

Evolução: uma introdução

Stephen C. Stearns

University of Basel

e

Rolf F. Hoekstra

Wageningen University

Coordenação Editorial da Edição Brasileira:

Walter Alves Neves

Professor Associado

Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos

Departamento de Biologia – Instituto de Biociências – USP



ATHENEU EDITORA SÃO PAULO

Rua Marconi, 131 – 2.º andar

01047-910 – São Paulo – SP

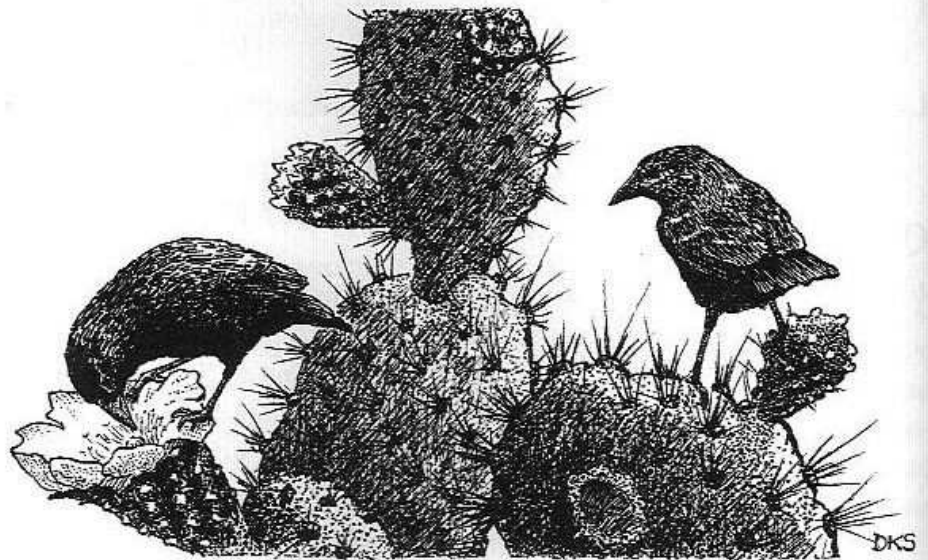
Fone: (11) 3255-1606 – Fax: (11) 3255-1798

www.atheneu.com – e-mail: atheneu@atheneu.com

2003

Capítulo 11

Especiação



INTRODUÇÃO

A especiação é a ponte entre a micro e a macroevolução.

Os Capítulos 2-10 descreveram os processos microevolutivos que ocorrem em populações: seleção natural, deriva, modificações de frequências genéticas, a origem e a manutenção da variação genética, a expressão genética-específica da variação, a evolução do sexo, as histórias de vida, a alocação sexual, a seleção sexual e o conflito genético. Neste capítulo, começamos a transição para a macroevolução, os padrões observados nos fósseis e nas filogenias acima do nível de espécie. A ponte entre a micro e a macroevolução é a especiação, a qual é responsável pela diversidade da vida.

Existem cerca de 10 milhões de espécies atualmente; muito mais já se extinguiu.

As formas de vida são incrivelmente diversas. Elas variam, em tamanho, desde os vírus, que podem ser observados somente através de microscópios eletrônicos, até as baleias, de centenas de toneladas, ou até os clones de algumas árvores, os quais podem cobrir um quilômetro quadrado. Algumas vivem sob o gelo antártico, outras, em aberturas termais no fundo do oceano, sob temperaturas muito acima dos 100°C. As evidências atuais indicam (veja o Capítulo 15) que todos os organismos vivos – com a possível exceção dos vírus – compartilharam ancestrais que viveram há mais de 3.500 milhões de anos (formas anteriores podem não ter deixado descendentes). Assim, houve muita diversificação durante a evolução. A unidade básica, na qual a maioria das formas de vida é classificada, é a espécie (há cerca de 10 milhões de espécies atualmente). Somente cerca de 1,4 milhão de espécies foram descritas e nomeadas. Entender como surgiu esta diversidade é uma das questões centrais da biologia evolutiva. Como são definidas as espécies e como elas se originam?

O QUE É UMA ESPÉCIE?

A identificação de espécies na prática

Coisas vivas tendem a ocorrer em grupos, de tal forma que aqueles dentro de um grupo se parecem mais uns com os outros do que com os de grupos diferentes. Qualquer um pode diferenciar um leopardo de um tigre, embora os indivíduos destas espécies relacionadas tenham muitos traços em comum. Isso significa que alguns traços – incluindo o padrão do pêlo – variam menos dentro de cada espécie do que entre elas (Figura 11.1a).

Assim, a unidade de espécie parece ser natural, não uma invenção arbitrária dos biólogos, os quais precisam de um sistema de classificação para comunicar acerca dos organismos que estudam. Mas as diferenças específicas não são sempre identificáveis. Os taxonomistas utilizam todos os tipos de diferenças – morfológicas, comportamentais e genéticas – para identificar espécies. Ocasionalmente, eles têm problemas sérios para decidir quanto um grupo deve ser diferenciado para ser classificado como uma espécie. Algumas vezes, os traços discriminantes entre duas espécies sobrepõem parcialmente (Figura 11.1b). Por exemplo, *Drosophila melanogaster* e *D. simulans* são **espécies irmãs**, cujas fêmeas não podem ser diferenciadas e cujos machos podem ser distinguidos somente por especialistas. Populações de uma espécie também podem diferir, particularmente quando elas vivem muito distantes. Ao longo de sua distribuição geográfica, as espécies são, geralmente, divididas em um mosaico de subespécies ou de raças; e quando duas subespécies se encontram e se cruzam, uma zona híbrida ocorre. Por exemplo, o corvo *Corvus corone* tem duas subespécies na Europa. O corvo preto *Corvus corone corone* ocorre mais no oeste europeu, e o *Corvus corone cornix*, o qual é cinza com a cabeça, as asas e a cauda pretas, habita o leste e o norte do continente (Figura 11.2).

Os taxonomistas utilizam todos os tipos de diferenças – morfológicas, comportamentais e genéticas – para identificar espécies. Espécies irmãs e híbridos representam problemas.

