

- Os autores deste livro e a EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA. empenharam seus melhores esforços para assegurar que as informações e os procedimentos apresentados no texto estejam em acordo com os padrões aceitos à época da publicação, e todos os dados foram atualizados pelos autores até a data da entrega dos originais à editora. Entretanto, tendo em conta a evolução das ciências da saúde, as mudanças regulamentares governamentais e o constante fluxo de novas informações sobre terapêutica medicamentosa e reações adversas a fármacos, recomendamos enfaticamente que os leitores consultem sempre outras fontes fidedignas, de modo a se certificarem de que as informações contidas neste livro estão corretas e de que não houve alterações nas dosagens recomendadas ou na legislação regulamentadora.
- Os autores e a editora se empenharam para citar adequadamente e dar o devido crédito a todos os detentores de direitos autorais de qualquer material utilizado neste livro, dispondo-se a possíveis acertos posteriores caso, inadvertida e involuntariamente, a identificação de algum deles tenha sido omitida.
- Traduzido de:

THE ECONOMY OF NATURE, SEVENTH EDITION


First published in the United States by
W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York
Copyright © 2014, 2008, 2001, 1997 by W.H. Freeman and Company

All Rights Reserved.

Publicado originalmente nos Estados Unidos por
W.H. FREEMAN AND COMPANY, New York
Copyright © 2014, 2008, 2001, 1997 by W. H. Freeman and Company

Todos os Direitos Reservados.

ISBN: 978-1-4292-4995-9

- Direitos exclusivos para a língua portuguesa
Copyright © 2016 by
EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.
Uma editora integrante do GEN | Grupo Editorial Nacional
Travessa do Ouvidor, 11
Rio de Janeiro – RJ – CEP 20040-040
Tels.: (21) 3543-0770/(11) 5080-0770 | Fax: (21) 3543-0896
www.grupogen.com.br | editorial.saude@grupogen.com.br
- Reservados todos os direitos. É proibida a duplicação ou reprodução deste volume, no todo ou em parte, em quaisquer formas ou por quaisquer meios (eletrônico, mecânico, gravação, fotocópia, distribuição pela Internet ou outros), sem permissão, por escrito, da EDITORA GUANABARA KOOGAN LTDA.
- Capa: Diana Blume
- Edição eletrônica: 
- Ficha catalográfica

R396e
7. ed.

Ricklefs, Robert
A economia da natureza / Robert Ricklefs, Rick Relyea; revisão técnica Cecília Bueno; Tradução Ana Cláudia de Macêdo Vieira ... [et al.]. – 7. ed. – [Reimpr.]. – Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2018.
il.

Tradução de: Ecology | The economy of nature
ISBN 978-85-277-2876-8

1. Ecologia. I. Relyea, Rick. II. Título.

16-30089

CDD: 577
CDU: CDU: 574



Os Tentilhões de Darwin

Como parte de sua viagem ao redor do mundo, Charles Darwin explorou por um tempo as Ilhas Galápagos, onde coletou aves com diferentes tamanhos e formatos. Darwin, originalmente, acreditou que havia coletado diferentes famílias de aves, uma vez que se assemelhavam a tentilhões, melros e pintassilgos. Ele as enviou para a Inglaterra, onde o ornitologista John Gould determinou que todas essas aves eram tentilhões, mas com aspectos bem diferentes uns dos outros. Algumas espécies comiam insetos; outras se alimentavam de frutos e flores de cactos; outras, ainda, de sementes grandes ou pequenas. Darwin formulou a hipótese de que esses tentilhões, provavelmente, compartilhavam um ancestral comum vindo originalmente da América do Sul para as ilhas. A hipótese de Darwin – de que múltiplas espécies poderiam descender de um ancestral comum – o

auxiliou a desenvolver sua teoria de evolução por seleção natural.

Desde a época de Darwin, muitos pesquisadores foram às Ilhas Galápagos para avaliar como o processo de seleção natural atua nos tentilhões. Na década de 1970, por exemplo, Peter e Rosemary Grant marcaram todos os tentilhões-de-solo-médios (*Geospiza fortis*) em uma ilha e mediram o tamanho de seus bicos. Essa espécie de

“Ao estudar como a evolução ocorre em populações selvagens, foi possível observar que a seleção natural pode alterar os atributos de uma população em um espaço de tempo relativamente curto.”

tentilhão come sementes, cujo tamanho faz diferença para essas aves. Indivíduos com bicos grandes podem produzir a força necessária para quebrar as sementes maiores, enquanto aqueles com bicos pequenos são melhores ao lidar com sementes pequenas. Quando a ilha sofreu uma seca, a abundância geral de sementes declinou; as pequenas e fáceis de quebrar foram rapidamente consumidas. As sementes maiores remanescentes eram muito mais difíceis de quebrar, de modo que apenas indivíduos com bicos grandes poderiam quebrá-las; dessa maneira, aves com bicos maiores teriam mais chances de sobreviver à seca. O tamanho do bico tem uma base genética que é passada dos pais para a prole e, assim, à medida que o tamanho médio de bico dos pais aumentou, o mesmo ocorreu com o da prole. Isso era a evolução em ação.

A evolução para bicos maiores que ocorreu durante a seca se reverteu posteriormente. Em 1983, chuvas constantes levaram à maior abundância de sementes pequenas novamente. Como aves com bicos menores lidavam de modo mais eficiente com as sementes pequenas, os indivíduos com bicos menores sobreviviam mais e produziam mais proles que os indivíduos com bicos maiores. Conseqüentemente, o tamanho médio de bico da população declinou. Novamente, a população evoluiu em resposta a uma mudança nas sementes disponíveis.

Pesquisas com os tentilhões de Galápagos continuam até os dias atuais. Na década de 1980, outra espécie, o tentilhão-de-solo-grande (*Geospiza*

Tentilhão-de-solo-médio. Este é um dentre mais de uma dúzia de tentilhões de Darwin que vivem nas Ilhas Galápagos. (Fotografia de Juergen & Christine Sohns/Animals Animals/Earth Scenes.)

magnirostris), chegou de uma ilha vizinha. Ele apresenta quase o dobro do tamanho do tentilhão-de-solo-médio, e seu bico maior é melhor para quebrar sementes grandes. Durante 20 anos, a população dos tentilhões grandes cresceu; em 2003, no entanto, outra seca assolou a ilha, o que tornou as sementes escassas novamente. Diferentemente da seca anterior, na qual as sementes grandes eram as únicas remanescentes abundantes, dessa vez, os tentilhões-de-solo-grandes comeram a maioria das sementes grandes, deixando apenas as poucas sementes pequenas para os tentilhões-de-solo-médios. Com duas espécies competindo por sementes, ambas sofreram uma mortalidade muito alta. Dos tentilhões-de-solo-médios que sobreviveram, o tamanho médio de seus bicos era menor depois da seca que antes. Assim, a população continuou a evoluir.

As décadas de pesquisa com os tentilhões de Darwin forneceram um *insight* de como a seleção natural opera na natureza. Ao estudar como a evolução ocorre em populações selvagens, foi possível observar que a seleção natural pode alterar os atributos de uma população em um espaço de tempo relativamente curto. Neste capítulo, vamos explorar as formas pelas quais a evolução induz populações a tornarem-se geneticamente distintas, e como isso leva à origem de novas espécies.

Fonte: Grant PR, Grant BR. Evolution of character displacement in Darwin's finches, *Science* 2006;313:224-226. Pennisi E. Competition drives big beaks out of business, *Science* 2006;313:156.

CONCEITOS DO CAPÍTULO

- O processo de evolução depende da variação genética.
- A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção.
- A microevolução opera no nível da população.
- A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica.

► A história dos tentilhões das Ilhas Galápagos demonstra que a evolução modela a forma e a função de organismos de acordo com as propriedades de seus ambientes. A evolução depende da variação genética e esta pode surgir de diversos processos. Com o tempo, populações e espécies podem desenvolver mudanças em atributos, tais como o tamanho e o formato dos bicos das aves. Essas alterações podem surgir devido a processos aleatórios ou ao processo não aleatório de seleção. Algumas das mais importantes fontes de seleção natural incluem diferenças nas condições físicas, recursos alimentares e interações com competidores, predadores, patógenos e indivíduos da mesma espécie. Neste capítulo, examinaremos esses processos e exploraremos o modo como os genes e o ambiente se unem para determinar a evolução de populações e novas espécies.

O processo de evolução depende da variação genética

No Capítulo 4, foi discutido como os atributos expressos por um indivíduo são o resultado da interação entre genótipos e ambiente. Como visto no exemplo dos bicos dos tentilhões, quando a variação genética está presente, ela possibilita a evolução por seleção natural. Nesta seção, revisamos a es-

trutura do DNA, o processo de como os genes ajudam a determinar os fenótipos dos organismos e o processo pelo qual a variação nos genes é produzida.

ESTRUTURA DO DNA

A informação genética está contida na molécula de **ácido desoxirribonucleico**, também conhecida como **DNA** – uma molécula composta de duas fitas de nucleotídeos enroladas em um formato conhecido como dupla hélice. Cada fita é composta de subunidades denominadas nucleotídeos, e cada um deste é constituído de um açúcar, um grupamento fosfato e uma dentre quatro bases nitrogenadas diferentes: adenina (A), timina (T), citosina (C) e guanina (G). Assim como uma sequência de letras tem um significado particular, uma palavra, a informação genética é codificada em uma ordem específica de diferentes bases nitrogenadas. Fitas longas de DNA enrolam-se ao redor de proteínas, formando estruturas compactas denominadas **cromossomos**.

Ácido desoxirribonucleico (DNA) Uma molécula composta de duas fitas de nucleotídeos enroladas juntas em um formato conhecido como dupla hélice.

Cromossomos Estruturas compactas, consistindo em fitas longas de DNA enroladas em volta de proteínas.

GENES E ALELOS

Os genes são regiões de DNA que codificam determinadas proteínas, as quais, por sua vez, afetam atributos específicos. Tipos diferentes de um gene específico são denominados **alelos**. Em organismos diploides – aqueles que apresentam dois conjuntos de cromossomos –, um alelo é oriundo do gameta materno, e o outro do paterno. Como já mencionado, cada gameta é haploide, o que significa que contém apenas um conjunto de cromossomos.

Em muitos casos, uma alteração em alelos pode criar diferenças no fenótipo de um organismo. Os tipos sanguíneos ABO em seres humanos, por exemplo, são determinados por qual alelo uma pessoa herda de cada um dos pais – A, B ou O. O alelo é responsável pela produção dos *antígenos* A e B, que são moléculas da superfície de nossas células vermelhas que interagem com o sistema imunológico. (Observe que o alelo O não produz antígeno.) Indivíduos com tipo sanguíneo A apresentam genótipos AA ou AO; indivíduos com tipo sanguíneo B apresentam genótipos BB ou BO. Todos os outros apresentam genótipos AB ou OO. Nesse caso, a conexão entre o genótipo e o fenótipo é direta e o padrão de herança é linear. Por exemplo, crianças de um pai AA e uma mãe BB sempre terão o genótipo AB.

Enquanto o tipo sanguíneo é determinado por alelos diferentes de um único gene, os atributos **poligênicos** refletem os efeitos de alelos de diversos genes. Por exemplo, a cor dos olhos em humanos é determinada por pelo menos três genes que controlam pigmentos em diferentes partes da íris ocular. Os padrões de herança do fenótipo que dependem de interações dentre múltiplos alelos podem ser bastante complexos.

Muitos fenótipos em uma população podem variar em uma gama de valores devido aos seus atributos poligênicos. O tamanho corporal é um bom exemplo. A maioria das populações apresenta uma distribuição normal, ou em formato de sino, de tamanhos corporais, como mostrado na **Figura 7.1**. Nessa distribuição, a maioria dos indivíduos encontra-se perto do meio do intervalo, com cada vez menos indivíduos localizados em direção aos extremos. Parte dessa variação contínua poderia ser em virtude de diferenças ambientais, como a quantidade de recursos disponíveis. Contudo, grande parte da variação pode ser atribuída às ações de muitos genes, cada um com uma influência relativamente pequena no valor do atributo. Se diversos genes influenciam o tamanho corporal, o tamanho de um indivíduo dependerá da mistura de alelos para todos aqueles genes. A tendência do tamanho dos indivíduos em se concentrar no centro da distribuição reflete a improbabilidade relativa de um indivíduo herdar muitos alelos que codificam tamanho grande ou pequeno. Pense nisso como se estivesse lançando moedas. A chance de conseguir 10 coroas consecutivamente (cerca de 1 em 1.000) é muito mais remota que a de obter 5 caras e 5 coroas (em torno de 1 em 4).

Enquanto alguns genes afetam apenas um único atributo, como o tamanho, outros genes afetam múltiplos – um efeito chamado **pleiotropia**. Por exemplo, galinhas apresentam

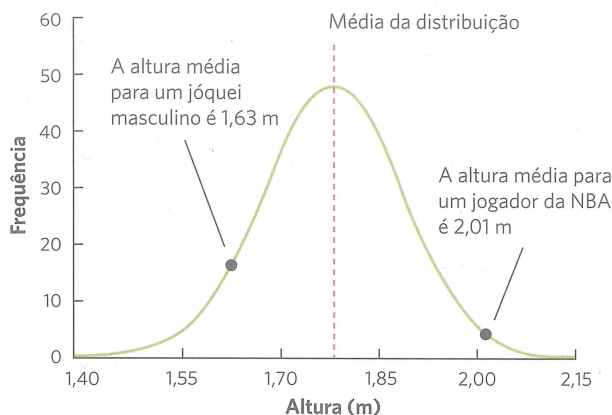


Figura 7.1 Distribuição da frequência de atributos poligênicos. Quando um atributo contínuo é determinado por muitos genes, a distribuição segue uma curva em formato de sino. Para as alturas de homens nos EUA, por exemplo, há uma distribuição simétrica em torno da média. A maioria dos indivíduos expressa um valor de atributo intermediário, enquanto apenas alguns poucos indivíduos, como os jogadores de basquete e os jogadores de cavalos, expressam atributos extremos. (Dados do Censo EUA 2000.)

um gene (conhecido como gene *frizzle*) que faz as penas curvarem-se para fora em vez de ficarem juntas ao corpo. No entanto, tal gene causa outras variações, incluindo metabolismo acelerado, digestão mais lenta e deposição de ovos menos frequente. Quando um gene tem efeitos pleiotrópicos, quaisquer alterações nele podem apresentar efeitos de maior alcance nos atributos dos organismos.

