapidamente calor por convecção e permitem a passagem da luz do sol que, assim, chegará às folhas inferiores.

Pelo fato de a plasticidade fenotípica geralmente ser adaptativa, ela pode evoluir sob a influência da seleção natural. Uma demonstração particularmente interessante da natureza adaptativa da plasticidade fenotípica nos é dada por estudos feitos com a borboleta da África tropical *Bicyclus anynana*. A *B. anynana* habita áreas que possuem duas estações distintas (estação seca e estação chuvosa) e apresenta duas formas distintas (Figura 21.20). A forma da estação seca repousa sobre restos vegetais, gramíneas e folhas secas, não voa de forma frequente e possui apenas uma mancha nas asas. A forma da estação chuvosa, que voa ativamente entre vegetação verde e abundante, apresenta várias manchas bastante nítidas distribuídas nas suas asas.

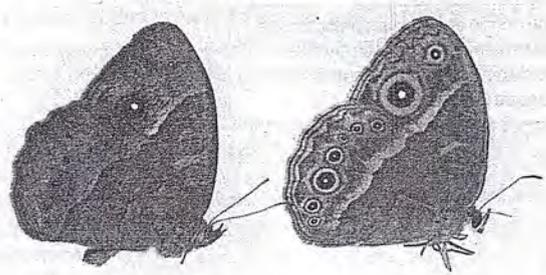


Figura 21.20 Um Genótipo: Duas Colorações Sazonais.

As formas da estação seca (esquerda) e da estação chuvosa da borboleta *Bicyclus anynana* têm o mesmo genótipo. As condições ambientais nas quais a larva se desenvolve determinam a forma adulta da borboleta.

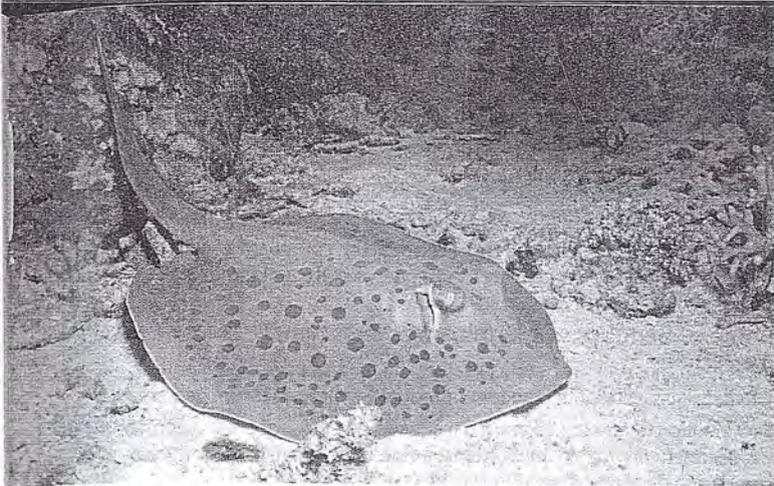
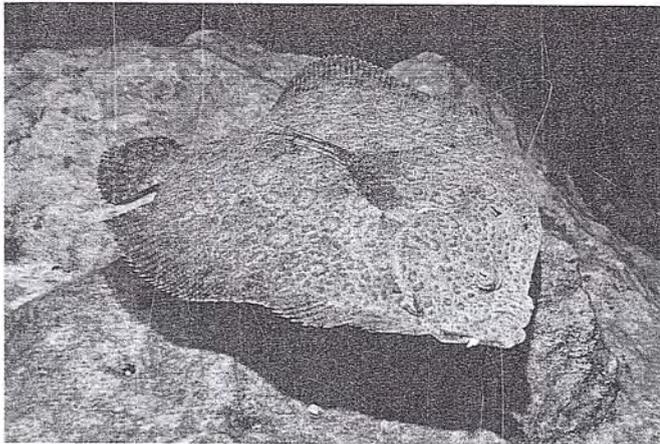
A forma adulta da borboleta é definida pelas condições ambientais que ela encontra no período de larva. Investigadores compararam as taxas de sobrevivência das duas formas em ambas as estações. A forma de estação seca, que se identifica fortemente com a vegetação de coloração marrom na qual repousa, apresenta melhor sobrevivência durante a estação seca do que durante a estação das chuvas. Por outro lado, a forma da estação das chuvas, mais ativa e chamativa, apresenta vantagens durante a estação de chuvas, pois suas manchas conspicuas que se assemelham a grandes olhos afastam alguns predadores.

