

Seleção Natural 1: conceito e modelos

AULA

13

Meta da aula

Definir seleção natural e apresentar os modelos com um e dois locos e suas consequências evolutivas.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Definir Seleção Natural.
- Avaliar as consequências evolutivas dos modelos apresentados.

Pré-requisitos

Antes de começar a ler esta aula, é importante que você reveja a Aula 5 (Seleção natural) da disciplina Diversidade dos seres vivos, e também a Aula 9 (Ação da seleção natural) dos Grandes temas em biologia. É interessante, também, uma revisão do item Qual o mecanismo? da terceira aula de Evolução (Histórico do estudo da Evolução).

INTRODUÇÃO

Passando pela pentacampeã seleção brasileira de futebol (Lembra? Aula 5, da disciplina Diversidade dos Seres Vivos) e pelos efeitos de uma mutação letal em um gene recessivo (você fez todos os cálculos propostos na Aula 9, dos Grandes temas em Biologia?), você deve estar se perguntando: o que ainda tenho para aprender sobre a “bendita” (somos otimistas e acreditamos que ela não é maldita para você) seleção natural? Pois bem, saiba que ensinar pode ser uma missão impossível, mas aprender é aquilo que fazemos enquanto estamos vivos. Então, vamos começar com a definição de Seleção Natural.

SELEÇÃO NATURAL, A DEFINIÇÃO

Se você se recordar da **Figura 3.7** da aula sobre o Histórico do estudo da Evolução (Aula 3), você já deve saber que a melhor definição de seleção natural é mortalidade diferencial. Se considera essa perspectiva da seleção natural muito amarga, pode enunciar a definição de uma outra forma: seleção natural é sobrevivência diferencial. A seleção natural não é um agente ativo, nem uma entidade dotada de mente ou vontade. A seleção natural é uma avaliação estatística da diferença de sobrevivência (ou mortalidade) de organismos que são diferentes em uma ou mais características. A seleção natural não causa a sobrevivência diferencial, ela é a sobrevivência diferencial, ponto, nada mais que isso.

Tal sobrevivência diferencial é que determina um processo de descendência com modificação. Esse é o argumento central da teoria das mudanças evolutivas de Darwin, o longo argumento, com o qual ele escreveu todo o seu livro; ele mesmo afirma no Capítulo 14 (Recapitulação e Conclusões) de *A origem das espécies* (1859, p. 375) que “As this whole volume is one long argument... the theory of descent with modification through natural selection... I have endeavored to give to them their full force” (Numa tradução livre: “Este livro inteiro constitui apenas um argumento... a teoria da descendência com modificação guiada pela seleção natural... eu tentei dar a ele (o argumento) o máximo de evidências”). Num longo período de tempo, este processo leva à especiação.

A seleção natural, em princípio, pode atuar em qualquer nível dos organismos. É possível pensar na seleção natural atuando sobre genes individuais, conjuntos organizados de genes, indivíduos, populações ou mesmo espécies. Contudo, se assume, geralmente, que a unidade de seleção natural é o indivíduo. A sobrevivência diferencial se deve, então, às diferenças de fenótipo, determinadas, geralmente, por diferenças em um ou mais locos gênicos.

Muitas vezes, encontramos o conceito de seleção natural associado a metáforas como: “luta pela sobrevivência”, “a sobrevivência do mais forte” etc. O próprio Darwin utilizou muitas dessas metáforas ao longo do seu livro *A origem das espécies*; contudo, é importante manter a precisão e a simplicidade do conceito de seleção natural. De outro modo, estaremos nos distanciando de seu sentido evolutivo estrito e, conseqüentemente, correndo o risco de nos envolver em discussões vazias como aquelas que interpretam a seleção natural como uma força insensível e violenta, conduzindo o mundo vivo para destruição, ou como uma força criativa e sensível, levando os seres vivos ao progresso e ao bem-estar. Em ambos os casos, estamos acoplando à seleção natural julgamentos de valores; ou seja, estamos fazendo com que ela se aproxime da nossa forma de ver o mundo e lidar com ele: estamos antropomorfizando um processo natural.

Definida essa seleção, vamos lembrar como ela opera em um loco com dois alelos. Este é o modelo mais simples para entendermos a ação da seleção natural modificando as características de uma população, isto é, alterando suas freqüências gênicas.

MODELO COM UM LOCO, O RETORNO

Lembra-se da Tabela 1 da Aula 9 (Ação da seleção natural) dos Grandes Temas em Biologia? Ali está representada a redução da freqüência gênica de um alelo recessivo letal ao longo de duas gerações. Com o auxílio das informações contidas naquela tabela, tente realizar a atividade proposta a seguir.



ATIVIDADE 1

Complete a tabela a seguir com as freqüências do gene letal recessivo ($a = q$) em cada uma das nove gerações. Calcule, também, a diferença das freqüências entre as gerações (Δq).

Tabela 13.1: Freqüências [$f(q)$] e diferenças de freqüências de um gene letal recessivo em nove gerações

Gerações	F(q)	Δq
0	0,500	X
1	0,335	0,165
2	0,250	0,084
3		
4		
5		
6		
7		
8		
9		

RESPOSTA

Gerações	F(q)	Δq
0	0,500	X
1	0,335	0,165
2	0,250	0,084
3	0,199	0,051
4	0,166	0,033
5	0,142	0,024
6	0,124	0,018
7	0,110	0,014
8	0,099	0,011
9	0,090	0,009

COMENTÁRIO

A seleção natural agindo neste caso é extrema: todos os indivíduos homozigotos morrem! A consequência imediata de um processo como esse é a redução gradual da freqüência do alelo selecionado. No entanto, depois de nove gerações, o alelo permanece na população, mesmo com tamanha intensidade de força de seleção natural contra ele.