Em alguns casos, a expressão de um gene pode ser controlada por outros genes – isso é conhecido como **epistasia**. No caso da cor dos pelos de camundongos, por exemplo, há um gene que determina se um camundongo produzirá pigmentos de pelos pretos ou marrons; contudo, há um segundo gene que determina se um pelo receberá quaisquer pigmentos ou não. Caso alelos no segundo gene impeçam a deposição de pigmentos nos pelos, os alelos do primeiro gene tornam-se irrelevantes, e o camundongo apresentará uma pelagem branca.

ALELOS DOMINANTES E RECESSIVOS

Todo indivíduo tem duas cópias de cada gene, uma herdada de sua mãe e outra de seu pai. Exceções a essa regra incluem genes localizados em cromossomos sexuais; genes de organismos que se reproduzem por autofertilização; organismos haploides e outros, tais como as plantas que alternam gerações haploides e diploides como partes dos seus ciclos de vida. Um indivíduo com dois alelos diferentes de um gene especí-

Alelos Tipos diferentes de um gene específico.

Poligênico Quando um único atributo é afetado por diversos genes.

Pleiotropia Quando um único gene afeta múltiplos atributos.

Epistasia Quando a expressão de um gene é controlada por outro gene.

fico é considerado **heterozigoto** para aquele gene, como no caso de uma pessoa com tipo sanguíneo AB. Um indivíduo com dois alelos idênticos é **homozigoto** (p. ex., uma pessoa com o tipo sanguíneo AA). Quando um indivíduo é heterozigoto, os dois alelos diferentes podem produzir um fenótipo intermediário, como no caso de uma pessoa com tipo sanguíneo AB que expressa ambos os alelos. Quando ambos os alelos contribuem para o fenótipo, os alelos são considerados **codominantes**. A codominância é também encontrada na coloração floral de diversas espécies de plantas (Figura 7.2); por outro lado, um alelo pode mascarar a expressão de outro. Nesse caso, o alelo que é expressado chama-se **dominante** e aquele que não é, **recessivo**. Em porcos domésticos, por exemplo, o alelo para cor de pelagem branca é dominante e o alelo para cor de pelagem preta, recessivo.

Felizmente, a maioria dos alelos danosos é recessiva; assim, eles não são expressados em um indivíduo heterozigoto. Quaisquer alelos danosos dominantes que poderiam surgir se expressam tanto como homozigotos quanto como heterozigotos. Uma vez que reduzem a aptidão (*fitness*), alelos dominantes danosos sofrem forte seleção negativa, e são removidos da população ao longo do tempo. Por outro lado, alelos prejudiciais recessivos se expressam nos homozigotos, mas não nos heterozigotos, podendo, assim, persistir em uma população por não sofrerem seleção negativa quando ocorrem em indivíduos heterozigotos. Exemplos de alelos recessivos prejudiciais em humanos incluem os que causam a anemia falciforme e a fibrose cística.

Um **pool gênico** consiste em alelos de todos os genes de cada indivíduo em uma população. Os *pools* gênicos da maioria das populações que se reproduzem sexualmente apresentam variação genética significativa. Com o tipo sanguíneo ABO, por exemplo, a população humana dos EUA inclui 61% de alelos O, 30% de alelos A e 9% de alelos B. As proporções desses alelos variam entre as populações. As pessoas de des-

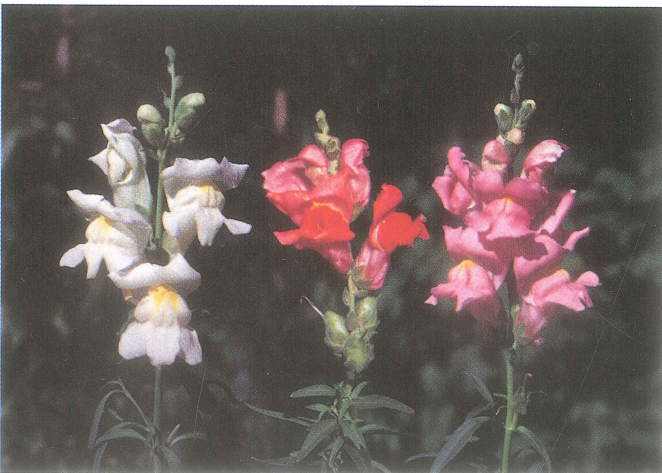


Figura 7.2 Codominância. Nas plantas boca-de-leão, as flores vermelhas e brancas são genótipos homozigotos. A flor cor-de-rosa obtém sua coloração de um gene vermelho e um branco, codominantes. (Fotografia de John Kaprielian/Photo Researchers, Inc.)

centência asiática, por exemplo, tendem a apresentar maior frequência de alelos B, enquanto pessoas com descendência irlandesa exibem maior frequência de alelos O.

FONTES DE VARIAÇÃO GENÉTICA

Após compreender o papel dos genes e alelos, é preciso rever como obter variação genética nos atributos dos organismos. Uma das maneiras mais comuns de produzir variação é por meio de reprodução sexual. Combinando uma célula haploide sexual de um dos pais com a célula do outro, novas combinações de alelos podem ser produzidas na prole por muitos cromossomos diferentes. Os cromossomos em um gameta haploide são uma **combinação aleatória** daquelas nas células diploides parentais, significando que podem ser qualquer combinação de cromossomos que o organismo parental recebeu de sua mãe ou pai. Quando um indivíduo produz um óvulo, por exemplo, alguns cromossomos terão vindo do pai, enquanto outros de sua mãe. Como veremos no Capítulo 9, a criação de novas combinações genéticas por reprodução sexual representa uma das principais estratégias para as espécies criarem progênes resistentes a patógenos e parasitas que evoluem rapidamente.

Dois meios adicionais pelos quais surge variação genética são por **mutação** e **recombinação**. A **mutação** é uma alteração aleatória na sequência de nucleotídeos em regiões do DNA que compreendem um gene ou controlam sua expressão. As mutações podem ocorrer em qualquer lugar dos cromossomos, apesar de algumas regiões dos cromossomos poderem apresentar maiores frequências de mutação que outras. Muitas mutações não apresentam efeito detectável, e são chamadas mutações *silenciosas* ou *sinônimas*; outras podem simplesmente alterar a aparência, a fisiologia ou o comportamento do indivíduo. Quando mudanças fenotípicas adaptam-se melhor ao ambiente, tais fenótipos serão favorecidos pela seleção natural. Algumas mutações, no entanto, podem causar alterações drásticas, e frequentemente letais no fenótipo. Muitas doenças humanas, tais como anemia falciforme, doença

Heterozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos diferentes de um gene específico.

Homozigoto Quando um indivíduo tem dois alelos idênticos de um gene específico.

Codominante Quando dois alelos contribuem para o fenótipo.

Dominante Alelo que mascara a expressão de outro.

Recessivo Alelo cuja expressão é mascarada pela presença de outro.

Pool gênico Coleção de alelos de todos os indivíduos em uma população.

Combinação aleatória Processo de criação de gametas haploides, no qual a combinação de alelos colocados em um determinado gameta pode ser qualquer uma das existentes no organismo parental diploide.

Mutação Mudança aleatória na sequência de nucleotídeos em regiões do DNA que compreende ou controla a expressão de um gene.

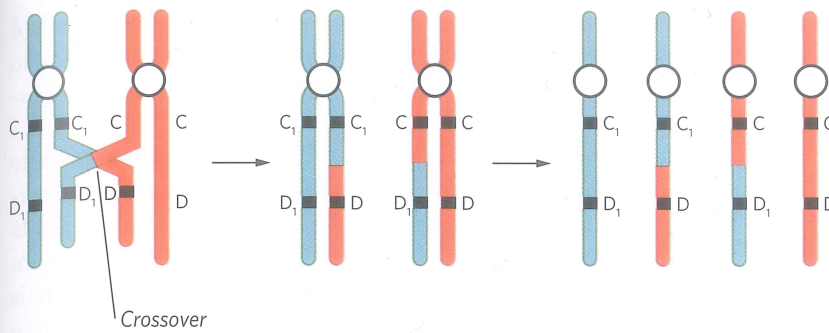


Figura 7.3 Variação genética por meio de recombinação. Durante a meiose em organismos eucarióticos, pares de cromossomos homólogos alinham-se juntos. Quando os cromossomos apresentam *crossing over*, eles trocam DNA e cada cromossomo apresenta uma nova combinação de genes.

de Tay-Sachs, fibrose cística e albinismo, assim como tendências para desenvolver certos cânceres e doença de Alzheimer, são causadas por mutações em um só nucleotídeo de genes individuais.

Recombinação genética é a reorganização de genes que pode ocorrer à medida que o DNA é copiado durante a *meiose*; o processo que cria gametas haploides de células diploides parentais. Durante a meiose, pares de *cromossomos homólogos* – um membro dos quais é herdado de cada genitor – alinham-se próximos um ao outro. Quando os dois cromossomos no par não trocam qualquer DNA, terminamos com células haploides que contêm cromossomos inalterados. Contudo, algumas vezes, ambos os cromossomos no par trocam DNA, em um processo conhecido como *crossing over*, como mostrado na **Figura 7.3**. Eventualmente, o *crossing over* também pode ocorrer entre cromossomos não homólogos. Em qualquer caso, novos genes não estão sendo criados, mas novas combinações de alelos são produzidas, com o potencial de produzir novos fenótipos.

Um dos mais conhecidos exemplos de recombinação envolve o sistema imunológico de vertebrados. Estes enfrentam uma diversidade de patógenos que evoluem continuamente, de modo a tornarem-se melhores no ataque aos seus hospedeiros. Para combater esses patógenos em mudança constante, os vertebrados necessitam de um sistema imunológico também em constante alteração, que seja capaz de identificar e destruir os patógenos. A recombinação fornece o mecanismo para criar a alta variação genética no sistema imunológico que os vertebrados precisam para contrapor a rápida evolução de seus parasitas. Este tópico será abordado no Capítulo 9.

A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção

No oeste do estado de Nova York, existe um bando de veados-de-cauda-branca com uma aparência muito diferente da maioria desses animais. Muitos dos veados que vivem nos 4.300 ha do Depósito *Seneca* do Exército não apresentam as típicas pelagens marrom-avermelhadas; em vez disso, seus pelos são brancos (**Figura 7.4**). O fenótipo pelos brancos é consequência de uma rara mutação que ocorre por toda a população de veados-de-cauda-branca. Como uma pelagem branca pode frequentemente tornar um vea-

do mais visível a predadores, ela não proporciona qualquer benefício de aptidão e não esperaríamos que persistisse. Então, por que existe uma alta frequência de veados brancos no Depósito *Seneca* do Exército? Quando o depósito foi construído em 1941, os 4.300 ha de área foram cercados, e várias dezenas de veados ficaram presos em seu interior. Alguns anos depois, dois veados brancos foram observados; pelo fato de serem uma visão tão atípica, as autoridades do depósito baniram os caçadores, proibindo a caça dos veados com o fenótipo branco. Ao longo do tempo, a população de veados cresceu e o fenótipo branco tornou-se mais frequente. Atualmente, do total de 800 veados vivendo na propriedade, cerca de 200 são brancos.

A história dos veados brancos demonstra como a evolução geralmente ocorre por meio de múltiplos processos. Eventos aleatórios, como as mutações, podem não conferir vantagens de aptidão logo quando surgem; tal é o caso para a maioria das populações de veados nas quais a mutação branca surge

Recombinação Reorganização dos genes que pode ocorrer enquanto o DNA é copiado durante a meiose, e os cromossomos trocam material genético.



Figura 7.4 Veado-de-cauda-branca mutante. No depósito *Seneca* do Exército, no oeste do estado de Nova York, uma mutação para pelo branco surgiu na década de 1940. Desde então, o fenótipo branco foi protegido, enquanto o fenótipo normal marrom foi caçado; nos 70 anos seguintes, o fenótipo branco chegou a compor aproximadamente 25% da população. (Fotografia de Syracuse Newspapers/Dick Blume/The Image Works.)

ocasionalmente. No entanto, se passar a existir uma seleção para o fenótipo mutante, assim como aconteceu no Depósito *Seneca* do Exército, com a redução da pressão da caça, os mutantes podem tornar-se mais frequentes na população.

EVOLUÇÃO POR MEIO DE PROCESSOS ALEATÓRIOS

Como vimos com a mutação que causa a cor branca dos veados, processos aleatórios podem facilitar mudanças evolutivas em uma população. Adicionalmente à mutação, processos aleatórios incluem *deriva genética*, *efeitos de gargalo* e *efeitos fundadores*.

Mutação

A mutação é uma das duas formas principais pelas quais surge variação genética em uma população. Pelo fato de os genes geralmente codificarem funções vitais para desempenho e aptidão, as mutações que afetam negativamente essas funções não são favorecidas pela seleção. Contudo, uma pequena fração de mutações pode ser benéfica; a **Figura 7.5**, por exemplo, ilustra o ocorrido com o bando de veados do Depósito *Seneca* do Exército. Em um grupo de veados, uma mutação para pelagem branca surgiu, a qual adicionou uma variação genética à população. Após a mutação surgir e tornar-se protegida, a frequência de veados brancos aumentou.

As taxas de mutação variam consideravelmente em diferentes grupos de organismos; no entanto, dentre os genes que são expressados e que podem ser observados como fenótipos alterados, as taxas de mutação variam de 1 em 100 a 1 em 1.000.000 por gene por geração. Quanto mais genes uma espécie apresenta, maior a probabilidade que pelo menos um gene sofrerá mutação. De modo semelhante, quanto maior o tamanho de uma população, maior a probabilidade de que um indivíduo dessa população carregue uma mutação.

Deriva genética

A **deriva genética**, outro processo aleatório, ocorre quando se perde variação genética devido à variação aleatória em acasalamento, mortalidade, fecundidade ou herança. A deriva genética é mais comum em pequenas populações, visto que eventos aleatórios podem apresentar um efeito desproporcionalmente grande nas frequências de genes na popu-

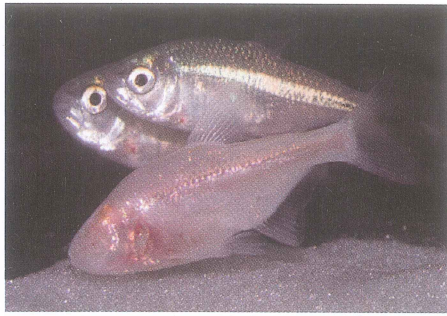
lação. Afinal, como se determina se um fenótipo evoluído é resultado de deriva e não outro processo, tal como a seleção natural? Pesquisas com o peixe-de-caverna mexicano (*Astyanax mexicanus*) fornecem uma resposta.