Limites da Evolução

Até o presente momento temos assumido implicitamente que sempre existe diversidade genética suficiente para a evolução de uma característica favorável. Uma pequena reflexão revelará que essa assunção não pode ser verdadeira. Como foi salientado no capítulo anterior, grandes inovações evolutivas são raras. A maioria das mudanças que ocorrem baseia-se na modificação de características já existentes, mesmo considerando-se que essas características modificadas poderão vir a desempenhar novas funções. Além disso, a teoria evolutiva não permite que uma população torne-se temporariamente menos adaptada. Todas as formas intermediárias devem funcionar, ou seja, qualquer modificação para ser selecionada a favor deve ser benéfica ao organismo que a carregar em qualquer geração.

Um excelente exemplo que ilustra a forma de atuação da seleção por meio da modificação de características já existentes nos é dado pelos peixes que passam a maior parte de seu tempo de vida em repouso sobre o fundo do mar. Uma linhagem, à qual pertencem as raias (também chamadas de arraiais), é perfeitamente simétrica (Figura 21.21a). Esses peixes são descendentes dos tubarões, que já apresentavam um pequeno achatamento dorso-ventral, o que possibilitava aos animais descansarem sobre seus ventres.

Por outro lado, várias espécies de linguados e solhas são descendentes de ancestrais que não apresentavam esse achatamento dorso-ventral. Diferentemente dos tubarões, esses peixes não podem repousar sobre seus ventres, devendo deitar-se sobre uma de suas laterais. Durante o desenvolvimento, os olhos dos linguados e das solhas foram grotescamente deslocados para um único lado do corpo (Figura 21.21b). Nenhum projetista inteligente que estivesse com liberdade de ação construiria linguados e solhas dessa maneira. Mas pequenas alterações na posição dos olhos provavelmente auxiliaram os ancestrais desses peixes planos a enxergar melhor, e o resultado é a estranha morfologia observada atualmente.

(a) *Theniura lymma*(b) *Bothus lunatus***Figura 21.21** Duas Soluções para o Mesmo Problema.

(a) Raias, cujos ancestrais apresentavam achatamento dorsal, repousam sobre seus ventres. (b) Linguados, cujos ancestrais apresentavam achatamento lateral, repousam sobre um de seus lados.

Apesar de existirem limites bastante claros para a evolução, é difícil determinar se a ausência de uma determinada característica que poderia ser considerada vantajosa em uma população está relacionada com alguma limitação ou se apenas estamos interpretando de forma errada a necessidade dessa característica na referida população. Um exemplo para esse questionamento é um intrigante fato relacionado com a reprodução de anfíbios. A maioria das salamandras é *neotênica*, ou seja, os indivíduos alcançam maturidade sexual ainda durante sua forma larval aquática. Por que, então, não existem sapos ou rãs que se reproduzam durante o estágio de girino? Uma limitação universal para que sapos e rãs não possam reproduzir durante o estágio de girino (ou seja, para que não tenham desenvolvido neotenia) pode ser a necessidade de altos níveis de hormônios da tireóide para a diferenciação sexual e a reprodução desses animais. Salamandras neotênicas existem apenas quando os níveis de hormônios da tireóide estão bastante baixos – baixos demais para provocar o amadurecimento sexual de sapos e de rãs. Em muitos outros casos, no entanto, não temos resposta plausível para a ausência de uma determinada característica supostamente vantajosa.

Evolução Rápida (Short-Term) ou Lenta (Long-Term)

Alterações microevolutivas são um importante foco de estudo para os evolucionistas. Essas alterações podem ser observadas diretamente e manipuladas de modo experimental, mostrando os verdadeiros processos pelos quais a evolução ocorre. O estudo de alterações imediatas (*short-term changes*) é capaz de indicar as bases genéticas das alterações

evolutivas e demonstrar o modo de ação da seleção natural. Entretanto, por si só o estudo de alterações microevolutivas não nos torna capazes de prever – ou melhor, “pós-dizer”, uma vez que elas já ocorreram – as ocorrências das modificações macroevolutivas descritas no Capítulo 20. A razão para isso é que os padrões de alterações macroevolutivas podem ser fortemente influenciados por eventos que ocorrem raramente ou a velocidades tão baixas que seriam difíceis de ser identificados em estudos microevolutivos. Além disso, a forma de ação dos fatores evolutivos pode variar ao longo do tempo; mesmo entre descendentes de uma única espécie ancestral, podem evoluir diferentes linhagens seguindo diferentes direções. Assim, evidências adicionais, tais como a ocorrência de eventos raros e incomuns e a existência de tendências no registro fóssil, devem ser consideradas com vistas à compreensão do caminho evolutivo percorrido ao longo de bilhões de anos.