No local em que as subespécies se encontram, forma-se uma zona híbrida, variando de 20 a 200 km e na qual os indivíduos se cruzam livremente. Todos os tipos de fenótipos intermediários podem ser encontrados dentro (mas raramente fora) da zona híbrida, a qual deve ser antiga e estável, existindo desde a última glaciação. As zonas híbridas

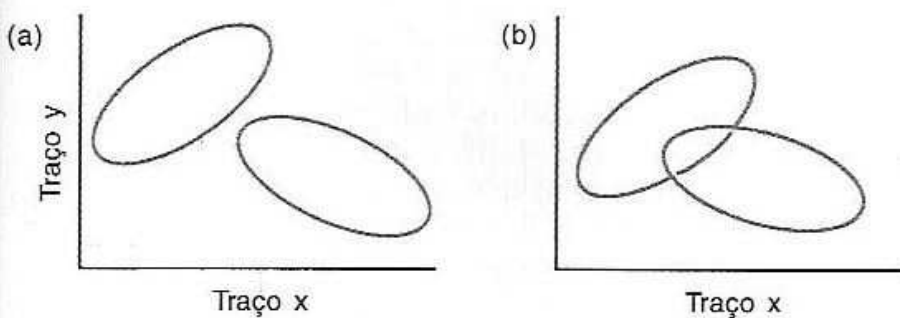


Fig. 11.1 Distribuições hipotéticas dos valores de dois traços em duas espécies diferentes. Em ambos os diagramas, a variação intra-específica é menor do que a interespecífica. Em (a), as distribuições dos valores dos traços são completamente separadas, enquanto em (b), algumas delas sobrepõem umas às outras.

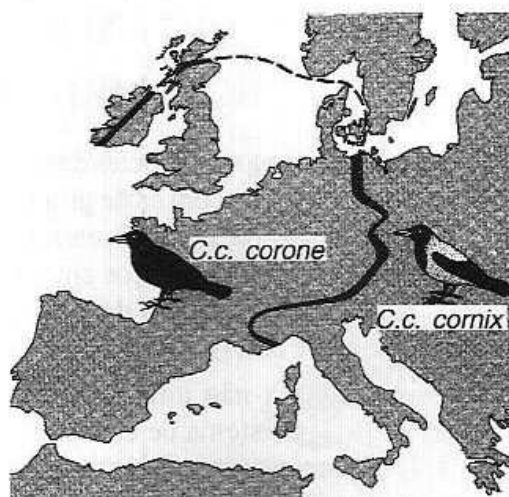


Fig. 11.2 Mapa da Europa com a distribuição dos corvos *Corvus corone corone* e *C. c. cornix* e a zona híbrida entre eles. (De Skelton 1993.)

são muito estudadas porque elas podem fornecer informações acerca dos processos que contribuem à especiação, como veremos mais adiante neste capítulo.

Conceitos de espécie

Biólogos evolutivos discordam quanto aos conceitos de espécie.

Como se deve definir uma espécie? Quais as características que as espécies têm em comum? Os biólogos evolutivos ainda discordam quanto a esse assunto. Marcantemente, julgando pela extensa literatura sobre este tópico, conceitos abstratos de espécie são mais problemáticos do que a identificação das espécies na prática.

O conceito biológico de espécie

De acordo com o conceito biológico de espécie, o critério decisivo é a habilidade de cruzamento.

O mais influente conceito de espécie é o biológico (CBE), criado por Dobzhansky (1937) e propagado por Mayr: “espécies são grupos de populações naturais capazes de se cruzar e isoladas reprodutivamente dos demais grupos” (Mayr 1963).

Assim, de acordo com o CBE, o critério decisivo é a reprodução sexual bem-sucedida: a habilidade de produzir descendentes férteis. A popularidade deste conceito tem sua raiz em duas idéias biológicas. Primeiro, a reprodução sexuada promove a uniformidade em uma espécie por meio da recombinação genética. Todos os indivíduos que podem cruzar-se compartilham um mesmo pool gênico; cópias dos genes em um indivíduo podem acabar em descendentes de qualquer outro indivíduo da mesma espécie, mas não em descendentes de indivíduos de outras espécies. A recombinação genética, dentro de um mesmo pool gênico, previne a divergência de qualquer subgrupo de indivíduos. Segundo, se dois grupos não se cruzam, não há fluxo gênico entre os pools, permitindo a divergência entre os grupos, por meio da seleção natural e da deriva gênica. A inabilidade de cruzamento previne que as espécies se fundam caso haja alterações de condições. Tais espécies permanecem distintas em simpatria, e este critério é geralmente utilizado na prática para definir

uma “boa espécie”. Assim – de acordo com o CBE – o número de “boas” espécies não pode declinar por meio da hibridização porque se as mesmas podem ser fundidas, por definição, não são “boas espécies”.

Problemas com o CBE Nem todos os organismos ocorrem em grupos dentro dos quais há cruzamentos sexuais e nos quais o fluxo gênico é prevenido. Consideramos dois tipos de exceção: organismos assexuados e híbridos interespecíficos.

Organismos assexuados A ausência de recombinação sexual é rara, mas ocorre em alguns grupos de organismos. Por exemplo, o fungo imperfeito parece ter perdido seu ciclo de vida sexuado e se reproduz, exclusivamente, por meio de esporos formados na mitose. Eles são classificados como uma espécie porque sua variabilidade de grupo, em traços “diagnósticos”, é pequena, quando comparada à variabilidade entre os grupos. Assim, a espécie *Aspergillus niger* é reconhecida pelos traços compartilhados com outras espécies de *Aspergillus* e por alguns poucos caracteres especiais, dos quais a coloração preta e os esporos são os principais representantes. Esta espécie consiste de uma coleção muito grande de clones assexuados, e cada clone é reprodutivamente isolado de todos os demais clones. A aplicação estrita do CBE nos força a considerar cada clone como uma espécie diferente, o que não é prático nem significativo. Já que o CBE se refere, por definição, à reprodução sexuada, é melhor não aplicá-la aos fungos. Outro exemplo é o *Taraxacum officinale*, o dente-de-leão comum. A espécie consiste de plantas sexuadas diplóides e de clones assexuados triplóides. Especialistas podem distinguir alguns clones, ou grupos de clones, uns dos outros e dos diplóides, com base em detalhes morfológicos. Assim, pode-se argumentar que, de acordo com o CBE, os triplóides assexuados e os diplóides sexuados não devem ser agrupados em conjunto e que cada clone (ou grupos de clones similares) deve receber um nome diferente. Na realidade, alguns sistematas construíram longas listas para as microespécies de *Taraxacum*. Uma situação similar ocorre no gênero *Daphnia*, para o qual a sistemática molecular revelou uma rede complexa de eventos de hibridização e no qual alguns clones são, obrigatoriamente, assexuados, enquanto outros grupos de clones têm relações sexuadas intermitentemente.

Hibridização interespecífica O CBE também é problemático quando as espécies são sexuadas, mas as barreiras para o cruzamento interespecífico não são fortes. Os cruzamentos interespecíficos, produzindo híbridos férteis, não são comuns entre espécies animais relacionadas (embora eles ocorram), mas eles são frequentes em vegetais e em fungos. A questão mais difícil então aparece: com quanto fluxo gênico entre pools o CBE mantém seu significado? Para os corvos citados anteriormente, a opinião atual é a de que ambas as subespécies pertencem à mesma espécie e o CBE pode ser aplicado, mas lobos e coiotes são considerados espécies diferentes, apesar do fato de que eles podem cruzar-se (e algumas populações de lobos estão ameaçadas de extinção devido à hibridização).