O peixe-de-caverna mexicano é uma espécie composta de algumas populações que vivem em correntes dentro de cavernas e outras que vivem em águas correntes superficiais. Ainda que as populações possam cruzar entre si, elas apresentam aspectos bem diferentes. Como é o caso com vários animais adaptados às cavernas, as populações de caverna têm olhos e pigmentação bastante reduzidos (**Figura 7.6A**). Contudo, populações vivendo em águas superficiais têm olhos normais e pigmentação escura. Para determinar se essas mudanças se devem à seleção natural ou à deriva genética, os pesquisadores criaram indivíduos da população da caverna, da população da superfície e de uma prole de híbridos criados por intercruzamento entre ambas as populações. Os pesquisadores, então, examinaram regiões do DNA dos peixes que codificavam o tamanho dos olhos e a pigmentação, que poderiam conter um ou mais genes. Em 2007, eles relataram que as 12 regiões do DNA que codificam olhos grandes à população de superfície expressavam, todas, olhos pequenos na população da caverna. Os resultados são exibidos na **Figura 7.6B**. Isso sugere que a seleção natural favoreceu a evolução de todos os genes de olhos em uma direção semelhante para produzir olhos pequenos. Em contraste, quando examinaram 13 regiões de DNA que codificavam a pigmentação, verificaram que cinco dessas regiões expressavam maior pigmentação nas populações de caverna e oito delas, menor pigmentação, como mostrado na **Figura 7.6C**. A ausência de um padrão consistente entre as 13 regiões de DNA sugere que a seleção natural estava envolvida. Em vez disso, as diferenças na pigmentação nas populações de caverna foram provavelmente produzidas por deriva genética. Considerando que pequenas populações tendem a experimentar maior deriva genética em comparação com as grandes, pode ser o caso de que a população de caverna era inicialmente muito pequena.

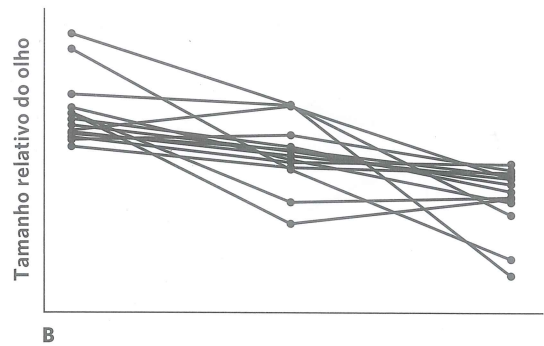
Deriva genética Processo que ocorre quando a variação genética é perdida devido à variação aleatória em acasalamento, mortalidade, fecundidade e herança.



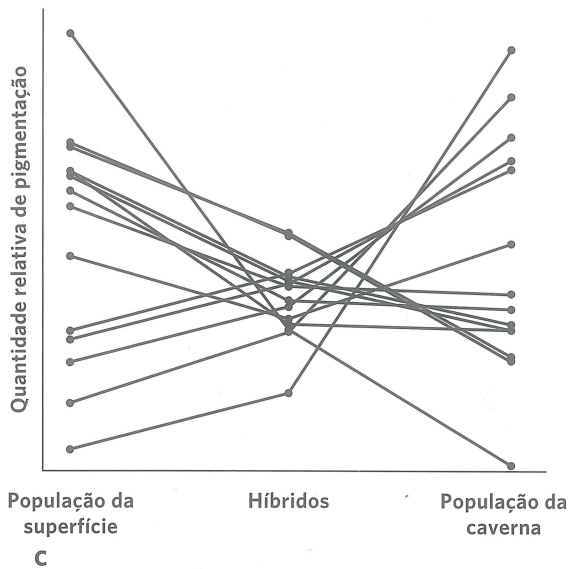
Figura 7.5 Evolução por mutação. Mutações, como a pelagem branca em veados-de-cauda-branca, podem surgir em populações. Se a mutação conferir um benefício de aptidão, ela pode aumentar em frequência na população ao longo de múltiplas gerações.



A



B



C

Figura 7.6 Evolução por deriva genética. **A.** Populações do peixe-de-caverna mexicano que vivem em correntes superficiais apresentam olhos grandes e pigmentação escura, enquanto as populações que vivem em cavernas têm olhos pequenos e pigmentação reduzida. **B.** Ao comparar a maneira como regiões diferentes de DNA que codificam tamanho de olho mudaram entre populações de superfície e as de caverna, pesquisadores observaram que todas as 12 regiões de DNA codificavam olhos menores na população de caverna que na população de superfície. Como todas as 12 regiões mudaram na mesma direção, isso sugere que a seleção natural selecionou olhos menores. **C.** Quando pesquisadores observaram as mudanças nas regiões de DNA que codificam pigmentação, eles encontraram cinco regiões codificadas para maior pigmentação e oito regiões codificadas para menor pigmentação. Como as 13 regiões não mudam na mesma direção, isso sugere que as alterações na pigmentação foram em virtude da deriva genética. (Dados obtidos de M. Protas et al., Regressive evolution in the Mexican cave tetra, *Astyanax mexicanus*, *Current Biology* 17 (2007): 452-454. Fotografia de cortesia do Dr. Richard Borowsky.)

Efeitos de gargalo

Uma redução na variação genética também pode ocorrer devido a uma diminuição acentuada no tamanho populacional, conhecida como **efeito de gargalo**. Quando uma população sofre uma grande redução no número de indivíduos, os sobreviventes carregam apenas uma fração da diversidade genética que estava presente na população maior original. Além disso, após ser reduzida a uma população pequena pelo efeito de gargalo, é possível, então, experimentar deriva genética. Reduções populacionais podem ocorrer por causas naturais (p. ex., uma seca que reduz a abundância de alimentos) ou causas antropogênicas, tais como a perda de *habitat* devido à construção de residências ou fábricas.

Um exemplo de um efeito de gargalo é o grande galo-das-pradarias (*Tympanuchus cupido*) – uma ave de campo que historicamente viveu espalhada por grande parte do centro dos EUA, incluindo Minnesota, Kansas, Nebraska e Illinois. Enquanto os tetrazes-das-pradarias permaneceram abundantes em muitos estados, a população em Illinois declinou de aproximadamente 12 milhões em 1860 para apenas 72 aves em 1990, como ilustrado na [Figura 7.7A](#). Para determinar se tal diminuição drástica na população estava associada a um declínio na diversidade genética, pesquisadores coletaram amostras de DNA de espécimes de tetraz-das-pradarias de

museus da década de 1930, quando a população era de 25.000, e na década de 1960, quando a população era de 2.000. Eles definiram tal período entre os anos 1930 e 1960 como “pré-gargalo”. Além disso, compararam a diversidade genética das aves de Illinois antes e depois do gargalo com a diversidade genética nas populações atuais dos tetrazes-das-pradarias em Minnesota, Kansas e Nebraska. Em todos os casos, examinaram o número de alelos que uma população continha para cada um de seis genes distintos. Como mostrado na [Figura 7.7B](#), tanto as grandes populações dos estados vizinhos quanto a histórica grande população de Illinois apresentavam um número alto de alelos. A população atual de Illinois, no entanto, tem um número menor de alelos, o que reflete o efeito genético de gargalo. Desde então, o estado de Illinois adquiriu mais *habitats* de pradaria e introduziu centenas dessas aves dos estados vizinhos para reforçar a população de Illinois e aumentar sua diversidade genética.

O efeito de gargalo é de especial interesse, uma vez que a redução subsequente na diversidade genética pode impedir a população de se adaptar a mudanças ambientais futuras. Isso é especialmente verdadeiro para organismos

Efeito de gargalo Redução da diversidade genética em uma população, devido a um grande declínio do tamanho populacional.

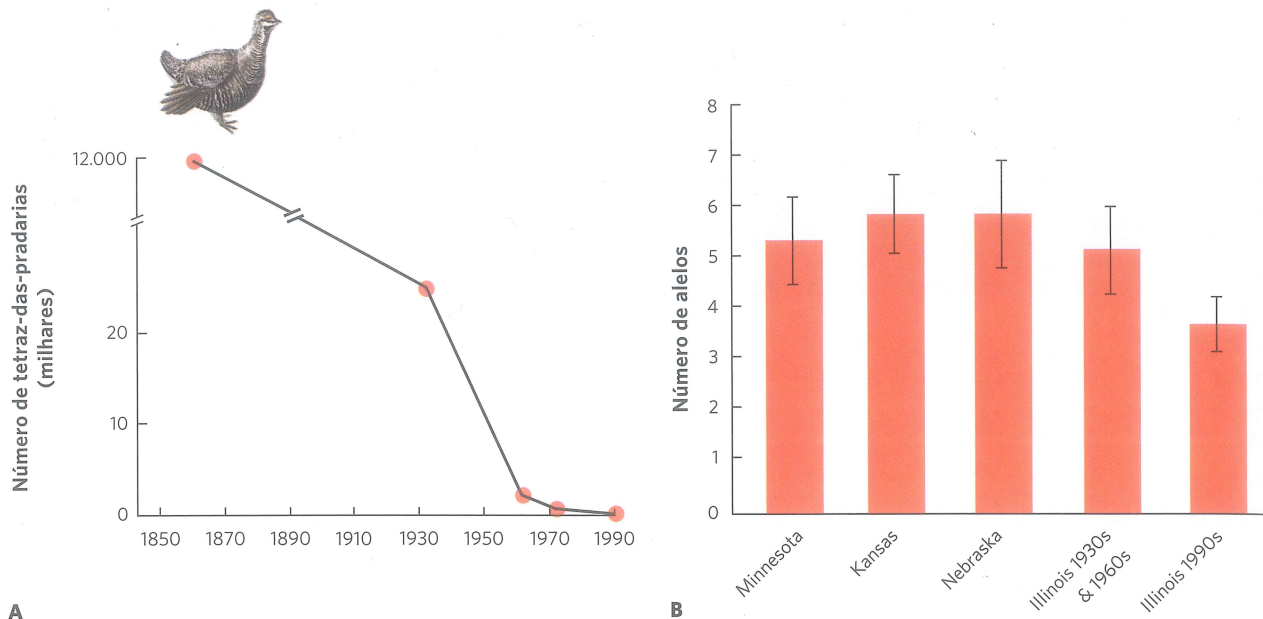


Figura 7.7 Evolução por efeito de gargalo. A. A população maior do tetraz-das-pradarias em Illinois declinou de aproximadamente 12 milhões da década de 1860 para 72 aves em 1990. **B.** Mediado por seis genes distintos, o número médio de alelos é alto para as aves dos estados vizinhos que ainda apresentam grandes populações e para a maior população histórica de Illinois que existia nas décadas de 1930 e 1960. Na população atual de Illinois, contudo, a pequena população está enfrentando um gargalo populacional e dispõe de um número médio de alelos menor. Barras de erro representam erros-padrão. (Dados de JL Bouzat *et al.* The ghost of genetic diversity past: Historical DNA analysis of the greater prairie chicken, *American Naturalist* 152 (1998): 1-6.)

que se deparam com patógenos letais. Uma incapacidade de evolução contra novas linhagens de um patógeno poderia levar à extinção do organismo hospedeiro. Por exemplo, o guepardo africano (*Acinonyx jubatus*) enfrentou um gargalo populacional há aproximadamente 10.000 anos – ainda que a causa seja desconhecida, a população atual apresenta baixíssima variação genética, o que as torna mais vulneráveis a patógenos, incluindo um patógeno letal que causa a doença conhecida como amiloidose AA e mata até 70% dos guepardos mantidos em cativeiro.

Efeito fundador

O **efeito fundador** ocorre quando um número pequeno de indivíduos deixa uma grande população para colonizar uma nova área e leva apenas uma pequena quantidade da variação genética. A partir da fundação desta população pequena, a deriva genética pode ocasionar reduções adicionais na variação genética; esta permanece baixa até que tenha passado tempo suficiente para acumular novas mutações. O aguapé (*Eichhornia crassipes*), que foi introduzido pelos humanos em várias partes do mundo, proporciona um exemplo do efeito fundador; trata-se de uma planta aquática nativa da América do Sul. Durante os últimos 150 anos, essa planta foi introduzida, de maneira intencional ou acidental, em muitas outras partes do mundo. Uma vez introduzida, ela cresce e se espalha muito rapidamente, dominando áreas de águas rasas e desalojando plantas nativas. Atualmente, o aguapé tornou-se uma das plantas mais invasoras no mundo.

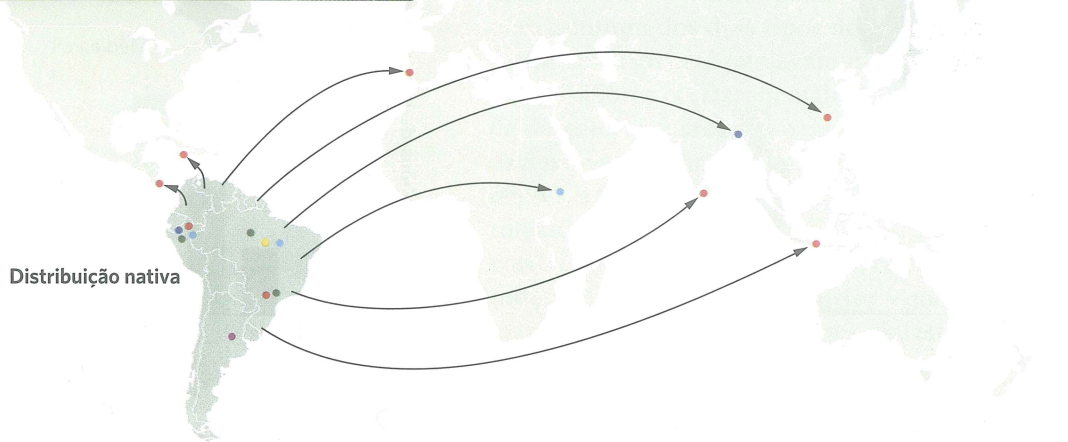
Como a maioria das introduções do aguapé ocorreu com poucos indivíduos, os pesquisadores consideraram se a planta apresentaria sinais do efeito fundador naquelas partes do mundo onde não era nativa. Eles amostraram 1.140 plantas do mundo todo e determinaram seus genótipos. Em 2010, relataram que um único genótipo ocorria em 71% das plantas analisadas e que este dominava 75% de todas as populações fora do ambiente nativo dessa planta, como mostrado na **Figura 7.8**. Adicionalmente, 80% de todas as populações fora das regiões nativas eram compostas de um único genótipo, enquanto as populações nas regiões nativas da América do Sul apresentavam até cinco genótipos diferentes. Esse padrão sugere que havia poucos fundadores nas regiões invadidas do mundo e que continham uma pequena proporção da diversidade genética das populações nativas na América do Sul.