A evolução não é a única ciência que deve lidar com a problemática de tentar explicar eventos passados. Os vulcanólogos acreditam compreender a teoria física capaz de explicar o porquê da erupção do Monte Santa Helena em 1980, mas eles não possuem informações detalhadas o suficiente para explicar o porquê de a erupção ter ocorrido naquele exato dia. Da mesma forma, mesmo que os sismólogos conheçam os princípios que governam a ocorrência dos terremotos, eles são incapazes de prever exatamente quando e onde um sismo ocorrerá.

Nos próximos capítulos discutiremos os diferentes tipos de informação que os biólogos são capazes de organizar para estudar as modificações evolutivas a longo prazo e os processos que levam a essas alterações.

Resumo do Capítulo

Charles Darwin e a Adaptação

- ▶ Darwin desenvolveu sua teoria de evolução pela seleção natural por meio de cuidadosas observações da natureza, especialmente durante sua viagem ao redor do mundo a bordo do *Beagle*.
- ▶ Baseou sua teoria em fatos bem-estabelecidos e conhecidos e em algumas inferências-chave.
- ▶ Não possuía exemplos da ação da seleção natural, portanto, baseou seus argumentos na seleção artificial feita por melhoristas de plantas e criadores de animais.
- ▶ A genética moderna elucidou os mecanismos da hereditariedade, os quais eram desconhecidos de Darwin mas têm fornecido uma base sólida que dá sustentação e substância a sua teoria.

Diversidade Genética Intrapopulacional

- ▶ Um único indivíduo possui apenas alguns dos alelos encontrados na população da qual faz parte. **Rever Figura 21.3.**
- ▶ A diversidade genética é uma característica de praticamente todas as populações naturais. **Rever Figuras 21.4 e 21.5.**
- ▶ As frequências alélicas medem a quantidade de diversidade genética em uma população. As frequências genotípicas mostram como a diversidade genética da população encontra-se distribuída entre seus membros.
- ▶ Os biólogos estimam as frequências alélicas pela medida de uma amostra de indivíduos da população. A soma de todas as frequências dos alelos de um determinado *locus* é igual a 1. **Rever Figura 21.6.**
- ▶ Populações que possuem as mesmas frequências alélicas podem, no entanto, apresentar diferentes frequências genotípicas.

O Equilíbrio de Hardy-Weinberg

- ▶ Diz-se de uma população que não está sendo modificada geneticamente que ela se encontra no equilíbrio de Hardy-Weinberg.
- ▶ Os pressupostos do equilíbrio de Hardy-Weinberg são de que a população é grande, está sob cruzamentos aleatórios, não existe migração, o efei-

to das mutações, pode ser ignorado e a seleção natural não está agindo sobre ela.

► Em uma população que se encontra no equilíbrio de Hardy-Weinberg, as frequências alélicas permanecem constantes ao longo das gerações. Além disso, as frequências genotípicas permanecem nas proporções dadas por $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Rever Figura 21.7.

► Os biólogos podem determinar se algum fator evolutivo está atuando sobre uma população pela comparação entre as frequências genotípicas observadas nessa população e as frequências esperadas para o equilíbrio de Hardy-Weinberg.

Microevolução: Mudanças na Estrutura Genética das Populações

► Mudanças nas frequências alélicas e genotípicas dentro das populações são causadas pela ação de diversos fatores evolutivos: mutação, fluxo gênico, deriva genética e seleção natural.

► A mutação é a origem da diversidade genética. A maioria das mutações é neutra ou deletéria para os organismos nos quais elas ocorrem, mas algumas podem ser vantajosas, principalmente se ocorrerem modificações ambientais.

► A migração de indivíduos de uma população para outra seguida de cruzamento no novo local caracteriza o fluxo gênico. Os imigrantes podem adicionar alelos novos à população ou modificar as frequências de alelos já presentes.

► A deriva genética altera as frequências alélicas de todas as populações, mas só pode competir com a seleção natural em populações de tamanho reduzido. Organismos que normalmente se encontram em populações grandes podem ocasionalmente sofrer os efeitos de um gargalo-de-garrafa populacional. Como resultado, apenas uma pequena parcela da população sobrevive. Rever Figura 21.8.

► Novas populações estabelecidas a partir de um pequeno número de indivíduos fundadores apresentarão frequências gênicas diferentes daquelas existentes na população parental. Rever Figura 21.10.

► Se indivíduos cruzam mais frequentemente com outros indivíduos portadores de um determinado genótipo do que seria de esperar com base em um padrão de aleatoriedade, ou seja, quando os cruzamentos não ocorrem ao acaso, as frequências dos genótipos homocigotos e heterocigotos serão diferentes daquelas esperadas para o equilíbrio de Hardy-Weinberg. Rever Figura 21.11.