Uma situação especial ocorre em bactérias e em vírus. Bactérias são classificadas em espécies com base em sua patologia, morfologia e em

Organismos assexuados também se agrupam de forma semelhante a das espécies. O CBE tornaria cada clone uma espécie diferente, o que não é útil.

Híbridos férteis são comuns entre vegetais e fungos. Quanto fluxo gênico entre os pools pode existir para que o significado do CBE seja mantido?

Mesmo as bactérias apresentam sexo localizado.

suas propriedades antigênicas. Comparações baseadas em muitos locos sugeriram que ocorria pouca recombinação e que as populações de bactérias consistiam de clones independentes, como no caso do fungo discutido anteriormente. Entretanto, o seqüenciamento do DNA dos genes bacterianos revelou que cada gene pode ser constituído de pedaços e porções de diferentes – e, algumas vezes, muito diferentes – origens (Maynard Smith *et al.* 1991). A estrutura mosaica dos genes é, provavelmente, uma consequência do “sexo localizado”, a troca, pela recombinação homóloga, de pequenos trechos de DNA, transferidos a células recipientes por plasmídeos de conjugação, pela transformação ou pela transdução. Evidências destas estruturas mosaicas também foram obtidas de vírus. A implicação é a de que pedaços de DNA podem viajar entre espécies relacionadas (ou, algumas vezes, pouco relacionadas). Assim, espécies de bactérias e de vírus não são isoladas geneticamente umas das outras e os pools gênicos são geralmente maiores do que as espécies.

Darwin considerou uma definição de espécie semelhante ao CBE, baseado nas barreiras de esterilidade, mas a rejeitou porque muitos organismos, considerados de espécies diferentes, podem sofrer hibridização na natureza (Mallet 1995).

O conceito filogenético de espécie

O conceito filogenético de espécie (CFE) define uma espécie como um grupo monofilético composto do “menor grupo diagnosticável de organismos individuais, dentro do qual há um claro padrão parental de ancestralidade e de descendência”.

O CBE não tem uma dimensão histórica, já que só pode ser aplicado a organismos contemporâneos. Na realidade, uma vez que todo organismo sexuado vivente é ligado, via uma corrente ininterrupta de ancestrais sucessivos, a formas de vida totalmente diferentes por centenas de milhares de anos, deve ter havido uma continuidade de fertilidade sexuada entre os ancestrais e o organismo presente. O CBE não fornece um critério, por meio do qual seja possível limitar espécies sucessivas ao longo de uma linha de descendência. Tal perspectiva filogenética é dada pelo conceito filogenético de espécie (CFE), definido por Cracraft (1983) como um grupo **monofilético composto** do “menor grupo diagnosticável de organismos individuais, dentro do qual há um padrão parental de ancestralidade e de descendência”.

Dentro de um desses grupos, os organismos compartilham certos traços derivados que os distinguem de outros grupos. Esse conceito de espécie evita os problemas associados com o isolamento reprodutivo estrito requerido pelo CBE.

A caracterização molecular de alta resolução pode dividir uma espécie bem estabelecida em muitos grupos pequenos.

Problemas com o CFE Primeiro, não é claro quantos caracteres derivados um grupo monofilético de organismos deve ter para ser classificado como uma espécie separada. Se procuramos o bastante, com métodos moleculares de alta definição, uma espécie bem definida pode ser dividida em grupos muito pequenos de indivíduos, cada um com um traço derivado. Claramente, dar o *status* de espécie para cada um destes pequenos grupos não tem significado, pois assim cada novo traço derivado produziria uma nova espécie e o número das espécies explodiria. Recentemente, o CFE começou a ser modificado, com a finalidade de evitar a divisão extrema das espécies, o que pode levar a uma alternativa atrativa ou a uma adição ao CBE.

A falácia procustiana

Na mitologia grega, o herói Teseu nasceu e foi criado por sua mãe e por seu avô no Peloponeso, ao sul de Atenas. Quando ele atingiu a maturidade, descobriu que seu pai era Egeu, o rei de Atenas, e partiu em sua busca. Em seu caminho, teve de cruzar o istmo de Corinto, desvencilhando-se de diversas ameaças. Uma delas foi o ladrão Procusto. Quando o ladrão capturava uma vítima, ele a colocava em uma cama. Se a vítima era muito grande para a cama, Procusto cortava sua cabeça e seus pés. Se a vítima era muito pequena, o ladrão a esticava. Teseu matou Procusto, libertando o povo local de sua crueldade e prosseguiu para Atenas, onde acabou por tornar-se rei.

Na ciência, podemos cometer erros que se assemelham aos crimes de Procusto. Inventamos algum conceito, como o de espécie, e tentamos cortar e esticar a natureza para que a mesma se encaixe, ignorando o que não cabe. Entretanto, a natureza é geralmente muito diversa para ser descrita por um único conceito, e este é o caso para muitas espécies. Em alguns grupos, as espécies são entidades genéticas muito bem separadas. Em outros, não há fronteiras bem definidas. É melhor aceitar a diversidade natural, aplicando os conceitos somente quando são apropriados e sendo sensível às situações nas quais os conceitos não se aplicam. Já que é muito útil, por muitas razões, a capacidade de identificar organismos, os biólogos tendem a utilizar o conceito de espécie o mais amplamente possível. Mas não se esqueça que ele tem limites. Não seja ludibriado pelo fato de que um nome existe; ele pode não descrever um objeto natural. O grupo para o qual se deve ser mais sensível a esse problema inclui muitos vegetais, fungos e bactérias, mas tais erros também podem ocorrer entre os animais. A suposição de que espécies podem ser identificadas de forma útil delimita os métodos filogenéticos do Capítulo 12.

A natureza é, geralmente, muito diversa para ser descrita por um único conceito, e este é o caso com as espécies, particularmente com os vegetais, os fungos e as bactérias.

A ORIGEM DAS ESPÉCIES

A especiação é um dos processos centrais na evolução. Uma teoria da evolução biológica que não pode explicar a especiação pode ser rapidamente descartada. As espécies originam-se como uma consequência inerente aos processos microevolutivos, ou processos diferentes e adicionais precisam estar envolvidos? A especiação é causada pela seleção natural, agindo sobre as variações produzidas pelas mutações, recombinações e pela deriva genética? Se estes são os casos, a especiação seria causada pelos mesmos processos que causam a modificação microevolutiva dentro das populações. Atualmente, não há razões para acreditarmos que a especiação requer mecanismos além daqueles que geram modificações dentro das espécies: a especiação parece ser um produto indireto da evolução intra-específica.

A especiação é um produto indireto da evolução intra-específica.

Um esquema generalizado de especiação

Uma observação ampla da diversidade biológica revela duas coisas:

1. Muitas espécies têm combinações únicas de características que podemos utilizar para distingui-las. Quando tais diferenças são de difícil detecção, as espécies envolvidas são, geralmente, muito relaciona-

das. (As raras exceções, as espécies irmãs pouco relacionadas, tais como o complexo *Tetrahymena pyriformis* (Capítulo 6), representam verdadeiros quebra-cabeças.)