EVOLUÇÃO POR MEIO DE SELEÇÃO

O processo não aleatório de **seleção** também desempenha um papel importante na evolução. A **seleção** é o processo pelo qual certos fenótipos são favorecidos para sobreviverem e reproduzirem-se em relação a outros fenótipos. Como vimos na história do tentilhão-de-solo-médio no início deste

Efeito fundador Quando um número pequeno de indivíduos deixa uma grande população para colonizar uma nova área, levando apenas uma pequena quantidade da variação genética.

Seleção Processo pelo qual certos fenótipos são favorecidos para sobreviver e reproduzir em relação a outros fenótipos.



Distribuição nativa

Figura 7.8 Evolução pelo efeito fundador. O aguapé é uma planta aquática nativa da América do Sul, onde existem muitos genótipos diferentes, como indicado pelos pontos coloridos distintos. Acredita-se que as introduções ao redor do mundo ocorreram com números pequenos de fundadores. Atualmente, a maioria das populações fora da América do Sul é representada por um único genótipo. (Dados de YY Zhang, DY Zhang, e SCH Barrett, Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant, *Molecular Ecology* 19 (2010): 1774-1786. Fotografia de Eastcott-Momatiuk/The Image Works.)

capítulo, a seleção é uma força poderosa que pode alterar os fenótipos (e, conseqüentemente, as frequências dos genes) de uma população em um período relativamente curto de tempo. Dependendo de como o ambiente varia durante o tempo e o espaço, a seleção pode influenciar a distribuição de atributos em uma população de três maneiras: *estabilizadora*, *direcional* e *disruptiva*.

Seleção estabilizadora

Quando indivíduos com fenótipos intermediários apresentam maiores sucessos reprodutivo e de sobrevivência que aqueles com fenótipos extremos, chamamos de **seleção estabilizadora**. Como mostrado na **Figura 7.9A**, a seleção estabilizadora tem início com uma distribuição relativamente ampla de fenótipos (ilustrado pela linha laranja). Após a estabilização selecionar genitores com fenótipos intermediários, suas proles apresentam uma distribuição mais estreita de fenótipos (ilustrado pela linha azul). Assim, ela executa a manutenção genética em uma população, eliminando variação genética danosa. Um exemplo de seleção estabilizadora pode ser visto na seleção para massa corporal em uma espécie de ave do sul da África do Sul, denominada tecelão-social (*Philetairus socius*). Ao longo de 8 anos, pesquisadores marcaram cerca de 1.000 aves adultas e examinaram como a massa corporal estava

relacionada com sua sobrevivência. Na **Figura 7.9B**, é possível notar que a massa dos adultos no estudo segue uma distribuição normal com uma média de aproximadamente 29 g. Os pesquisadores, então, questionaram quão bem os indivíduos de massas distintas sobrevivem. Quando a massa foi plotada em relação à sobrevivência, como exibido na **Figura 7.9C**, eles verificaram que as aves menores e as maiores sobreviviam menos em comparação com as aves com massa intermediária. Ou seja, a seleção favorecia o fenótipo intermediário. Quando o ambiente de uma população é relativamente estável, a seleção estabilizadora é o tipo dominante de seleção. Uma vez que o fenótipo médio não se altera, ocorre pouca mudança evolutiva.

Seleção direcional

No início deste capítulo, vimos como o tamanho do bico do tentilhão-de-solo-médio evoluiu para um tamanho maior durante a seca, quando apenas as sementes maiores estavam disponíveis. Esse é um exemplo de **seleção direcional**,

Seleção estabilizadora Quando indivíduos com fenótipos intermediários apresentam maiores sucessos reprodutivo e de sobrevivência em comparação com aqueles com fenótipos extremos.

Seleção direcional Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que o fenótipo médio da população.

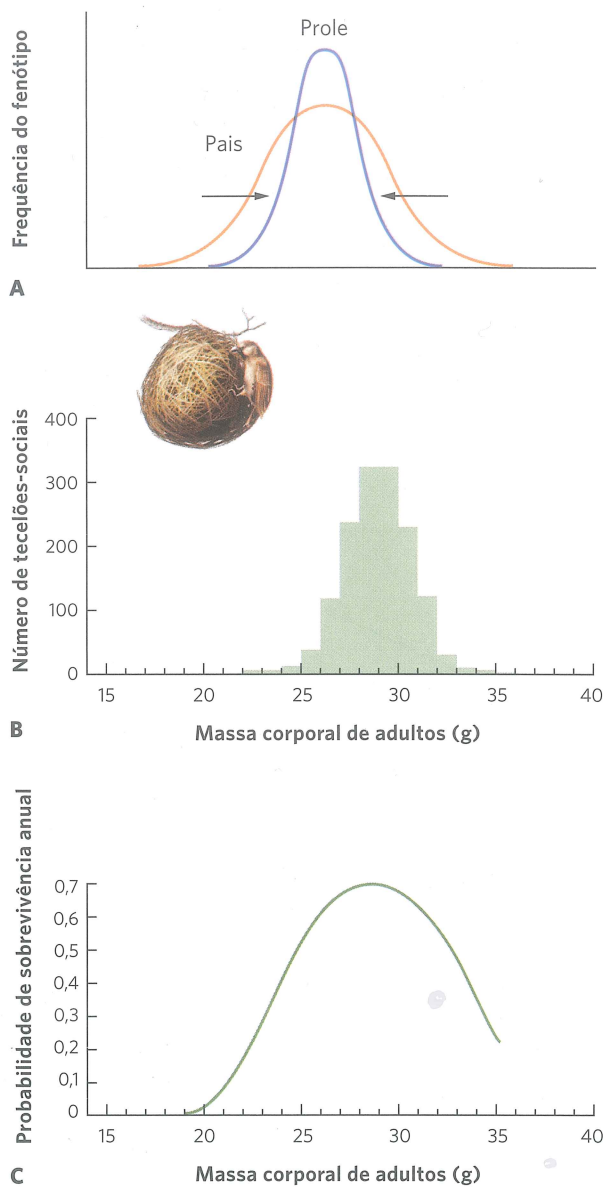


Figura 7.9 Seleção estabilizadora. **A.** Seleção estabilizadora favorece fenótipos intermediários e elimina ambos os extremos. **B.** No tecelão-social, o tamanho corporal apresenta distribuição normal. **C.** As aves sofrem uma seleção estabilizadora para tamanho corporal, porque aquelas com tamanho intermediário têm alta sobrevivência; enquanto as aves com tamanhos pequenos e grandes, baixa sobrevivência. Esta seleção para os fenótipos intermediários ocasionaria distribuição mais estreita de fenótipos na próxima geração. (Dados de R. Covas *et al.*, Stabilizing selection on body mass in the sociable weaver *Philetairus socius*, *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269 (2002): 1905-1909.)

que ocorre quando um fenótipo extremo apresenta maior aptidão que o fenótipo médio da população, como mostrado na Figura 7.10A. No tentilhão-de-solo-médio, por exemplo, Peter e Rosemary Grant quantificaram a distribuição dos tamanhos dos bicos na prole nascida em 1976, imediatamente anterior a uma seca. Como mostra a Figura 7.10B, os tamanhos dos bicos dessa prole apresentavam distribuição normal, com tamanho médio de 8,9 mm. Quando a seca se

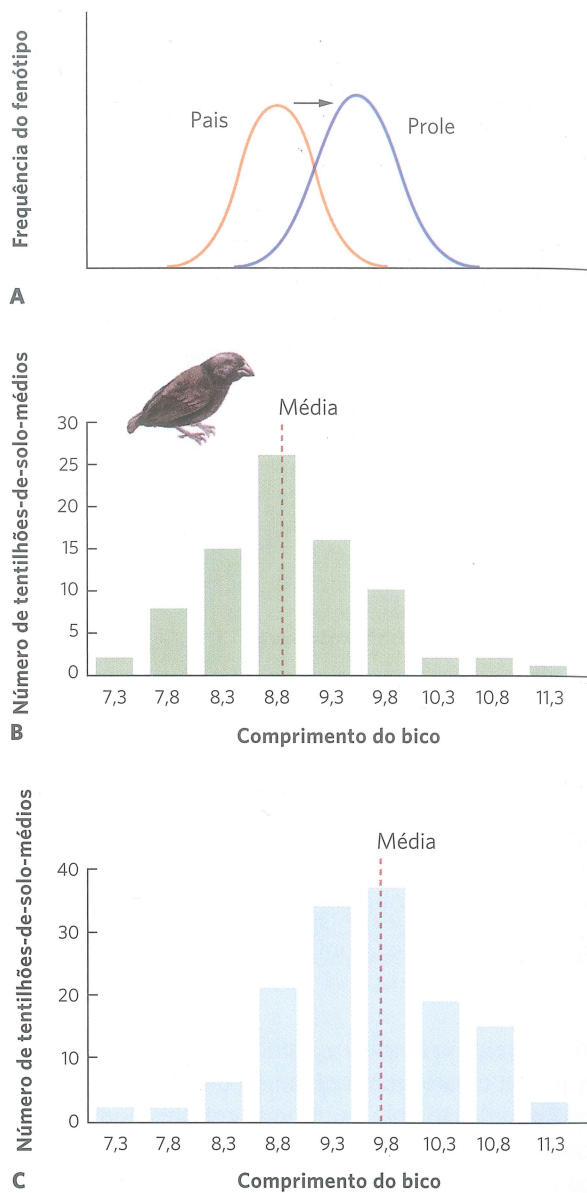
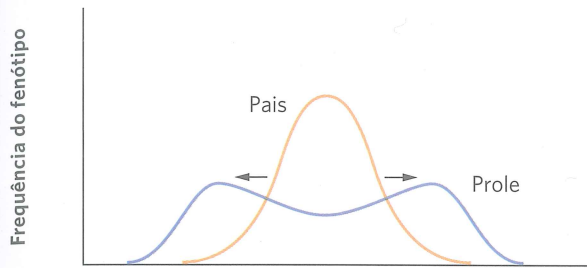


Figura 7.10 Seleção direcional. **A.** Seleção direcional favorece fenótipos de um extremo e elimina fenótipos do outro extremo. **B.** Antes da seca de 1976, os bicos na prole do tentilhão-de-solo-médio tinham um tamanho médio de 8,9 mm, como indicado pela linha vermelha pontilhada. Durante a seca, quando a maioria das sementes disponíveis era grande, as aves com bicos maiores sobreviveram mais. **C.** Dois anos depois, a prole dos tentilhões apresentava tamanho médio de bico de 9,7 mm, confirmando que as sementes maiores causavam seleção direcional para bicos maiores. (Dados de Grant R e Grant P, What Darwin's finches can teach us about evolutionary origin and regulation of biodiversity, *BioScience* 53 (2003): 965-975.)

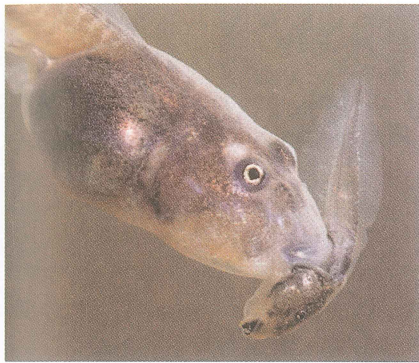
estabeleceu, apesar de todas as sementes terem tornado-se menos abundantes, havia proporcionalmente um número maior de sementes grandes remanescentes. Estas são mais difíceis de quebrar, de modo que as aves com bicos maiores eram mais capazes de se alimentar e tinham maior sobrevivência. Por ser um atributo herdável, a prole que nasceu em 1978 dispunha de bicos maiores, como mostrado na Figura 7.10C.

Seleção disruptiva

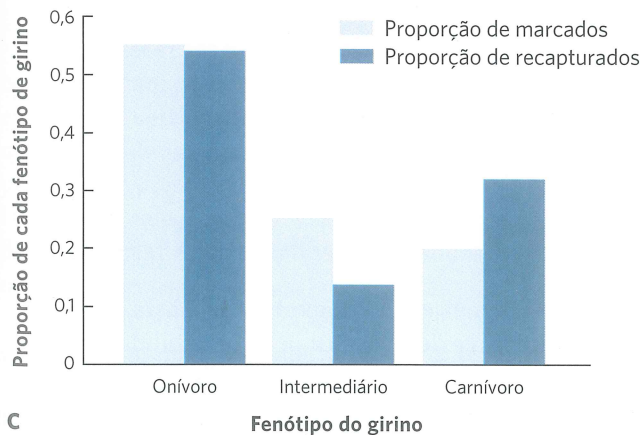
Sob algumas circunstâncias, há outro tipo de seleção, conhecido como **seleção disruptiva**, na qual indivíduos com fenótipos extremos em ambas as pontas da distribuição podem apresentar maior aptidão que indivíduos com fenótipos intermediários. A seleção disruptiva está ilustrada na **Figura 7.11A**. Por exemplo, os girinos do sapo-de-unha-



A



B



C

Figura 7.11 Seleção disruptiva. **A.** A seleção disruptiva favorece ambos os fenótipos extremos e elimina fenótipos intermediários. **B.** Nos girinos do sapo-de-unha-negra, um indivíduo pode ter partes bucais especializadas para carnivorismo e canibalismo (mostrado na foto), onívoras, ou um fenótipo intermediário. **C.** Quando mais de 500 girinos de cada fenótipo foram marcados e soltos, cerca de 10% foram recuperados. Destes, os onívoros e carnívoros apresentavam sobrevivência relativamente alta; enquanto os fenótipos intermediários apresentavam menor sobrevivência. (Dados de RA Martin e DW Pfennig, Disruptive selection in natural populations: The roles of ecological specialization and resource competition, *American Naturalist* 174 (2009): 268-281. Fotografia de Thomas Wiewandt/wildhorizons.com.)

negra do Novo México (*Spea multiplicata*) podem expressar uma gama de fenótipos possíveis que está relacionada com o que eles comem. Em um extremo, está o fenótipo onívoro, que contém pequenos músculos na mandíbula, muitos dentes pequenos e um intestino longo, que o torna bem adaptado para se alimentar de detritos. No outro extremo, está o fenótipo carnívoro, com grandes músculos mandibulares, com somente partes da boca dentada e intestino curto, o que o torna bem adaptado para se alimentar de camarões de água doce e canibalizar indivíduos da mesma espécie. Fenótipos intermediários não são bem adaptados para nenhum dos dois tipos de alimentação. De modo a testar se os girinos passavam por seleção disruptiva, os pesquisadores coletaram mais de 500 girinos de um lago de deserto, os marcaram para identificar seus fenótipos e os devolveram para o lago. Eles amostraram o lago 8 dias depois, a fim de determinar a sobrevivência dos três fenótipos. Como é possível ver na **Figura 7.11B**, os fenótipos onívoros e carnívoros sobreviveram relativamente bem; contudo, os fenótipos intermediários – que tinham músculos mandibulares, número de dentes e intestino intermediários – sobreviveram menos. Uma vez que a seleção disruptiva remove os fenótipos intermediários, ela aumenta a variação genética e fenotípica em uma população. Ao fazer isso, ela cria uma distribuição de fenótipos com picos em direção aos extremos da distribuição original.

