

BIB-124 – Diversidade e evolução dos organismos fotossintetizantes

Considerações gerais sobre ADAPTACIONISMO na EVOLUÇÃO

A ampla maioria dos biólogos assume uma visão adaptacionista da evolução, muitos de maneira extremada. Os estudos evolutivos e muitos estudos funcionais costumam interpretar todos aspectos da biodiversidade em termos adaptativos. O programa adaptacionista assume a seleção natural como processo tão forte (e com tão poucas restrições a ele), que a produção direta de adaptação por meio de seleção natural torna-se a causa primária de quase toda forma e função orgânicas, assim como do comportamento biológico.

Porém deve-se lembrar o que é bem visto em *Genética de Populações*: **não apenas a adaptação pode explicar a evolução. A seleção natural é apenas uma das forças evolucionárias primárias, destacando-se a deriva genética e as mutações.**

Desde o estabelecimento das bases da Teoria Neutra da Evolução por Kimura (1969), tornou-se possível explicar parte dos fenômenos evolutivos de forma menos finalista e certamente mais realista.

Um **artigo seminal** nessa discussão fica como sugestão inicial para leitura:

Gould, S.J. & Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-599.

Esses autores defenderam de modo contundente que **não se deve confundir função com adaptação**. As observações funcionais podem nem sempre ter explicação adaptativa – a constatação da forma (e função) não comprova um “propósito”. Em segundo lugar, eles criticaram o programa adaptacionista por tratar todo caráter como adaptativo e assim buscar suas adaptações, sem tentar falsear essa hipótese, rejeitando-a em favor de outras alternativas possíveis.

Eles utilizaram a complexidade das "arandelas" do esplêndido teto da Catedral de San Marco em Veneza, para mostrar a necessidade de analisar a arquitetura geral e não apenas parte dela, ou seja, demonstraram que nas hipótese evolutivas não se deve buscar o papel funcional de cada atributo pontual, e sim analisar sempre a arquitetura global dos organismos. **A seleção natural age sobre os organismos como constituintes de populações no tempo, ela não atua diretamente sobre cada atributo genotípico e fenotípico (estrutural ou fisiológico) de cada organismo.** Assim, ao se analisar por exemplo a plasticidade fenotípica de um dado grupo de organismos e as suas várias formas (fenótipos) bem relacionadas a variáveis ambientais, não se deve usar o termo “adaptação”, nem tentar explicá-las diretamente com “narrativas históricas sobre adaptação pretérita”. Além disso, numerosos caracteres presentes nos organismos parecem estar sendo mantidos por mera “inércia evolutiva”, isto é, sendo “arrastados” ao longo da história da linhagem por estarem presentes nos ancestrais (e talvez relacionados direta ou indiretamente a genes codificantes importantes); não se conhece uma função óbvia desses caracteres e provavelmente eles não são “adaptativos”.

Esse texto de Gould e Lewontin causou enorme impacto na Biologia Evolutiva, tornou-se um “clássico” e foi publicado novamente como um capítulo

do excelente livro editado por Sober, E. 2006. *Conceptual issues in Evolutionary Biology*. Ed. 3. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge - **PDF disponibilizado no Moodle**.

O tema Adaptação também foi ampla e criteriosamente abordado nos capítulos do livro de Rose, M.R. & Lauder, G.V. (eds.) 1996. *Adaptation*. Academic Press, New York. - **PDF do capítulo 6 (de Larson & Losos) disponibilizado no Moodle**. Hipóteses de adaptação e seus testes são fundamentalmente de natureza comparativa. **Propor que um caráter particular seja adaptativo implica que ele confira uma vantagem que promove a sobrevivência ou sucesso reprodutivo de seus portadores com relação a organismos carentes daquele atributo. Assim, o caráter deve ser comparado especificamente a condições filogeneticamente antecedentes que ocorrem como variantes alternativas dentro das populações ou em linhagens próximas. A adaptação é uma hipótese significativa somente quando existirem explicações alternativas possíveis para a origem evolutiva e manutenção dos caracteres dos organismos e sua variação.** Larson & Losos enfatizam essa necessidade do uso do método dedutivo e a importância de hipóteses alternativas explícitas, pois o uso pouco rigoroso de explicações adaptativas prejudica as pesquisas em evolução.