2. Praticamente todas as espécies são reprodutivamente isoladas umas das outras. Mais uma vez, espécies bem aparentadas são exceções quando capazes de hibridização.

Cópias de genes que ocorrem em uma espécie geralmente não chegam aos descendentes de indivíduos de outras espécies, embora alguma mistura possa acontecer. A especiação eucarionte envolve ao menos dois processos: a separação genética e a diferenciação fenotípica.

Populações podem ser geneticamente separadas por razões geográficas ou reprodutivas.

Assim, generalizando, cópias de genes que ocorrem em uma população não chegam aos descendentes de indivíduos de outras espécies: cada espécie tem seu próprio pool gênico (embora alguma troca possa ocorrer entre pools gênicos de espécies muito próximas). Enquanto a correspondência entre as espécies e os pools gênicos separados não seja correta para as bactérias e para os vírus, em espécies eucariontes a especiação envolve ao menos dois processos: a divisão do pool gênico em dois ou mais pools amplamente separados e a diversificação de uma forma biológica em duas ou mais formas fenotipicamente diferentes. Chamamos estes dois processos de **separação genética** e de **diferenciação fenotípica**.

Populações podem ser geneticamente separadas porque elas são isoladas geográfica ou reprodutivamente. Com o isolamento geográfico, os cruzamentos interpopulacionais não ocorrem devido à separação física, mas os mesmos poderiam ocorrer e ser férteis caso as populações se misturassem. Ao segundo contato, os cruzamentos interpopulacionais também poderiam ser estéreis, pois as populações, inicialmente isoladas, divergiram geneticamente, ou se evitariam, devido à divergência comportamental. Assim, o isolamento reprodutivo seria definitivo e os pools gênicos estariam completamente separados. O isolamento reprodutivo também pode originar-se dentro de uma população, quando as diferenças de comportamento de cruzamento entre as subpopulações na mesma área levam a este fim.

Os dois processos que caracterizam a especiação podem levar, um ao outro, a uma retroalimentação positiva.

Muitos cenários foram sugeridos para a especiação. Eles diferem quanto a suas suposições acerca da importância relativa dos processos que contribuem à separação genética e à diferenciação fenotípica. Além disso, esses dois fatores podem interagir durante a especiação (Figura 11.3). Um certo grau de separação genética facilita a seleção diversificadora, pois enfraquece os efeitos de homogeneização do fluxo gênico, e a diferenciação pode prejudicar o reconhecimento de parceiros, aumentando a separação ao reduzir a frequência de cruzamentos entre tipos diferentes. Assim, os dois processos que caracterizam a especiação podem levar, um ao outro, a uma retroalimentação positiva.

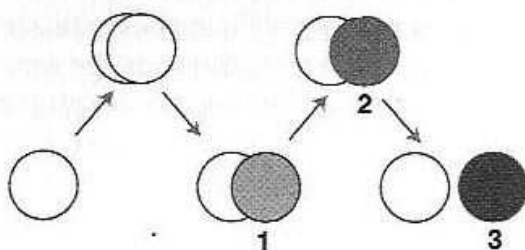


Fig. 11.3 Esquema demonstrando a interação da separação genética e da diferenciação na especiação. A separação genética é representada pela separação dos círculos (pools gênicos); a diferenciação morfológica é representada pelo aumento do contraste de cores.

Dois assuntos particularmente controversos geraram muita discussão: o papel do isolamento geográfico e a origem do isolamento reprodutivo.

O papel do isolamento geográfico

O isolamento geográfico completo de uma população, sem fluxo gênico, é necessário para a especiação? Alguns acreditam que a maioria dos eventos de especiação ocorreu em **alopatria**, com populações diferentes completamente isoladas no espaço. Outros acreditam na especiação em **simpatria**, quando subpopulações divergem, mesmo continuando a viver no mesmo local.

O isolamento geográfico completo é necessário para a especiação?

Especiação alopátrica

É fácil imaginar que a especiação se inicia quando populações se tornam geograficamente isoladas, sendo expostas à seleção divergente e evoluindo independentemente. Após tempo suficiente, elas terão acumulado tantas diferenças genéticas que serão reprodutivamente isoladas se entrarem em contato novamente. Se o isolamento é completo, a especiação ocorreu. Este é o modelo alopátrico da especiação (Mayr 1963), representado em sua forma mais simples na Figura 11.4. De acordo com este modelo, o primeiro passo é a separação de uma população em duas ou mais subpopulações completamente isoladas.

Populações geograficamente isoladas evoluem independentemente e, após certo tempo acumulam diferenças o suficiente para que, caso se encontrem, estejam reprodutivamente isoladas.

Tal padrão de distribuição pode ser causado por migrações, por extinções locais causadas por novas populações, ou por eventos geológicos. As barreiras que separam as populações devem ser geográficas ou ecológicas. Exemplos são as populações em ilhas separadas pela água, em lagos, sobre topos de montanha, em manchas de florestas cercadas por savanas ou em campos cercados pela floresta.

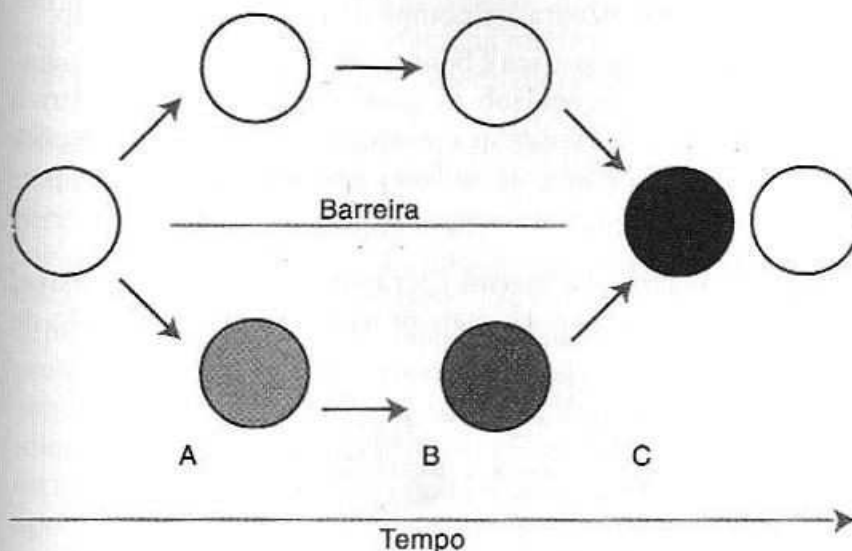


Fig. 11.4 Representação esquemática da especiação alopátrica: A, divisão em populações geograficamente isoladas; B, seleção divergente; C, isolamento reprodutivo em um contato secundário.

Os tentilhões de Darwin: um exemplo de especiação alopátrica

A especiação nos tentilhões de Darwin envolveu, provavelmente, o isolamento geográfico, a especialização ecológica, a dispersão secundária e o reforço.