A microevolução opera no nível da população

Os processos aleatórios e não aleatórios que causam a evolução podem atuar em diversos níveis. A evolução de populações é conhecida como **microevolução**, sendo penetrante. É o processo responsável pela produção de raças distintas de gatos, gado e cães, e para produzir populações distintas de organismos selvagens, incluindo salmão, ursos e o vírus da gripe. A microevolução é afetada tanto por processo aleatório como por seleção. A seleção no nível de microevolução pode ser dividida ainda em **seleção artificial** e **seleção natural**.

SELEÇÃO ARTIFICIAL

Em seu livro *A Origem das Espécies*, Charles Darwin discutiu a ampla variedade de animais domesticados que os humanos criaram para produzir determinados conjuntos de atributos. No caso dos cães, por exemplo, os humanos começaram por domesticar os lobos cinzentos. Com o tempo, criaram indivíduos que apresentavam atributos específicos, tais como tamanho corporal, cor do pelo e capacidade de caça. Como mostrado na **Figura 7.12**, apenas alguns séculos de procriação produziram raças de cães com fenótipos bastante divergentes – de São Bernardos a Chihuahuas.

Seleção disruptiva Quando indivíduos com fenótipos extremos apresentam maior aptidão que indivíduos com fenótipos intermediários.

Microevolução A evolução de populações.

ANÁLISE DE DADOS EM ECOLOGIA

Força de seleção, herdabilidade e resposta à seleção

Os pesquisadores, em geral, desejam saber exatamente o quanto a seleção irá direcionar o fenótipo médio em uma população. Por exemplo, se uma criadora de plantas selecionar tomates maiores, ela poderia querer saber quanto maior será a próxima geração. De modo semelhante, uma agência governamental que regule a pesca poderia questionar se a coleta de somente os indivíduos maiores poderia causar a evolução da população em direção a um tamanho menor na próxima geração.

Vamos considerar o caso de seleção direcional, no qual um extremo da distribuição fenotípica seja favorecido. Se houver seleção para mais fenótipos extremos e o fenótipo tiver uma base genética, a seleção direcional ocasionará a alteração do fenótipo médio. Seria possível determinar exatamente quanto o fenótipo médio irá mudar na próxima geração? Para responder a esta questão, precisamos conhecer tanto a *força de seleção* quanto a *herdabilidade* do fenótipo.

A **força de seleção** é a diferença entre a média da distribuição fenotípica antes e depois da seleção, medida em unidades de desvios padrões (ver Capítulo 2). Por exemplo, imagine que desejávamos selecionar tomates maiores. O fenótipo (massa do tomate) segue uma distribuição normal com uma média de 100 g e um desvio padrão de 10 g. Agora imagine que selecionemos o extremo superior da distribuição e usemos esses indivíduos para criar a próxima geração de tomates. Se esse grupo selecionado tiver uma média de 115 g, nosso grupo selecionado apresenta uma média que é 1,5 desvio padrão afastada da média da população inteira. Assim, a força de seleção é 1,5.

Nós também sabemos que os fenótipos são os produtos de genes e do ambiente. Uma vez que apenas material genético pode ser passado para a próxima geração, se desejarmos conhecer quanto o fenótipo médio irá mudar, é necessário determinar qual proporção da variação total do fenótipo é causada pelos genes. Esta é denominada **herdabilidade**, e pode variar entre 0 e 1. Se toda a variação fenotípica que vemos em uma distribuição normal for oriunda do ambiente, a herdabilidade é 0; se toda a variação fenotípica for oriunda de variação genética, a herdabilidade é 1. Por convenção, o símbolo para herdabilidade é h^2 (tal denominação pode ser confusa, visto que nada está sendo elevado ao quadrado).

Utilizando os conceitos de força de seleção e herdabilidade, é possível construir uma equação que descreva quanto uma população responderá à seleção na próxima geração. Como a resposta de uma população à seleção é uma função da força de seleção e da herdabilidade do fenótipo

$$R = S \times h^2$$

em que R é a resposta à seleção, S é a força de seleção e h^2 é a herdabilidade.

Usando o nosso exemplo do tomate, podemos calcular o tamanho destes na próxima geração. Se nós selecionarmos pais que estejam 1,5 desvio padrão acima da média da população e se a herdabilidade for 0,33, então

$$R = 1,5 \times 0,33 = 0,5$$

o que significa que o fenótipo médio da próxima geração de tomates será 0,5 desvio padrão – ou 5 g – maior que a geração parental.

EXERCÍCIO Dados os seguintes valores de força de seleção e herdabilidade para a massa dos tomates, calcule a resposta esperada para a seleção em unidades de desvios padrões e gramas:

S	h^2
0,5	0,7
1,0	0,7
1,5	0,7
2,0	0,9
2,0	0,6
2,0	0,3
2,0	0,0

Com base em seus cálculos, qual é a resposta à seleção afetada pela força de seleção e pela herdabilidade?

Força de seleção Diferença entre a média da distribuição fenotípica antes e depois da seleção, medida em unidades de desvios padrões.

Herdabilidade Proporção da variação total fenotípica causada pela variação genética.

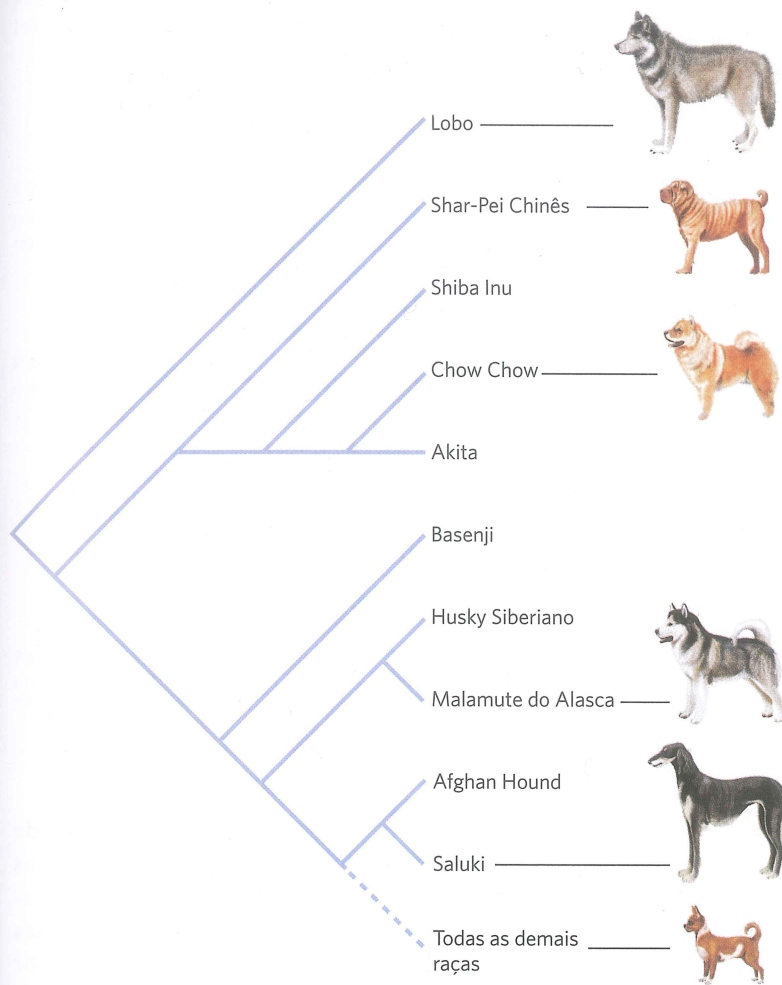


Figura 7.12 Raças de cães domésticos. Tendo iniciado com indivíduos domesticados de lobos cinzentos, os humanos criaram uma ampla diversidade de raças de cães por meio de seleção artificial. (Dados de H. G. Parker et al., Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* 304 (2004): 1160-1164.)

Todos esses cães pertencem à mesma espécie como o lobo, e poderiam potencialmente procriar entre si. Este é um exemplo de **seleção artificial**, em que os humanos decidem quais indivíduos se reproduzirão e a criação é realizada com um objetivo preconcebido para atributos desejados na população. Uma seleção artificial semelhante ocorreu para criar diversas raças de outros animais domésticos, incluindo gado, ovelhas, porcos e galinhas.

A seleção artificial também foi aplicada a plantas. Um dos exemplos mais conhecidos é a reprodução da mostarda-selvagem (*Brassica oleracea*). Como é possível observar na **Figura 7.13**, a mostarda-selvagem foi cultivada em uma diversidade de vegetais pela seleção de um caule único e atributos de folhas e flores. Atualmente, a mostarda-selvagem pode ser consumida como repolho, couve-de-bruxelas, couve-flor, brócolis, couve e couve-rábano.

As práticas humanas podem levar à seleção artificial sem intenção; algumas vezes, com consequências prejudiciais. Por exemplo, a ampla aplicação de pesticidas causou resistência em mais de 500 espécies de pragas que prejudicam a produção de alimentos e a saúde humana. Analogamente, o uso extensivo de antibióticos causou a evolução de muitos patógenos danosos ao homem, resistentes aos antibióticos, como descri-

to em “Tuberculose resistente a medicamentos”, no fim deste capítulo. Nesses casos, o papel dos mecanismos evolutivos está claro. Quando os pesticidas ou antibióticos são direcionados a milhões de organismos, um pequeno número de indivíduos geralmente carrega uma mutação que confere resistência. Como somente os mutantes sobrevivem e a mutação é herdável, a próxima geração torna-se mais resistente.

A tese de Darwin para evolução por seleção natural foi fortalecida por suas observações de como a seleção artificial atuava. Ele argumentou que, se os humanos podiam produzir uma ampla variedade de raças de animais e plantas em alguns séculos por meio de seleção artificial, a seleção natural poderia certamente apresentar efeitos semelhantes durante milhões de anos.

SELEÇÃO NATURAL

Uma pessoa conduzindo uma seleção artificial geralmente tem um conjunto específico de atributos em mente (p. ex., maior produção de leite em bovinos). Esse não é o caso na

Seleção artificial A seleção na qual os humanos decidem quais indivíduos se reproduzirão, e a criação é realizada com um objetivo preconcebido em relação aos atributos da população.

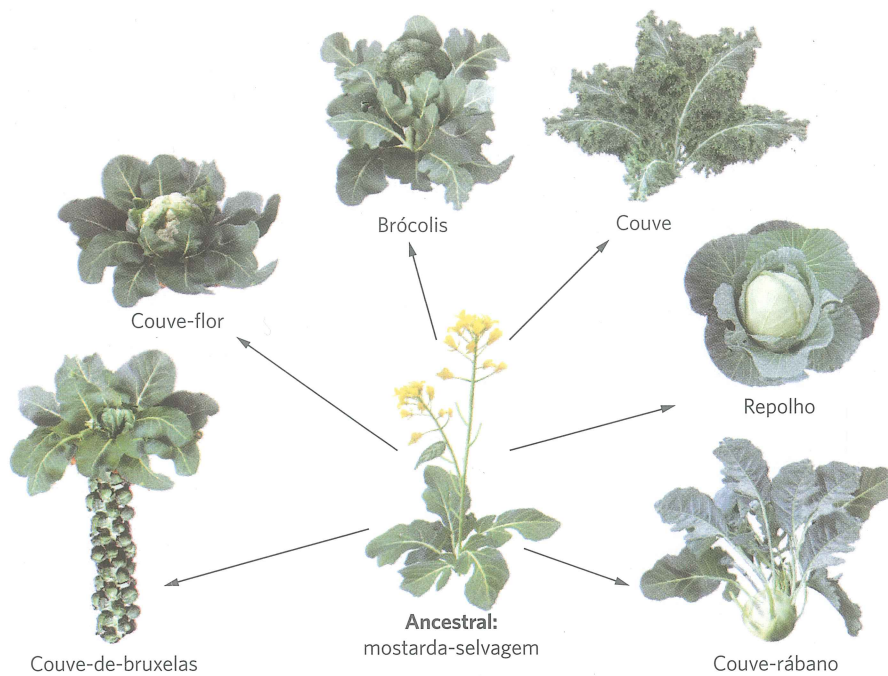


Figura 7.13 Seleção artificial na mostarda selvagem. Ao longo dos anos, criadores de plantas produziram uma variedade de vegetais comuns por meio de seleção artificial de diferentes atributos da mostarda-selvagem.

seleção natural, que favorece qualquer combinação de atributos que forneça maior aptidão para um indivíduo. Tanto a seleção artificial quanto a natural atuam favorecendo certos atributos em relação a outros; ambas selecionam atributos que sejam herdáveis – a diferença está em como os atributos são selecionados. Podem existir múltiplas maneiras de aprimorar a aptidão de um indivíduo, e todas elas são favorecidas pela seleção natural, independentemente do fenótipo resultante. Por exemplo, uma presa poderia reduzir sua probabilidade de ser comida ao se esconder dos predadores, para não ser detectada, ou desenvolver espinhos que a impedissem de ser comida. As duas estratégias são eficazes em aumentar a aptidão da presa, e ambos os atributos poderiam ser favorecidos pela seleção natural. Na seleção artificial, os humanos determinam a aptidão dos atributos e geralmente selecionam aqueles com propósitos específicos que, na verdade, reduziram de fato a aptidão de indivíduos se eles vivessem em um ambiente natural.