Mais recentemente, surgiram trabalhos com uma atualização dessa abordagem conceitual, necessária devido aos **avanços na área de genômica**. Aqui destacamos dois:

Nielsen, R. 2009. Adaptionism – 30 years after Gould and Lewontin. *Evolution* 63: 2487-2490. - **PDF disponibilizado no Moodle**

Esse autor defende que mesmo diante da presença de dados funcionais e evidência de seleção baseada em sequências de DNA, é difícil elaborar argumentos fortes em favor de adaptação, sem possibilidade de rejeitá-la.

Um exemplo do gene que codifica a produção da enzima *Lactase* em humanos é avaliado por Nielsen como um caso em que “mesmo o neutralista mais cético deve ser convencido ante a robusta evidência a favor de seleção baseada em frequência de alelos, estruturação de haplótipos, e níveis de diferenciação em populações”. Todavia, ficamos normalmente fascinados diante da vasta maioria dos atributos dos organismos sobre os quais não dispomos de tão ampla fonte de evidências, nem de uma base estatística tão consistente como no caso do gene da lactase em humanos.

Lynch, M. 2007. The frailty of adaptive hypotheses for the origin of organismal complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, suppl. 1: 8597-8604. - **PDF disponibilizado no Moodle**

Esse autor defende que **as hipóteses adaptacionistas são “uma visão estreita da evolução que se tornou insustentável à luz das observações recentes advindas do sequenciamento de genomas e da teoria da genética de populações”**. Ele destaca que numerosos aspectos da arquitetura genômica, da estrutura gênica, e das etapas de desenvolvimento orgânico são difíceis de explicar sem invocar as **forças não-adaptativas da deriva genética e da mutação**. Além disso, há crescentes evidências de que atributos biológicos como complexidade e modularidade podem ser meros produtos indiretos de processos operando em níveis inferiores de organização, demonstrados em

experimentos sobre expressão gênica ou sobre controle genético do desenvolvimento. Ele revisa nove ideias que denomina “mitos” em biologia evolutiva e os contrapõe com evidências robustas. Alguns aspectos da evolução de arquitetura gênica e genômica que são melhor explicados por forças evolutivas não-adaptativas são: 1) a restrição de cromossomos sexuais a linhagens multicelulares; 2) origem de regiões modulares regulatórias em genes de eucariotos; 3) número de genes: preservação de genes duplicados por mutações degenerativas (subfuncionalização); 4) proliferação de íntrons em linhagens de espécies multicelulares. Assim, as origens de muitos aspectos da diversidade biológica, desde o nível de estrutura gênica até novidades ao nível fenotípico, estão embasadas em processos não-adaptativos, com o ambiente de genética de populações impondo forte direcionalidade nos caminhos que estão abertos à exploração evolucionária. **As variações nos genes e as mutações ocorrem de modo estocástico nas populações ao longo do tempo (“sorteio de linhagens”), e o tamanho relativo destas populações, associado a sua extensão geográfica (restrita ou ampla, contínua ou descontínua) e ao grau de fluxo gênico (intenso a restrito ou ausente) entre populações próximas e mais distantes levam à existência tanto de espécies com padrão de estruturação genética forte ou até sem estruturação, com múltiplos ou poucos haplótipos, e estes coexistindo nas mesma área ou em áreas próximas ou já alocados em áreas bem disjuntas (aqui estruturação genética geográfica, evidenciando possível processo de especiação em curso).** O “sorteio de linhagens” e esses variados padrões genéticos intra- e interpopulacionais é que impõem uma “direcionalidade evolucionária” na história das linhagens e espécies, mais que a seleção natural.

Esse mesmo autor, em um artigo de 2014, apontou que também na biologia celular, há evidências de que varia muito o grau em que a seleção, os processos efetivamente neutros, contingências históricas, e/ou as limitações nos níveis químicos e biofísicos determinam padrões de variação em atributos intracelulares.