Os tentilhões das ilhas Galápagos inspiraram a idéia de Darwin de descendência com modificação a partir de uma única espécie ancestral. Acredita-se que eles se especiaram alopátricamente (Lack 1947 and Grant 1986), pois essas ilhas foram formadas há cerca de 5 milhões de anos, assim que os vulcões emergiram do oceano. Essas ilhas nunca foram conectadas ao continente ou umas às outras. Treze espécies diferentes são reconhecidas, com cerca de 10 em apenas uma das ilhas. Os primeiros estágios do processo foram os seguintes. Há cerca de 3 milhões de anos, um pequeno grupo de pássaros da América Central ou do Sul colonizou ao menos uma das ilhas. Após seu estabelecimento, alguns deles colonizaram as demais ilhas. Já que as condições ecológicas variavam entre as ilhas, as populações geneticamente isoladas encontraram forças seletivas distintas e diferenciaram-se. O próximo estágio foi o estabelecimento do contato secundário, por meio da dispersão, entre as populações diferenciadas. Se os pássaros de duas populações não eram capazes de cruzamento, ou se seus descendentes eram estéreis ou inviáveis, a especiação foi completada em alopatria. Se as populações eram somente parcialmente isoladas, de forma que alguns cruzamentos pudessem acontecer, a situação é mais complicada. Este aspecto – **o reforço secundário** – é considerado mais adiante, quando discutimos a origem do isolamento reprodutivo durante a especiação.

Especiação simpátrica

A especiação simpátrica envolve a especiação na presença de fluxo gênico contínuo entre os grupos divergentes. Ela é controversa.

Geralmente, condições geográficas e ecológicas causam um isolamento parcial de subpopulações, reduzindo o fluxo gênico entre as mesmas, mas não o impedindo completamente. O isolamento incompleto entre subpopulações sob seleção divergente permite a especiação? Este modelo é chamado de especiação simpátrica (a especiação que ocorre dentro de uma única população; Figura 11.5), em contraste à especiação alopátrica, a qual assume o isolamento geográfico completo no início do processo.

Enquanto a especiação alopátrica é bem aceita, há controvérsias quanto à frequência e às condições sob as quais a especiação simpátrica pode ocorrer (Bush 1994). O principal problema é se as subpopulações podem tornar-se reprodutivamente isoladas e se diferenciarem na presença do fluxo gênico.

Alterações de hospedeiros em insetos fitófagos: um exemplo plausível

A forma de especiação simpátrica mais provável envolve a seleção de

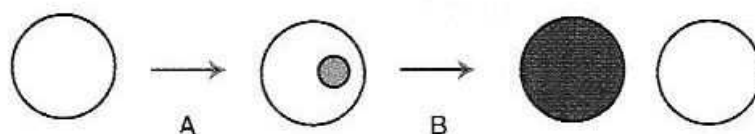


Fig. 11.5 Representação esquemática da especiação simpátrica: A, uma pequena divergência capaz de levar a um certo grau de separação genética em uma única população; B, diferenciação subsequente e separação genética produzem o isolamento reprodutivo completo.

recursos distintos. Por exemplo, insetos parasitas podem trocar de hospedeiro: alguns indivíduos começam a botar seus ovos em uma nova espécie de hospedeiro, talvez porque ele acabou de chegar ou aumentou em número. Tal situação foi estudada por Bush e seus associados nas moscas *Rhagoletis pomonella*. Estas moscas costumavam botar seus ovos em amoreiras, cujos frutos eram comidos pelas larvas. Em 1864, a *Rhagoletis* foi encontrada em maçãs. Posteriormente, ela parasitava outras frutas, e hoje podemos discriminar entre uma “raça de maçãs” e uma “das amoreiras”, as quais diferem geneticamente, sendo caracterizadas por diferentes frequências de variantes enzimáticas.

Estas moscas compartilham, com muitos insetos parasitas, um comportamento que favorece fortemente a diferenciação em simpatria: as fêmeas preferem botar seus ovos no tipo de fruta do qual vieram. Fêmeas que cresceram em maçãs preferem botar seus ovos nas mesmas, e fêmeas que nasceram em amoreiras preferem botar seus ovos no mesmo tipo de fruta. Machos também têm o mesmo comportamento: machos que nasceram em macieiras preferem cruzar nas mesmas. Assim, os cruzamentos ocorrem principalmente entre machos e fêmeas que nasceram em macieiras e entre machos e fêmeas que nasceram em amoreiras.

Os períodos de reprodução de ambas as espécies também divergiram, contribuindo ao seu isolamento reprodutivo simpátrico. Entretanto, no laboratório, as moscas de ambas as raças se cruzam livremente. Dessa maneira, embora na natureza um isolamento reprodutivo considerável evoluiu, o potencial para cruzamentos permanece. A especiação ainda não está completa, mas a diferenciação genética e o isolamento reprodutivo parcial, observados em *Rhagoletis*, ocorreram em simpatria. Se a especiação será completa sob estas condições, dado o tempo suficiente, ainda é uma questão em aberto.

A distribuição filogenética de alguns táxons de insetos fitófagos sugere a especiação simpátrica por meio de modificações de hospedeiros. Por exemplo, há centenas de espécies de vespas, cada uma delas se reproduz em uma única espécie de figo própria. A especiação alopátrica parece implausível aqui, pois ela requereria muitos eventos de isolamento geográfico, enquanto muitas espécies de figo e suas vespas são simpátricas.

Divergência de período de floração em plantas Em vegetais, o isolamento reprodutivo parcial pode ocorrer conforme a evolução dos diferentes períodos de floração. As espécies gramíneas *Agrostis* e *Anthoxanthum* são capazes de crescer próximas a minas, apesar das grandes concentrações de cobre, chumbo e zinco no solo (veja o Capítulo 2). Tipos particulares, dentro destas espécies, são mais tolerantes que os tipos normais. Nas proximidades das minas, somente os tipos tolerantes podem sobreviver, enquanto os tipos normais dominam a vegetação periférica. Os tipos tolerante e normal demonstram sinais de isolamento reprodutivo incipiente, pois florescem em períodos um pouco diferentes e porque o tipo tolerante apresenta um grau maior de autofecundação. As diferenças de momento de floração são genéticas e podem representar adaptações às condições locais. Assim, este exemplo traça um paralelo ao caso da *Rhagoletis* discutido anteriormente: adaptação a condições diferentes pode produzir isolamento reprodutivo simpátrico como um produto indireto.

As moscas *Rhagoletis pomonella*, que vivem em amoreiras e nas macieiras, são um bom exemplo. A diferenciação genética e o isolamento reprodutivo parcial evoluíram em simpatria.

Vespas também podem ter evoluído em simpatria.

A especiação simpátrica também pode ocorrer por meio de alterações nos períodos de floração de plantas em uma escala local.