A maioria dos biólogos evolutivos concorda que a diversificação de organismos ao longo da história de vida da Terra ocorreu primordialmente por seleção natural; esta é um processo ecológico: ocorre devido a diferenças no sucesso reprodutivo entre os indivíduos dotados de diferentes formas ou função em um ambiente específico. Ou seja, à medida que os indivíduos interagem com seu ambiente – incluindo condições físicas, recursos alimentares, predadores, outros indivíduos da mesma espécie etc. – os atributos que levam a uma maior aptidão naquele ambiente são passados adiante.

A evolução por seleção natural é um fenômeno comum nas populações; por exemplo, muitos predadores provocam seleção nos atributos de suas presas. Na **Figura 7.14**, é

possível ver este processo para peixes que se alimentam de anfípodos, uma pequena espécie de crustáceo. Os anfípodos parentais produzem uma prole abundante com tamanho variável; contudo, os peixes preferem consumir os anfípodos maiores, por fornecerem a maior quantidade de energia por unidade de esforço. Os menores anfípodos têm maior chance de sobrevivência e, uma vez que o tamanho corporal seja um atributo herdável em anfípodos, as gerações subsequentes desenvolvem corpos menores.

Uma das demonstrações mais notáveis de microevolução é o exemplo da mariposa-de-pimenta (*Biston betularia*). Durante o início do século 19, na Inglaterra, a maioria dos indivíduos dessa mariposa era branca com manchas escuras; ocasionalmente, no entanto, havia uma mariposa escura ou *melânica* (**Figura 7.15A**). Durante os 100 anos seguintes, os indivíduos escuros tornaram-se mais comuns nas florestas próximas às regiões altamente industrializadas, um fenômeno geralmente referido como **melanismo industrial**. Em regiões que não eram industrializadas, o fenótipo claro ainda prevaleceu.

Como o melanismo é um atributo herdável, pareceria razoável supor que o ambiente deve ter sido alterado de modo a fornecer às formas escuras uma vantagem de sobrevivência em relação às claras. O agente específico da seleção foi facilmente identificado. As mariposas-de-pimenta descansam nas árvores durante o dia. Os cientistas observaram que a poluição do ar em áreas industriais escureceu as árvores com fuligem (como mostrado na **Figura 7.15B**); assim, eles

Melanismo industrial Fenômeno no qual atividades industriais causam o escuramento de habitats, devido à poluição e, como resultado, os indivíduos que possuem fenótipos mais escuros são favorecidos pela seleção.

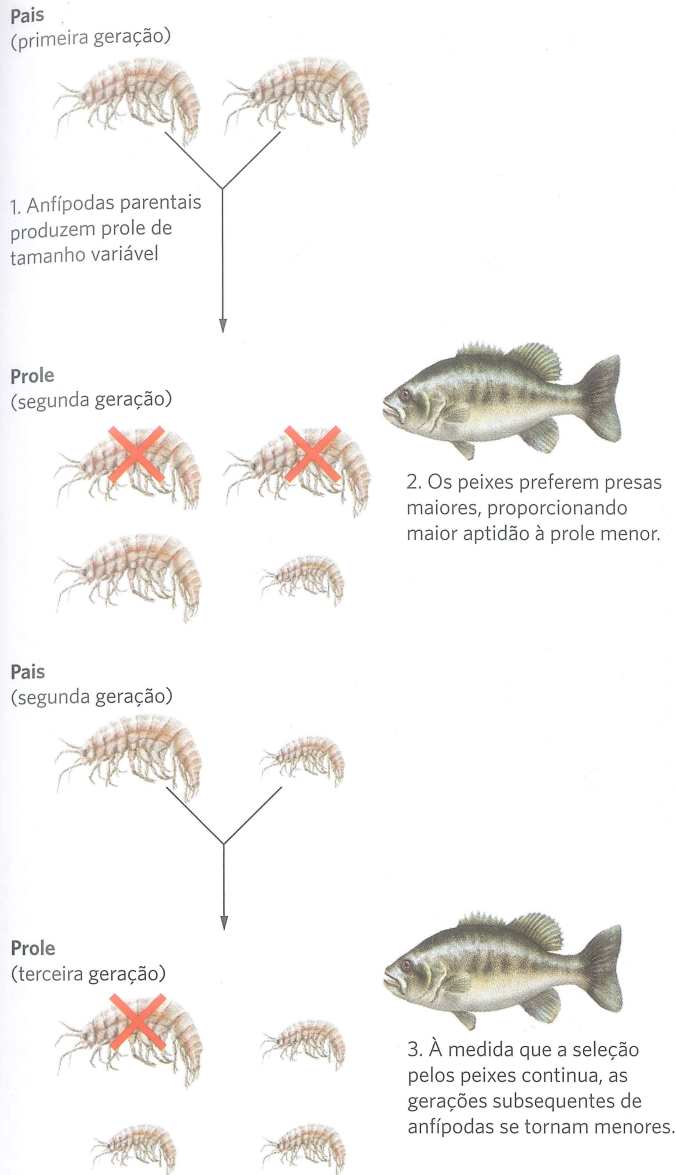


Figura 7.14 Seleção natural por influência de predadores em suas presas. O anfípoda, um pequeno crustáceo, produz uma prole abundante com tamanho variável. Os peixes predadores preferem se alimentar dos anfípodos maiores, ocasionando a seleção de corpos menores.

suspeitaram de que as aves predadoras poderiam ver as mariposas claras mais facilmente. Como as árvores em regiões não poluídas eram muito mais claras, as mariposas escuras seriam mais visíveis nessas regiões. Para testar essas hipóteses, números iguais de mariposas claras e escuras foram colocados em troncos de árvores em bosques poluídos e em bosques não poluídos. Como você pode ver na Figura 7.15C, quando ambos os tipos de mariposas foram colocados nas árvores claras nas regiões não poluídas, as aves consumiram mais mariposas escuras. Quando ambos os tipos foram colocados em árvores escuras em regiões poluídas, as aves consumiram mais mariposas claras. Isso confirmou que a alteração nos fenótipos observados ao longo do tempo na

Inglaterra refletiu a evolução da população em resposta às mudanças nas condições ambientais.

Em anos recentes, à medida que programas de controle de poluição reduziram a quantidade de fuligem no ar e melhoraram as condições nas florestas, as frequências das mariposas melânicas diminuíram, como era de se esperar. A Figura 7.16 exibe dados para a área ao redor do centro industrial de Kirby, no noroeste da Inglaterra. Conforme a quantidade de poluição declinou – medida em termos de dióxido de enxofre e representado como uma linha azul –, a casca das árvores começou a clarear. Após duas décadas de declínio da poluição, as árvores tornaram-se mais claras e a frequência das formas escuras da mariposa diminuiu de mais de 90% da população em 1970 para cerca de 30% em 1990, como representado pela linha preta. De modo semelhante ao tentilhão-de-solo-médio discutido no início deste capítulo, a história das mariposas melânicas demonstra como a microevolução pode ocorrer em um período de tempo relativamente curto.

A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica

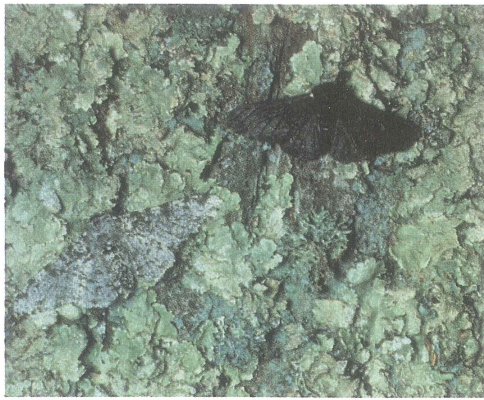
Enquanto a microevolução é um processo que ocorre no nível da população, a **macroevolução** é um processo que ocorre em níveis mais altos de organização, incluindo espécie, gêneros, famílias, ordens e filos. Para nossos objetivos, nossa discussão será restringida da macroevolução à evolução de novas espécies, um processo conhecido como **especiaçãoção**. O padrão de especiação ao longo do tempo pode ser ilustrado utilizando-se árvores filogenéticas e a especiação pode ocorrer de duas maneiras: *especiaçãoção alopátrica* e *especiaçãoção simpátrica*.

ÁRVORES FILOGENÉTICAS

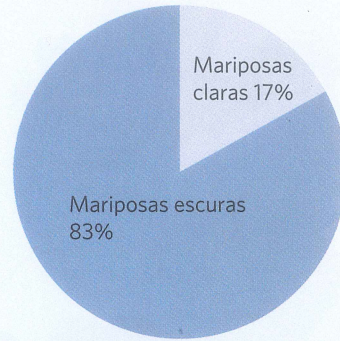
Em geral, os cientistas podem documentar a microevolução, pois esta pode ocorrer em um período relativamente curto. Em alguns casos, os cientistas monitoraram populações selvagens ao longo do tempo para rastrear o processo evolutivo. Em outros casos, há documentos históricos que descrevem o desenvolvimento de plantas e animais domesticados. Por exemplo, a maioria das raças modernas de cães é o resultado de seleção artificial durante os últimos três séculos, e os registros demonstram que as raças mais antigas deram origem às mais novas. Compreender como a macroevolução ocorreu, no entanto, é um desafio muito maior. Uma vez que não é possível viajar no tempo e não existem registros escritos de milhões de anos atrás, os verdadeiros padrões de evolução nunca serão conhecidos com exatidão, embora os fósseis possam ajudar na análise da evolução dos atributos morfológicos. Na ausência de

Macroevolução Evolução em níveis maiores de organização, incluindo espécies, gêneros, famílias, ordens e filos.

Especiação A evolução de novas espécies.



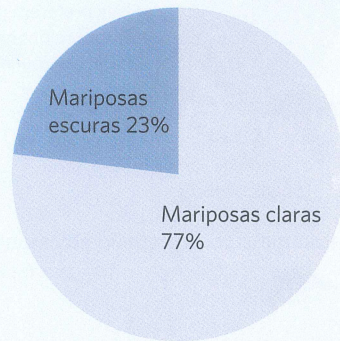
A Bosques não poluídos



Em bosques não poluídos



B Bosques poluídos



Em bosques poluídos

C Mariposas consumidas

Figura 7.15 Seleção por predação de aves para diferentes fenótipos de mariposa. **A.** Em florestas não poluídas, as árvores têm casca de cor clara e as mariposas com o fenótipo claro camuflam-se melhor. **B.** Em florestas poluídas, as árvores apresentam casca de cor escura e as mariposas com fenótipo escuro camuflam-se melhor. **C.** Quando pesquisadores colocaram ambos os fenótipos de mariposas em árvores poluídas e não poluídas, poucas mariposas claras foram consumidas por aves em árvores não poluídas; no entanto, poucas mariposas escuras foram consumidas em árvores poluídas. (Dados de B Kettlewell, Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera, *Heredity* (1956;10:287-301. Fotos de Michael Willmer Forbes Tweedie/Photo Researchers, Inc.)

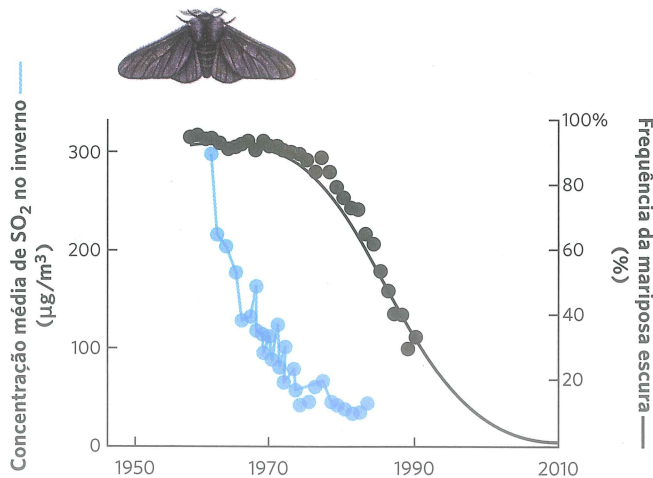


Figura 7.16 Revertendo os efeitos da poluição. À medida que as indústrias ao redor de Kirby, Inglaterra, reduziram a quantidade de poluição por dióxido de enxofre que liberavam na atmosfera, a cor das árvores se tornou mais clara. Após uma década de declínio da poluição, a frequência da forma escura da mariposa-de-pimenta começou a decair rapidamente. (Dados de CA Clarke et al., Evolution in reverse: Clean air and the peppered moth, *Biological Journal of the Linnean Society* 26 (1985): 189-199; GS Mani e MEN Majerus, Peppered moth revised: Analysis of recent decreases in melanic frequency and predictions for the future. *Biological Journal of the Linnean Society* 48 (1993): 157-165.)