No contexto da disciplina BIB 124, abordaremos oportunamente alguns exemplos onde essas ideias e explicações são relevantes. Por ora, podemos destacar como **exemplos**:

1) o possível papel do fenômeno de **heterocronia** (ou neotenia segundo alguns autores) no surgimento de novidades evolutivas estruturais, sem necessariamente invocar possível “vantagem adaptativa” do novo fenótipo; um evento heterocrônico ocorre como um descompasso nos tempos relativos de desenvolvimento e maturação de partes diferentes de um mesmo órgão ou estrutura. Por exemplo, esporângios com esporos maduros antes do completo desenvolvimento e expansão da folha (esporofilo) que os sustenta resulta apenas em redução da área de tecido foliar em torno dos esporângios, sem prejuízo ou vantagem funcional; e caso esse caráter seja fixado num determinado ramo de uma linhagem em processo de diversificação, poderá constituir um atributo diferencial útil no reconhecimento de novas espécies ou novos gêneros, sem que seja adaptativo. Em contraste para fim didático, alteração genética provocando evento de heterocronia onde o megasporângio tornou-se provido de megásporo maduro e germinado **antes** que se completasse o desenvolvimento e expansão da folha que o sustentava, poderia ter propiciado o estabelecimento bem sucedido desses **mutantes heterocrônicos** e levado ao surgimento das primeiras linhagens com

sementes, que nesse caso teria constituído vantagem seletiva por aumentar a proteção ao embrião em ambientes com condições severas). Estima-se que o aparecimento de formas de vida vegetal extremas como parasitas e saprófitas possa ter iniciado com mutantes heterocrônicos que floresciam antes de ter completado o desenvolvimento pleno dos órgãos e tecidos clorofilianos.

2) a **inércia evolutiva** expressa na manutenção em organismos atuais de diversos caracteres ou estados de caracteres não claramente funcionais, simplesmente porque já estavam presentes nos seus ancestrais. Por exemplo, a lígula reduzida existente na face adaxial dos esporofilos do clado (Selaginellaceae-Isoetaceae), não tem qualquer função evidente, embora seja atributo taxonomicamente relevante para distinguir esse grupo monofilético (muito bem sustentado por dados moleculares), de Lycopodiaceae, que é a terceira família vivente da linhagem das Licófitas. Do mesmo modo, a presença de estames com anteras estéreis em flores funcionalmente femininas de muitas angiospermas dioicas (i.e., com indivíduos de sexos separados) é frequentemente vista como manutenção de uma estrutura (atualmente não mais funcional) que estava presente nos ancestrais bissexuados da espécie ou gênero (i.e., consequência de inércia evolutiva). Exemplos adicionais são múltiplos atributos de “ornamentação” da superfície de muitos órgãos das plantas, vistos no aspecto macroscópico até com microscopia eletrônica, muitos sem função detectável, embora possam ter “sinal filogenético”, i.e. constituir marcadores morfológicos de grupos (sinapomorfias) sustentando o grupo, muitas vezes práticos para emprego em chaves de identificação e para a distinção taxonômica.

3) o tamanho de genoma enorme (medido como a quantidade total de DNA da célula) é bem conhecido em várias linhagens de plantas terrestres, e não está diretamente ligado a maior número de cromossomos ou de genes, mas sim a uma **maciça presença de elementos de transposição, os quais não têm função evidenciada**. Acredita-se atualmente que a vasta maioria das angiospermas seja de origem poliploide; é óbvio que a presença de genes em duas ou mais cópias favoreça eventos de neofuncionalização gênica que podem gerar novidades fenotípicas sobre as quais a seleção natural irá atuar; porém, a condição poliploide permite também que muitas mutações expressando atributos sem valor adaptativo ou até degenerativas possam permanecer ao longo da história da linhagem. Em muitos grupos de angiospermas foi documentado que ocorreu forte redução da quantidade dos elementos de transposição no genoma e o próprio volume e tamanho das células concomitantemente se reduziu em proporção; especula-se que aparentemente essa redução da quantidade de elementos de transposição poderia trazer benefícios para o metabolismo celular.

Para complementar, uma excelente revisão dos avanços no conhecimento sobre os processos de controle genético do desenvolvimento de plantas (linha de pesquisa denominada **Evo-Devo** ou **Evodevótica**) foi elaborada no livro seguinte:

Minelli, A. 2018. *Plant Evolutionary Developmental Biology. The evolvability of the phenotype*. Cambridge University Press.

Boa leitura e boa reflexão!
Prof. José R. Pirani