Especiação simpátrica repentina por poliploidização

A especiação simpátrica pela poliploidização é aceita.

Uma forma disputada e aceita de especiação simpátrica é causada por uma alteração no sistema genético que produz um isolamento reprodutivo repentino. Diversos mecanismos são conhecidos, a maioria envolvendo alterações cromossômicas. O mais comum é a poliploidização, uma duplicação de um conjunto completo de cromossomos, a qual surge devido a irregularidades na divisão celular. Se os cromossomos são duplicados, mas as células não se dividem, então, elas contêm o dobro do número normal de cromossomos. Isso é chamado de **autopoliploidia**. Divisões normais subsequentes transmitem a condição de poliploidia para todas as células descendentes. No tecido somático, isso leva a uma região de poliploidia. No tecido reprodutivo, o resultado depende dos detalhes; uma possibilidade é a produção de gametas contendo o dobro do número de cromossomos haplóides.

Mais comum do que a autopoliploidia é a **alopoliploidia**, resultante da hibridização entre espécies relacionadas seguida pela duplicação dos cromossomos (Figura 11.6). Os híbridos geralmente sofrem, pois os cromossomos semi-homólogos não pareiam devidamente na meiose. Quando o conjunto completo de cromossomos híbridos duplica, cada um dos cromossomos possui um parceiro homólogo e a meiose pode ocorrer normalmente.

Uma vez que surge um indivíduo poliplóide, qualquer que seja o mecanismo, ele encontra-se reprodutivamente isolado dos tipos parentais, já que um cruzamento com um indivíduo diplóide parental produziria indivíduos triplóides. Triplóides são quase sempre estéreis devido a diversos problemas na meiose. Entretanto, eles podem ser capazes de se propagar assexuadamente, e, na realidade, muitos clones assexuados vegetais (e alguns animais) são triplóides.

70-80% das espécies vegetais provavelmente se originaram como poliplóides.

A especiação por poliploidização tem sido particularmente importante para as plantas com flores, nas quais 70-80% das espécies se originaram da poliploidia. Muitas plantas se tornaram poliplóides recentemente, talvez como parte do processo de domesticação. Estas são, entre outras, o

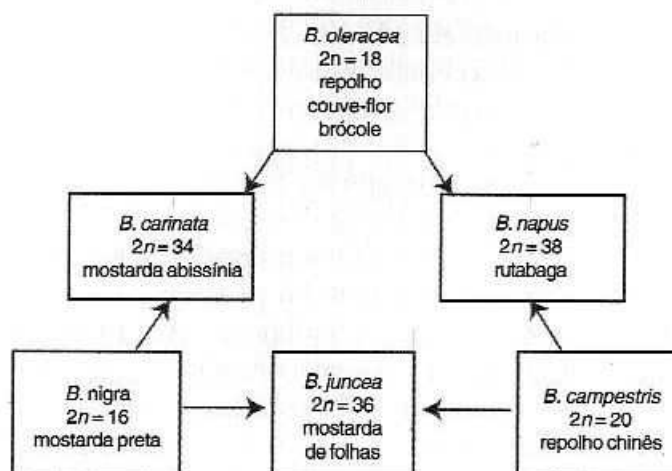


Fig. 11.6 Aloploidia no gênero *Brassica*. Três espécies parentais diferentes foram hibridizadas em todas as combinações possíveis de pares. A duplicação cromossômica subsequente nos híbridos produziu três novas espécies poliplóides.

trigo, a aveia, a batata, o tabaco, e a alfafa. Mais no passado, maçãs, oliveiras e muitos gêneros de samambaias originaram-se como poliplóides.

A poliploidia estável e viável é mais provável nos organismos capazes de autofecundação e de reprodução assexuada. A autofecundação aumenta a probabilidade de que dois gametas, não reduzidos, se unam para formar um indivíduo poliplóide; dois gametas diplóides poderiam se fundir para formar um tetraplóide, por exemplo. A reprodução assexuada evita problemas quanto ao pareamento cromossômico e à segregação durante a meiose. A especiação pela poliploidia é menos significativa dentre os animais, pois o cruzamento geralmente não permite a autofecundação e a reprodução vegetativa. Exceções são encontradas em alguns táxons de peixes, entre vermes, crustáceos e em alguns outros nos quais a poliploidização é comum, e em grupos com fêmeas partenogênicas, incluindo besouros e mariposas.

A especiação pela poliploidia é menos freqüente entre animais. Exceções incluem alguns peixes, vermes, crustáceos, mariposas e besouros.

A origem do isolamento reprodutivo

A separação física de populações alopátricas garante fluxo gênico zero entre elas e, assim, seu isolamento reprodutivo. Se elas entram em contato novamente, podem, ou não, estar isoladas reprodutivamente. De acordo com o modelo de especiação alopátrica, a divergência construída durante a alopatria causará isolamento reprodutivo intrínseco, o qual só se torna aparente em um segundo contato. Este isolamento reprodutivo pode ser pré-zigótico ou pós-zigótico. O isolamento reprodutivo pré-zigótico ocorre quando os indivíduos de diferentes populações não se cruzam devido a diferenças comportamentais ou porque eles apresentam períodos de cruzamento distintos. O isolamento reprodutivo pós-zigótico ocorre quando as populações diferentes se cruzam, mas sem sucesso: os cruzamentos são estéreis ou os descendentes são inviáveis. A especiação alopátrica, levando ao completo isolamento reprodutivo pré ou pós-zigótico é facilmente compreensível. Quão freqüentemente ela ocorre, ainda não se sabe.

O isolamento reprodutivo pode ser pré-zigótico ou pós-zigótico.

Mas o que ocorre quando populações alopátricas apresentam apenas um isolamento reprodutivo parcial em uma simpatria secundária? Ou quando populações simpátricas desenvolveram um isolamento reprodutivo parcial, como no caso das vespas? Quanto fluxo gênico entre as diferentes populações, ou raças, irá para o processo de especiação? Sob que condições o isolamento reprodutivo será completo e quando ele irá ser quebrado?

O que acontece no contato secundário? Quando o isolamento reprodutivo será completo?

Aspectos moleculares do isolamento reprodutivo

A recombinação genética provoca a troca de informações entre as linhagens, e a quantidade da mesma determina a extensão do isolamento genético. A recombinação entre as enterobactérias depende de suas diferenças quanto às seqüências de DNA (Vulic *et al.* 1997). Quanto mais genomas diversos na seqüência, menos provável são suas recombinações. Mais precisamente, a recombinação genética parece requerer um número suficiente de blocos de seqüências idênticas nos dois parceiros sexuais, e estes blocos devem ser grandes o bastante para permitir a

Nas bactérias e nas leveduras, a divergência de seqüências é a base para o isolamento genético.

recombinação. A extensão do isolamento genético aumenta exponencialmente com o aumento da divergência de seqüências. Assim, nas bactérias, a divergência de seqüências oferece uma base estrutural para o isolamento genético. Resultados similares foram encontrados em leveduras, as quais têm um ciclo de vida sexual simples, com meiose, e alguns dados sobre a recombinação em camundongos também apontam para esta direção. Portanto, a divergência de seqüências pode ser a barreira generalizada para a recombinação que caracteriza a especiação completa.