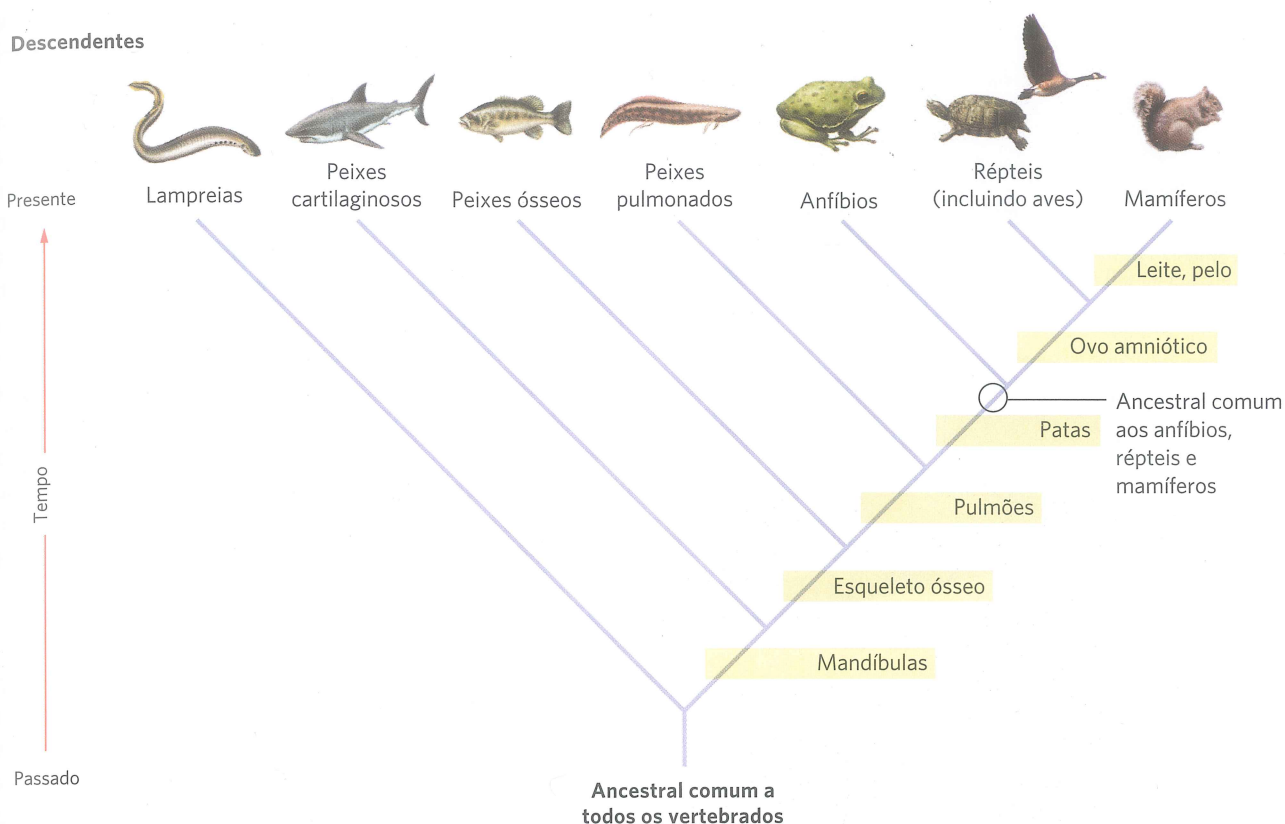


Figura 7.17 **Árvore filogenética.** Procurando por semelhanças em fenótipos e no DNA, os cientistas podem desenvolver hipóteses sobre a relação entre diferentes grupos de organismos. Nessa árvore filogenética dos maiores grupos de vertebrados, as caixas amarelas indicam pontos no tempo nos quais novos importantes atributos evoluíram.

evidências mais diretas, os cientistas trabalham a partir da premissa de que as espécies com o maior número de atributos em comum são aquelas com parentesco mais próximo. Esses atributos podem incluir formatos e tamanhos de estruturas de organismos vivos e fósseis, assim como a ordem das bases nitrogenadas no DNA de diferentes organismos. Para mapear tais relações, os cientistas utilizam **árvores filogenéticas**, que são padrões hipotéticos de parentesco entre diferentes grupos, tais como populações, espécies ou gêneros. Em essência, árvores filogenéticas são tentativas de se compreender a ordem na qual grupos evoluíram de outros grupos. A **Figura 7.17** mostra uma árvore filogenética para diversos grupos grandes de vertebrados. A partir dela, você pode ver que todos os vertebrados compartilham o mesmo ancestral comum. Ao longo do tempo, esse ancestral deu origem aos peixes, anfíbios, mamíferos e répteis (incluindo as aves).

ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

Especiação alopátrica é a evolução de novas espécies pelo processo de isolamento geográfico. Imagine que comecemos com uma única grande população de um rato-do-campo (mostrado em seu primeiro estágio na **Figura 7.18**). Em algum momento, uma parte da população é separada do restante; isso poderia ocorrer pelo fato de alguns indi-

víduos colonizarem uma nova ilha, como os primeiros tentilhões a chegarem às Ilhas Galápagos, vindos da América do Sul. Alternativamente, a população poderia ser dividida por uma barreira geográfica, como um novo rio que divide ao meio um *habitat* terrestre, uma cadeia de montanhas que se eleva e impede sua travessia, ou um lago que se divide em dois lagos menores. Em qualquer caso, as duas populações são isoladas uma da outra, como mostrado no passo 2 da figura. Em virtude da separação física, elas não mais se reproduzem entre si, de modo que cada população evolui independentemente. Se uma ou ambas as populações tiverem poucos indivíduos, os efeitos fundadores e a deriva genética podem influenciar fortemente a direção na qual a população evolui. Quando as condições ecológicas diferem nas duas localidades isoladas, a seleção natural fará com que cada população desenvolva adaptações que aumentem sua aptidão de acordo com as condições ambientais locais. Ao longo do tempo, como mostrado no passo 5, as populações podem se tornar muito diferentes, a ponto de não serem

Árvores filogenéticas Padrões hipotéticos de parentesco entre grupos distintos, tais como populações, espécies ou gêneros.

Especiação alopátrica A evolução de novas espécies pelo processo de isolamento geográfico.



Figura 7.18 Especiação alopátrica. Quando barreiras geográficas dividem populações, cada uma evolui independentemente. Ao longo do tempo, as duas populações podem se tornar muito diferentes, a ponto de não serem mais capazes de reproduzirem entre si. Nesse ponto, elas tornaram-se duas espécies distintas.

mais capazes de reproduzir entre si, mesmo que sejam unidas novamente. Nesse ponto, as duas populações evoluíram para espécies diferentes.

Acredita-se que a especiação alopátrica seja o mecanismo mais comum de especiação. A **Figura 7.19** ilustra o processo para os tentilhões de Darwin usando uma árvore filogenética. Darwin formulou a hipótese de que a espécie ancestral dos tentilhões que ele encontrou provavelmente veio do continente da América do Sul. Uma vez que a espécie ancestral dos tentilhões chegou às Ilhas Galápagos, a população cresceu e, por fim, colonizou muitas das ilhas do arquipélago. O isolamento e as condições ecológicas únicas presentes em cada ilha favoreceram o processo de especiação alopátrica. Os pesquisadores criaram a hipótese de que tais condições originaram algumas das 14 espécies de tentilhões reconhecidas atualmente nas Ilhas Galápagos, embora outras espécies de tentilhões nessas ilhas pareçam ter evoluído por outro processo, conhecido como *especiação simpátrica*.

ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

Diferentemente da especiação alopátrica, a **especiação simpátrica** origina novas espécies sem isolamento geográfico. Em alguns casos, elas evoluem para uma diversidade de novas espécies dentro de uma localização determinada. Um exemplo disso é o grupo de espécies de peixes ciclídeos que vivem no Lago Tanganyika no leste da África. Ao longo de milhões de anos, um único peixe ancestral originou mais de 200 espécies únicas, incluindo insetívoras, piscívoras e comedoras de moluscos (**Figura 7.20**). Essa enorme quantidade de especiação parece ter sido facilitada pela existência de muitos *habitats* distintos por todo o lago, tais como costas rochosas *versus* costas arenosas. Essa variação de *habitat* em pequena escala pode ter favorecido a evolução de diferentes fenótipos que, então, levaram à evolução de novas espécies.

Poliploidia é um mecanismo comum pelo qual a especiação simpátrica pode ocorrer em alguns tipos de organismos. Espécies **poliploides**, com três ou mais conjuntos de cromossomos, surgem quando cromossomos homólogos falham em separar-se corretamente durante a meiose, resultando em gametas diploides em vez de haploides. Se um óvulo diploide, por exemplo, for fertilizado por um espermatozoide haploide, o zigoto resultante apresentará três conjuntos de cromossomos. Nesse ponto, o organismo é um poliploide. Por apresentar agora mais de dois conjuntos de cromossomos, ele é incapaz de se reproduzir com quaisquer indivíduos diploides. Dessa maneira, quando um poliploide é formado, imediatamente torna-se uma espécie geneticamente diferente de seus pais. Diversas espécies de insetos, caramujos e salamandras são poliploides, assim como 15% de todas as plantas com flores.

Especiação simpátrica A evolução de novas espécies sem isolamento geográfico.

Poliploide Uma espécie com três ou mais conjuntos de cromossomos.

Figura 7.20 Darwin descobriu que as Ilhas Galápagos tinham muitas espécies de peixes ciclídeos.

Figura 7.21 Um exemplo de especiação simpátrica em plantas com flores.

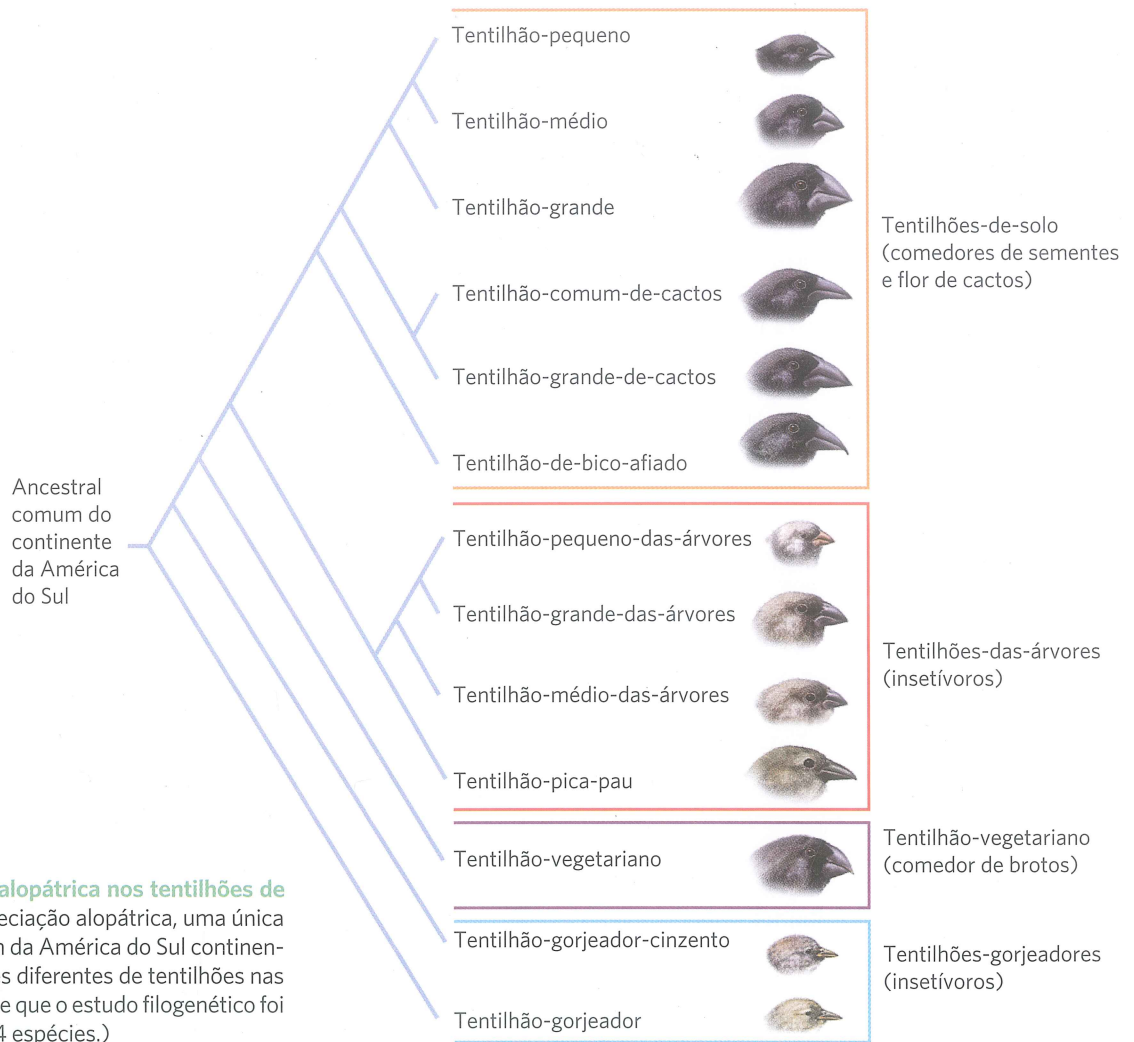


Figura 7.19 Especiação alopátrica nos tentilhões de Darwin. Por meio de especiação alopátrica, uma única espécie ancestral comum da América do Sul continental evoluiu em 14 espécies diferentes de tentilhões nas Ilhas Galápagos. (Observe que o estudo filogenético foi feito em apenas 13 das 14 espécies.)

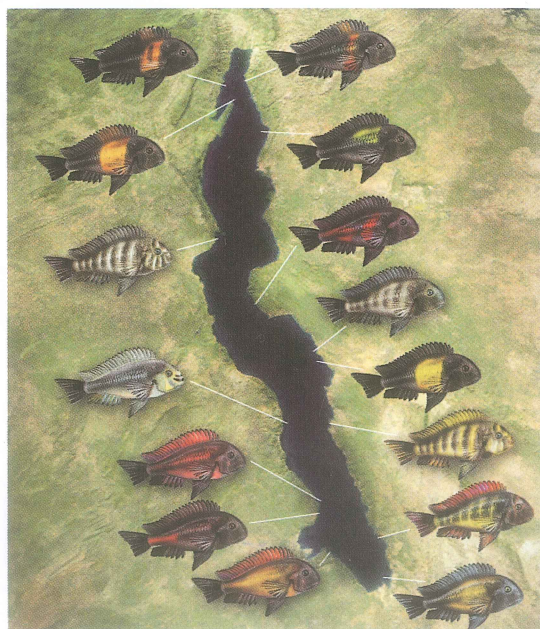


Figura 7.20 Especiação simpátrica. Mais de 200 espécies de peixes ciclídeos do Lago Tanganyika evoluíram a partir de um único ancestral. (Fonte <http://www.uni-graz.at/~sefck>)

Um exemplo interessante de poliploidia pode ser encontrado em um grupo de salamandras. Tanto a salamandra-de-manchas-azuis (*Ambystoma laterale*) quanto a salamandra-de-Jefferson (*A. jeffersonianum*) são espécies diploides. Como ilustrado na **Figura 7.21**, em algum momento do passado, uma salamandra-de-manchas-azuis sofreu meiose incompleta e acidentalmente produziu um gameta diploide. Ela então acasalou com uma salamandra-de-Jefferson, que produziu um gameta haploide normal. A prole resultante era uma salamandra triploide, que instantaneamente tornou-se uma espécie distinta conhecida como salamandra-de-Tremblay (*A. tremblayi*) – esta é uma espécie unicamente feminina que produz filhas clones das mães. Essas salamandras irão procriar com outra espécie de salamandra para estimular sua própria reprodução; no entanto, elas podem criar filhas sem incorporar DNA de qualquer outra espécie. Se elas incorporarem o esperma haploide de um macho de outras espécies, a sua prole pode, então, carregar quatro conjuntos de cromossomos, o que as tornaria *tetraploides*.