► A autofecundação, uma forma extrema de cruzamento não-aleatório, reduz as frequências de indivíduos heterocigotos abaixo do que seria esperado para o equilíbrio de Hardy-Weinberg sem modificar as frequências alélicas.

► A seleção natural é o único fator evolutivo que adapta as populações aos seus ambientes. A seleção natural pode manter as frequências alélicas ou provocar mudanças dessas ao longo do tempo.

► As seleções estabilizadora, direcional e disruptiva modificam as distribuições de fenótipos governados por mais de um *locus*. Rever Figuras 21.12, 21.13 e 21.14.

Estudando a Microevolução

► Os biólogos estudam a microevolução por medições da seleção natural a campo, experimentos de alteração de organismos e construção de modelos computacionais. Rever Figuras 21.15 e 21.16.

Mantendo a Diversidade Genética

► Tanto a deriva genética quanto a seleção estabilizadora e a seleção direcional tendem a provocar reduções da diversidade genética, no entanto, a maioria das populações apresenta alto grau de diversidade genética.

► A reprodução sexual gera uma variação enorme por meio de combinações genotípicas que aumentam o potencial evolutivo das populações. A reprodução sexual não influi na frequência dos alelos mas gera novas combinações do material genético sobre as quais a seleção natural poderá agir.

► Grande parte da diversidade genética existente em uma determinada espécie é mantida em subpopulações distintas. Rever Figura 21.17.

► A diversidade genética existente dentro de uma população pode ser mantida por seleção dependente das frequências. Rever Figura 21.18.

Como os Genótipos Determinam os Fenótipos?

► Os genótipos não são os únicos fatores na determinação dos fenótipos. Um determinado fenótipo pode ser produzido por mais de um genótipo.

► O fenótipo de um organismo é o resultado de uma seqüência de processos de desenvolvimento que sofrem a influência tanto de fatores ambientais quanto de genes. Rever Figuras 21.19 e 21.20.

Limites da Evolução

► A seleção natural atua pela modificação de frequências de algo que já existe. Uma população não pode temporariamente ficar menos adaptada com o objetivo de obter, a longo prazo, alguma vantagem.

Evolução Rápida (*Short-Term*) ou Lenta (*Long-Term*)

► Os padrões de mudanças macroevolutivas podem ser fortemente influenciados por eventos que ocorrem esporadicamente ou a velocidades tão baixas que são negligenciados em estudos microevolutivos. Mais evidências devem ser acumuladas para que possamos compreender os rumos tomados pela evolução a longo prazo.

Para Discussão

1. No decorrer dos últimos 50 anos, mais de 200 espécies de insetos que atacam plantas cultivadas desenvolveram resistência ao DDT e a outros pesticidas. Fazendo uso dos conhecimentos adquiridos neste capítulo, explique como pode ter ocorrido essa rápida e ampla aquisição de resistência. Com base em sua explicação, é possível propor uma forma de utilização de pesticidas que diminua a rapidez e o alcance da resistência? Explique. Atualmente, o uso do DDT foi proibido nos Estados Unidos, assim, o que se pode esperar com relação aos níveis de resistência ao DDT em populações de insetos nesse país? Justifique sua resposta.
2. No que a seleção artificial promovida pelos seres humanos difere da seleção natural? Considerando as diferenças existentes entre seleção artificial e seleção natural, pode-se considerar que Darwin foi coerente ao basear sua teoria de seleção natural em exemplos fornecidos pela seleção artificial?
3. Na natureza, o cruzamento entre indivíduos nunca acontece de forma totalmente aleatória: imigração e emigração são comuns, e a seleção natural raramente está ausente. Por que, então, pode-se considerar útil o modelo de equilíbrio de Hardy-Weinberg que, sabemos, está baseado em pressupostos praticamente impossíveis de serem aplicados? Você pode citar outras situações ou conceitos científicos que estejam baseados em pressupostos falsos? Como esses modelos são utilizados?
4. Considerando tudo o que sabemos, é possível dizer que a seleção natural não é capaz de adaptar organismos com vista a eventos futuros. Mesmo assim, muitos organismos parecem antecipar certas situações. Por exemplo, muitos mamíferos começam o período de hibernação enquanto o clima ainda está quente e muitas aves iniciam sua migração para as zonas quentes bem antes da chegada do inverno. Como podem estes comportamentos "previdentes" terem evoluído?
5. Algumas pessoas acreditam que espécies, assim como organismos individuais, possuem um ciclo de vida. Acreditam que as espécies surgem como resultado dos processos de especiação, crescem, expandem-se e, inevitavelmente, morrem como resultado de um "envelhecimento da espécie". Poderia algum fator evolutivo produzir tais ciclos de vida nas espécies? Se não, como podemos explicar a existência de tão altos níveis de extinção de espécies na natureza?