Reforço

O reforço secundário do isolamento reprodutivo em zonas híbridas é problemático.

Já que o isolamento pós-zigótico tem custos altos – os cruzamentos são estéreis ou perdidos e os descendentes híbridos têm pouca viabilidade – Dobzhansky pensou que os mecanismos deveriam ser selecionados para a conversão do isolamento pós-zigótico em pré-zigótico. Este processo é conhecido como **reforço secundário**. O reforço é particularmente relevante em zonas híbridas, nas quais a progênie híbrida geralmente apresenta pouco desempenho. Aqui os mecanismos de reforço podem ajudar a manter separadas as espécies, enquanto a hibridização destrói a distinção entre elas. Embora o reforço pareça plausível em um primeiro momento, muitos especialistas duvidam que ela tenha um papel importante. Um problema é que a progênie híbrida pode parecer-se com um dos tipos parentais, de forma que, em poucas gerações, uma gama de tipos híbridos será formada, alguns dos descendentes muito semelhantes a um dos tipos parentais, e outros, similares ao segundo tipo. Então, a hibridização entre os dois tipos parentais será rara, já que eles estarão separados pela zona híbrida, e o reforço será muito fraco. Voltamos ao papel do reforço mais adiante, quando discutimos evidências experimentais sobre a especiação.

O papel da seleção sexual

A seleção sexual pode causar o isolamento reprodutivo pré-zigótico.

Dois casos espetaculares e bem investigados sobre a especiação rápida sugerem um papel importante para a seleção sexual na causa do isolamento reprodutivo pré-zigótico.

As radiações de *Drosophila* no Havaí ...

A especiação em drosófilas, no arquipélago havaiano, foi estudada desde 1960 por Carson, Kaneshiro e seus associados. Cerca de 800 espécies são endêmicas destas ilhas (comparadas às cerca de 2.000 espécies no resto do mundo). A especiação entre as *Drosophila* havaianas provavelmente seguiu um curso similar ao dos tentilhões de Darwin nas ilhas Galápagos. Algumas poucas moscas chegaram a uma das ilhas e se dispersaram para outros vales, montanhas e ilhas, com seleção alopátrica diversificadora seguida de simpatria secundária. Os machos das diferentes espécies geralmente são distintos quanto aos padrões de tamanho e das asas, apresentando também modificações incomuns de porções bucais e das pernas. Entretanto, as fêmeas de todas as espécies são bem similares (Figura 11.7). Além disso, espécies próximas apresentam pouca divergência genética nas alozimas ou nas seqüências de DNA.

O que direcionou a especiação nesse grupo e como podemos explicar a rápida diferenciação morfológica dos machos de espécies tão próximas?

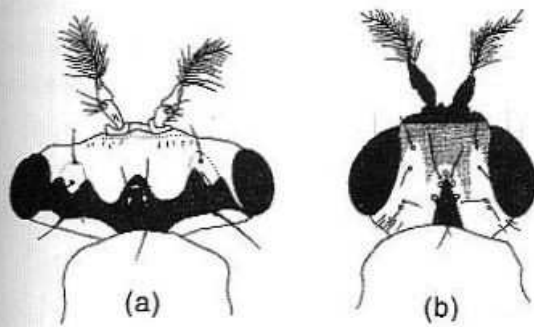


Fig. 11.7 *Drosophila heteroneuta* e *D. silvestris* são espécies simpátricas próximas com ecologias similares, mas com comportamento de corte muito diferente. (a) A cabeça em forma de martelo do macho *D. heteroneuta*; (b) a cabeça do macho *D. silvestris*, a qual lembra as cabeças das fêmeas de ambas as espécies. (De Skelton 1993.)

Kaneshiro acredita que muitos dos marcantes traços morfológicos dos machos são produtos secundários dos genes que controlam o comportamento de corte (Kaneshiro and Boake 1987). Ele sugere que o isolamento reprodutivo pré-zigótico se origina mediante alterações alopátricas do comportamento de corte, possivelmente como um evento aleatório em uma pequena população fundadora e geralmente inicia a especiação em *Drosophila*, precedendo a adaptação a diferentes fontes de alimento e a divergência de outros caracteres.

A especiação explosiva dos peixes do gênero *Haplochromis*, no lago Vitória, na África, é um outro exemplo de seleção sexual direcionando a especiação. O lago contém cerca de 500-1.000 espécies do gênero, as quais evoluíram desde a última glaciação, quando o lago estava completamente seco, talvez há menos de 13.000 anos. Machos de espécies simpátricas próximas sempre diferem quanto à sua cor (vermelho, azul ou amarelo); a variação de coloração intra-específica dos machos ocorre algumas vezes. As fêmeas não possuem cores brilhantes. Seehausen *et al.* (1997) demonstrou que a preferência feminina pela cor dos machos causa isolamento reprodutivo entre espécies simpátricas e entre formas intra-específicas de coloração. Em experimentos de laboratório, as fêmeas de espécies simpátricas vermelhas/azuis pareiam com machos de sua própria espécie sob uma luz contendo todas as cores. Sob luz monocromática, na qual as diferenças de cor são mascaradas, as preferências nos cruzamentos desaparecem. A poluição das águas, causada por humanos, pode ameaçar a diversidade destas espécies. A crescente turbidez incapacita a visibilidade, de forma que, em algumas áreas, as fêmeas não são mais capazes de distinguir entre os machos de sua espécie ou de espécies relacionadas. Já que os híbridos são completamente férteis, a diversidade deve declinar como consequência – embora este efeito sobre a diversidade deste gênero seja pequeno, quando comparado ao das condições de falta de oxigênio.

Como no caso das drosophilas havaianas, a seleção sexual por tipos particulares de machos (aqui machos com cores brilhantes) pode ser o primeiro estágio da especiação. Isso poderia ocorrer em simpatria, dada

...e de peixes no Lago Vitória sugerem que a seleção sexual pode levar à especiação.