Criadores de plantas desenvolveram técnicas que causam poliploidia, de modo a produzir atributos mais desejáveis em plantas; essa é uma maneira de seleção artificial no nível

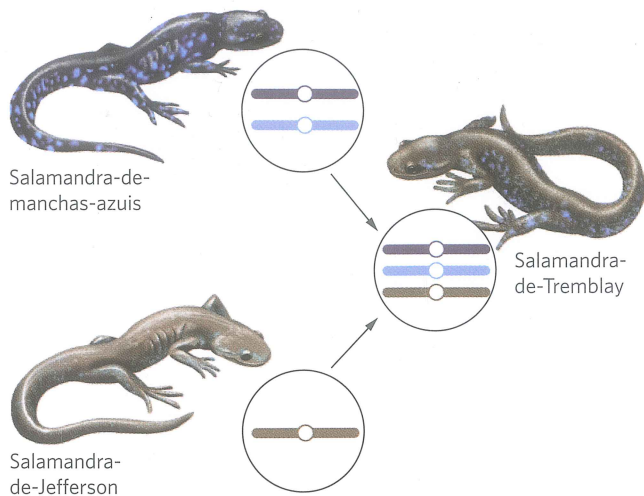


Figura 7.21 Poliploidia em salamandras. Espécies triploides podem ocorrer quando um indivíduo que passa por meiose incompleta e produz um gameta diploide cruza com outro indivíduo que passa por meiose normal e produz um gameta haploide. A salamandra-de-Tremblay é uma espécie triploide, só de fêmeas, que surgiu por meio de especiação simpátrica a partir do cruzamento da salamandra-de-manchas-azuis e a salamandra-de-Jefferson.

de espécie. Ao expor plantas a temperaturas frias repentinas no momento da reprodução, eles podem aumentar as chances de uma planta produzir gametas diploides em vez de haploides. Plantas poliploides tendem a ser maiores, assim como seus frutos e flores. Em uma floricultura, as flores bonitas e vistosas costumam ser o produto de poliploidia induzida por humanos. Muitas plantas cultivadas também são poliploides, incluindo melancias, bananas, morangos e trigo. Na **Figura 7.22**, é possível ver que os criadores de plantas utilizaram uma espécie de trigo com dois conjuntos de cromossomos para desenvolver novas espécies com quatro ou seis cromossomos. Quanto maior o número de cromossomos no trigo, maior a planta e as suas sementes.

INOVAÇÕES-CHAVE

Às vezes, a evolução produz atributos incomuns que se mostram altamente úteis, pois possibilitam que as espécies explorem novos nichos e sofram especiação em uma alta taxa. Por exemplo, quando o ancestral de morcegos primariamente desenvolveu asas, abriu-se uma nova gama de oportunidades ecológicas para esses mamíferos, incluindo a capacidade de captura de insetos voadores e de coleta de néctar e pólen das flores. Atualmente, os morcegos constituem a segunda ordem mais rica em espécies de mamíferos, depois dos roedores. Analogamente, a evolução das fotossínteses C_4 e CAM tornou possível que as plantas com flores crescessem em regiões com escassez de água, como já discutido no Capítulo 3.

Em 2011, biólogos descobriram uma conexão fundamental entre chifres e asas em insetos que representam uma inovação-chave. Entomologistas há muito se maravilham com as estruturas proeminentes semelhantes a chifres encontradas nos insetos soldadinhos, como mostrado na



Figura 7.22 Poliploidia no trigo. A partir de uma espécie diploide de trigo, criadores de plantas produziram uma espécie nova, a qual apresenta quatro ou seis conjuntos de cromossomos. **A.** O trigo ancestral *einkorn* (*Triticum boeoticum*) apresenta dois conjuntos de cromossomos e sementes pequenas. **B.** Trigo-duro (*Triticum durum*), usado para fazer massas, foi criado para ter quatro conjuntos de cromossomos; suas sementes são de tamanho médio. **C.** Trigo comum (*Triticum aestivum*), usado para pães e outros produtos assados, foi criado para apresentar seis conjuntos de cromossomos; contém as maiores sementes.

Figura 7.23. Esses chifres servem a uma grande variedade de funções, incluindo o mimetismo de partes de plantas (p. ex., galhos e espinhos) ou mimetizando outros insetos, incluindo formigas agressivas. Sabe-se que os insetos contêm um par de patas em cada um dos três segmentos



Figura 7.23 A evolução de inovações-chave. Soldadinhos são um grupo de insetos que apresentam chifres distintos sobre seus corpos. Novas pesquisas sugerem que os chifres são uma modificação nova das asas ancestrais.

do tórax. A maioria dos insetos também apresenta um par de asas no segundo e terceiro segmentos torácicos, mas não no primeiro segmento; contudo, os fósseis indicam que insetos ancestrais geralmente tinham asas no primeiro segmento. Os pesquisadores dos soldadinhos descobriram que os chifres desses insetos sempre emergem do primeiro segmento torácico, de onde as asas emergiam em seus ancestrais. Além disso, quando o chifre inicia seu desenvolvimento, ele começa como dois pequeninos brotos, de modo similar ao início da formação de asas, e, posteriormente, esses brotos se fundem para formar um chifre. Finalmente, os genes que controlam o desenvolvimento de asas no segundo e terceiro segmentos também estão expressados

no primeiro segmento dos soldadinhos. Conjuntamente, a evidência sugere que os soldadinhos tiraram vantagem dos genes das asas para desenvolver uma inovação-chave de chifres distintos, que servem a ampla variedade de funções atualmente.

Neste capítulo, vimos que os produtos da evolução estão todos ao nosso redor, desde as nossas raças favoritas de animais até muitos dos alimentos que mais gostamos de comer. Os processos que causam a evolução no nível de população são os mesmos que causam evolução no nível de espécie. Uma boa compreensão sobre evolução não é um mero exercício acadêmico; ela tem implicações no mundo real para auxiliar os humanos, incluindo na luta contra doenças.

ECOLOGIA HOJE | CORRELAÇÃO DOS CONCEITOS

TUBERCULOSE RESISTENTE A MEDICAMENTOS



Morte por tuberculose. Pacientes tuberculosos em tratamento em um hospital em Tomsk, Rússia. (Fotografia de Vladimir Malygin/Itar-Tass Photos/Newscom.)

A tuberculose, ou TB, é uma doença altamente infecciosa causada por uma micobactéria (*Mycobacterium tuberculosis*); além disso, foi responsável pela morte de pessoas por milhares de anos. Em 2009, por exemplo, os pesquisadores descobriram que os tecidos preservados de uma mulher que morreu há 2.600 anos, e foi mumificada, têm marcadores genéticos da bactéria causadora da tuberculose. Atualmente, especialistas estimam que quase 1/3 da população humana mundial está infectada pela bactéria, embora ela permaneça inativa e não cause problemas para a maioria dessas pessoas. No entanto, a bactéria torna-se ativa em aproximadamente

9 milhões de pessoas a cada ano. A TB causa extensos danos teciduais, fraqueza, suor noturno e sangramentos. É altamente contagiosa – quando um indivíduo infectado tosse ou fala, bactérias são expelidas e podem sobreviver no ar por várias horas e infectar outras pessoas.

Em todo o mundo, a cada ano, 2 milhões de pessoas morrem de TB. Felizmente, pesquisadores médicos desenvolveram um medicamento de baixo custo para combater a tuberculose. Apesar de ter sido altamente eficaz na redução do número de pessoas infectadas com a TB, a bactéria começou a desenvolver resistência a essa medicação.

A tuberculose resistente a medicamentos é um problema crescente em todo o mundo, particularmente na África, Rússia e China. A razão não é um mistério – as bactérias podem crescer rapidamente a números incrivelmente altos e, como já foi abordado na discussão sobre evolução, populações muito grandes são mais propensas a terem um número substancial de indivíduos que apresentam mutações. Ocasionalmente, uma mutação torna a bactéria mais resistente. Os antibióticos representam uma poderosa força seletiva que pode matar rapidamente a maioria de bactérias sensíveis, possibilitando assim que bactérias resistentes prosperem.

Um dos maiores contribuintes para a evolução da resistência à TB é creditado ao comportamento dos pacientes contaminados. O tratamento típico da tuberculose requer que o paciente tome os remédios diariamente por 1 ano. Embora muitas bactérias sejam mortas logo no início do tratamento, a continuidade do tratamento auxilia a eliminação de todos os patógenos. Às vezes, os pacientes deixam de tomar os remédios porque se sentem melhor após alguns meses ou simplesmente não dispõem de recursos financeiros para custear o tratamento pelo ano inteiro.* Em qualquer caso, a maioria das bactérias resistentes sobreviverá em seus corpos.

*N.R.T.: No Brasil, a medicação é fornecida gratuitamente pelo Ministério da Saúde.

A tuberculose resistente a medicamentos está se tornando um grave problema. Pesquisadores desenvolveram novos tipos de medicamentos para tentar selecionar diferentes atributos da TB, com a esperança de que mesmo que o patógeno desenvolva resistência a uma substância, ele ainda será suscetível a outras. Contudo, atualmente, há um aumento de casos de “tuberculose multidrogarresistente” ou TBMDR, uma linhagem de bactéria que desenvolveu resistência a diversas substâncias. Na Rússia, por exemplo, aproximadamente 20% de todas as pessoas infectadas com TB carregam a linhagem TBMDR. Tais linhagens são muito mais difíceis de matar e os medicamentos necessários são 100 vezes mais caros que os tradicionais. Ainda mais séria é a descoberta do que vem sendo chamado de “tuberculose extensivamente resistente”. Esse tipo de TB foi detectado em 45 países, incluindo a Rússia, e não existem medicamentos disponíveis atualmente para eliminá-la. A evolução da resistência da TB é um exemplo excelente do motivo pelo qual precisamos compreender o processo de evolução. Conhecer as fontes de variação genética e a maneira que a seleção atua nessa variação nos auxilia a desenvolver programas de tratamento com fármacos que sejam mais capazes de controlar os patógenos sem produzir linhagens multidrogarresistentes.

Fontes: Altman LK. Drug-resistant TB rates soar in former Soviet regions. 2008. *New York Times*, February 27. <http://www.nytimes.com/2008/02/27/health/27tb.html>
Goosner M. 2008. A report from the Russian front in the global fight against drug-resistant tuberculosis. *Scientific American*, August 25. <http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=siberia-drug-resistant-tuberculosis>.

RESUMO DO CAPÍTULO

■ **O processo de evolução depende da variação genética.** Entre populações e dentro delas, a variação genética é causada pela existência de alelos diferentes, que podem ser dominantes, codominantes ou recessivos. A variação genética pode ser provocada por mutação ou recombinação

■ **A evolução pode ocorrer por processos aleatórios ou por seleção.** Os quatro processos aleatórios que causam evolução são mutação, deriva genética, efeitos de gargalo e efeitos fundadores. A evolução também pode ocorrer por seleção, que pode ser estabilizadora, direcional ou disruptiva. Se a evolução ocorrer por meio de processos aleatórios ou

por seleção, cientistas podem usar semelhanças em atributos para construir padrões hipotéticos de parentesco entre grupos distintos em árvores filogenéticas

■ **A microevolução opera no nível da população.** As populações podem evoluir devido à seleção artificial, que produz linhagens de animais e plantas domesticados. As populações também podem evoluir por causa da seleção natural, como nas situações em que predadores consomem seletivamente suas presas e quando pesticidas e antibióticos matam seletivamente os indivíduos mais sensíveis, possibilitando que os indivíduos mais resistentes sobrevivam e se reproduzam

■ **A macroevolução opera no nível das espécies e nos níveis mais altos da organização taxonômica.** O processo mais comum que causa macroevolução é a especiação alopátrica, na qual populações tornam-se isoladas geograficamente e evoluem de modo independente em espécies diferentes ao longo do tempo. O processo menos comum é a especiação simpátrica, na qual espécies tornam-se isoladas reprodutivamente sem que estejam isoladas geograficamente, em geral, pela formação de poliploides.

QUESTÕES DE REVISÃO

- Qual a diferença entre genes e alelos?
- Por que é essencial que os atributos sejam herdados para que a evolução ocorra?
- O inseticida DDT foi amplamente usado para controlar os mosquitos que transmitem a malária. Como você explicaria o fato de muitas populações de mosquitos serem agora resistentes ao DDT?
- Quais são as três fontes principais de variação genética?
- Compare e diferencie a evolução por seleção artificial da evolução por seleção natural.
- Compare e diferencie os processos dos efeitos de gargalo e efeitos fundadores.
- De que modo a seleção estabilizadora e a seleção disruptiva poderiam afetar a magnitude da variação fenotípica entre uma geração e a próxima?
- Qual a premissa utilizada para organizar espécies em uma árvore filogenética?
- Diferencie microevolução de macroevolução.
- Qual a diferença entre os processos envolvidos na especiação alopátrica e na simpátrica?

REPRESENTAÇÃO DOS DADOS | SELEÇÃO NATURAL NOS BICOS DOS TENTILHÕES

A tabela a seguir lista as distribuições das frequências dos tamanhos dos bicos dos tentilhões, tanto antes quanto depois da seleção. Utilizando um gráfico de barras, plote as relações entre tamanho do bico e sua frequência; então, determine quanto o tamanho médio do bico mudou devido à seleção e decida qual tipo de seleção ocorreu.

TAMANHO DO BICO (mm)	FREQUÊNCIA ANTES DA SELEÇÃO	FREQUÊNCIA APÓS A SELEÇÃO	R
10,0	0,00	0,00	
10,2	0,00	0,00	
10,4	0,02	0,00	
10,6	0,04	0,00	
10,8	0,08	0,00	
11,0	0,16	0,00	
11,2	0,20	0,00	
11,4	0,20	0,00	
11,6	0,16	0,02	
11,8	0,08	0,04	
12,0	0,04	0,08	
12,2	0,02	0,16	
12,4	0,00	0,20	
12,6	0,00	0,20	
12,8	0,00	0,16	
13,0	0,00	0,08	
13,2	0,00	0,04	
13,4	0,00	0,02	
13,6	0,00	0,00	
13,8	0,00	0,00	