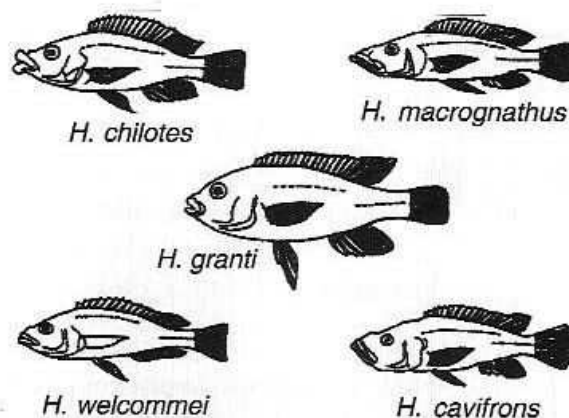


Fig. 11.8 Algumas espécies de *Haplochromis* do lago Vitória, ilustrando a evolução rápida da diversidade morfológica. Cerca de 1.000 espécies podem ter evoluído no local em apenas 12.000 anos. (De Greenwood 1974.)

alguma heterogeneidade espacial. Por exemplo, a profundidade afeta a percepção das cores, e novas preferências podem se estabilizar em uma população que se mantenha por tempo suficiente em uma profundidade diferenciada do lago. No primeiro estágio da especiação, muitas espécies incipientes podem coexistir, separadas pela preferência na escolha de parceiros. O segundo estágio da especiação deste gênero de peixes é a seleção diversificadora sobre os hábitos alimentares e outras especializações. A diferenciação resultante pode ser rápida, pois o aparato mandibular destes animais consiste de um grande número de elementos ósseos, os quais permitem modificações independentes (veja a Figura 11.8). Na realidade, as espécies no lago apresentam hábitos alimentares extremamente diversificados, especializando-se nas escamas dos peixes, nos ovos e nas larvas, no fitoplâncton e em insetos.

A EVIDÊNCIA EXPERIMENTAL

Um fluxo gênico diferente de zero (simpatria) em combinação com a seleção divergente pode produzir o isolamento reprodutivo.

É geralmente impossível reconstruir os processos de especiação que criaram as espécies viventes atualmente. Embora muitas evidências apontem para a especiação simpátrica, como podemos ter certeza de que nunca houve um estágio alopátrico? Por esta razão, experimentos criados para replicar parte do processo de especiação, sob condições laboratoriais controladas, ajudam a obter informações acerca da viabilidade e da importância relativa dos vários aspectos da especiação. Quando Rice e Hostert (1993) revisaram os resultados dos experimentos sobre a especiação, chegaram a duas conclusões importantes:

1. O isolamento geográfico completo (alopatria) não é necessário para a produção do isolamento reprodutivo: o fluxo gênico (simpatria) diminuído, diferente de zero, em combinação com a seleção divergente também pode produzir o isolamento reprodutivo

Muitos experimentos (a maioria com *Drosófila*) confirmam que a seleção divergente, aplicada a populações alopátricas, pode produzir iso-

lamente reprodutivo pré e pós-zigótico como um produto secundário. O isolamento reprodutivo é provavelmente causado por efeitos pleiotrópicos de genes selecionados durante a adaptação a diferentes condições ambientais, utilizadas nos experimentos. Quando o isolamento pós-zigótico foi observado, o mesmo pareceu dependente do ambiente. Só raramente o isolamento pós-zigótico incondicional evoluiu.

Entretanto, há fortes suportes experimentais para a evolução do isolamento reprodutivo entre populações simpátricas conectadas pelo fluxo gênico, dado que a seleção divergente seja forte relativamente ao fluxo gênico. A evolução do isolamento reprodutivo em simpatria foi particularmente bem-sucedida quando a seleção divergente foi aplicada sobre diversos caracteres simultaneamente.

2. O reforço provavelmente não é importante na geração do isolamento pré-zigótico

O isolamento pré-zigótico entre um par de espécies próximas é geralmente mais forte quando os indivíduos testados vêm de uma área na qual elas são simpátricas. Isso foi confirmado para espécies de *Drosophila* por Coyne e Orr (1989); o padrão também foi observado em outras espécies, incluindo peixes e sapos. Estas observações são consistentes com a idéia de que o isolamento pré-zigótico evoluiu para prevenir a produção de híbridos com baixo desempenho (reforço), mas elas não a provam. Uma explicação alternativa é “deslocamento reprodutivo de traço”, o qual assume que a especiação já estava completa quando a espécie teve o contato secundário, mas que os mecanismos de isolamento pré-zigótico divergiram em simpatria secundária simplesmente para reduzir a quantidade de tempo gasta na corte de parceiros que já estavam isolados. O reforço, em contraste, pressupõe a continuidade do fluxo gênico, enquanto o isolamento pré-zigótico evolui. De muitos experimentos criados para demonstrar o reforço, somente um ou dois foram bem-sucedidos. A grande maioria falhou. Assim, a importância do reforço na produção do isolamento pré-zigótico ainda é duvidosa.

O reforço pode não acontecer muito frequentemente.

SUMÁRIO

Este capítulo discute a definição de espécie e como as espécies se originam.

- Diversos conceitos de espécie foram desenvolvidos. O conceito biológico de espécie, o qual agrupa os organismos com base na infertilidade, tem sido o mais influente. Conceitos de espécie são problemáticos, já que nenhum deles engloba todos os organismos.
- A especiação é caracterizada pela separação genética e pela diferenciação morfológica. Estes processos podem interagir para aumentar os efeitos uns dos outros.
- Diversos cenários foram propostos como o início da especiação.

- Alguns acreditam que a especiação alopátrica entre populações que são fisicamente separadas é a regra e que a especiação simpátrica entre as populações conectadas pelo fluxo gênico é uma exceção.
- Aqueles que acreditam que a especiação simpátrica não precisa ser rara se baseiam em resultados de experimentos que imitam os processos de especiação no laboratório.
- Também controversa é a significância do reforço, ou da seleção pela prevenção do inter cruzamento entre duas populações que produzem híbridos de baixa viabilidade. O reforço encontrou objeções teóricas e não é sustentado pelos resultados dos experimentos criados para demonstrá-lo.
- Evidências de duas especiações espetaculares – moscas das frutas havaianas e peixes do lago Vitória – sugerem que a seleção sexual tem um papel importante na criação do isolamento reprodutivo.

A especiação produz ramos nas árvores filogenéticas. Como podemos inferir sobre os padrões de ramificação nestas árvores, os padrões que documentam as relações entre as espécies, é discutido no próximo capítulo.

LEITURA RECOMENDADA

- Howard, D. J. and Berlocher, S. H.** (ed.) (1998). *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Oxford.
- Mayr, E.** (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Otte, D. and Endler, J.** (ed) (1989). *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

QUESTÕES

- 11.1 Há exemplos bem estudados de “meias” especiações na forma de populações parcialmente isoladas reprodutivamente e casos de especiação completa demonstrada por espécies irmãs, mas poucos exemplos documentados de processos completos de especiação. O que é necessário para demonstrar a especiação e por que isso é aparentemente tão difícil?
- 11.2 Os principais processos envolvidos na especiação são a separação genética e a diferenciação fenotípica. Liste causas plausíveis para ambos os processos.
- 11.3 O seguinte tipo de experimento foi utilizado para sustentar o modelo de reforço para a especiação. Números iguais de machos e de fêmeas virgens foram coletados de duas linhagens de *Drosophila* e misturados, permitindo os cruzamentos. Marcadores genéticos permitiram a classificação dos descendentes em homotípicos ou heterotípicos. Somente os machos e as fêmeas dos cruzamentos