Observe, agora, os valores de Δq obtidos (a alteração da frequência do alelo selecionado por geração). Note que esses valores também decrescem, do mesmo modo que a frequência de q . Qual o motivo para isso ocorrer? A resposta é simples e vem sendo discutida desde o começo desta disciplina: o material da Evolução é a variação! Quanto menor a frequência de q , menos variação disponível existe para que o processo evolutivo ocorra; desse modo, mesmo mantendo a pressão de seleção natural constante, a frequência do alelo se altera mais lentamente, evidenciando que a seleção não é tão efetiva.

Uma vez que conhecemos as frequências gênicas do alelo letal recessivo ($a = q$), sabemos, também, a frequência do alelo dominante ($p = 1 - q$). Dessa forma, é possível calcular as frequências genotípicas esperadas em todas essas nove gerações (Aulas 5 a 7 desta disciplina), como mostrado na **Tabela 13.2** a seguir.

Tabela 13.2 : Frequências genotípicas esperadas em nove gerações

Gerações	AA	Aa	aa	Total
0	0,2500	0,5000	0,2500	1
1	0,4422	0,4456	0,1122	1
2	0,5625	0,3750	0,0625	1
3	0,6416	0,3188	0,0396	1
4	0,6956	0,2769	0,0276	1
5	0,7362	0,2437	0,0202	1
6	0,7674	0,2172	0,0154	1
7	0,7921	0,1958	0,0121	1
8	0,8118	0,1784	0,0098	1
9	0,8281	0,1638	0,0081	1

Até aí nenhuma novidade, não é mesmo? Mas, agora, nós conhecemos as frequências genotípicas esperadas antes e depois da ocorrência da seleção ao longo de nove gerações. E daí? Você deve estar se perguntando. A resposta é que, com tais frequências, é possível calcular os valores adaptativos (\bar{W}) dos genótipos envolvidos nesse processo. Para tanto, basta calcular o valor relativo de sobrevivência de cada genótipo, dividindo as frequências genotípicas esperadas antes da seleção por aquelas esperadas depois da seleção. Dessa forma:

$$W_{AA} = 0,4422/0,2500 = 1,7689; W_{Aa} = 0,4456/0,5000 = 0,8911;$$

$$W_{aa} = 0,1122/0,2500 = 0,4489.$$

Esses valores representam medidas da capacidade de os diferentes genótipos contribuírem com genes para as próximas gerações. Contudo, valores adaptativos devem ser medidas relativas; ou seja, devem indicar a contribuição relativa de um genótipo em relação aos demais. Por conta disso, geralmente, convertemos os valores adaptativos em valores adaptativos relativos, que nada mais são do que uma ponderação de todos os valores adaptativos pelo valor adaptativo do genótipo mais favorecido. No nosso caso, dividimos todos os demais valores por 1,7689 (W_{AA}), obtendo, então,

$$W_{AA} = 1,7689/1,7689 = 1; W_{Aa} = 0,8911/1,7689 = 0,5038;$$

$$W_{aa} = 0,4489/1,7689 = 0,2538.$$

Como você pode verificar, neste caso o maior valor adaptativo relativo de um genótipo é 1. Valores adaptativos relativos menores que 1 indicam a ação da seleção natural, o que nos permite calcular, também, o coeficiente de seleção (s) associado a cada genótipo; assim,

$$\text{Se } W = 1 - s, \text{ então, } s = 1 - W.$$

No nosso caso:

$$s_{AA} = 1 - 1 = 0; \quad s_{Aa} = 1 - 0,5038 = 0,4962; \quad s_{aa} = 1 - 0,2538 = 0,7462.$$

Podemos agora construir a **Tabela 13.3** com os valores adaptativos de cada genótipo em cada uma das nove gerações. Mas cuidado! Não confunda as coisas; lembre-se de que estamos falando de um gene recessivo letal; logo, os valores associados ao genótipo “aa” são valores teóricos esperados, calculados a partir das frequências gênicas!

Tabela 13.3: Valores adaptativos relativos para cada um dos genótipos ao longo das nove gerações

Gerações	W_{AA}	W_{Aa}	W_{aa}
1	1	0,5038	0,2538
2	1	0,6617	0,4378
3	1	0,7453	0,5555
4	1	0,8012	0,6419
5	1	0,8315	0,6914
6	1	0,8553	0,7315
7	1	0,8731	0,7624
8	1	0,8890	0,7903
9	1	0,9001	0,8102

Voltando ao nosso interesse inicial, que é o efeito da seleção natural sobre as frequências gênicas de uma população, podemos estabelecer o seguinte modelo geral de efeito da seleção natural sobre um loco:

Genótipo	AA	Aa	Aa	Total
Frequência antes da seleção	p^2	$2pq$	q^2	1
Valor adaptativo	W_{AA}	W_{Aa}	W_{aa}	-
Contribuição proporcional de cada genótipo	p^2W_{AA}	$2pqW_{Aa}$	q^2W_{aa}	$W_{Médio}$
Frequência após uma geração de seleção	$\frac{p^2W_{AA}}{W_{Médio}}$	$\frac{2pqW_{Aa}}{W_{Médio}}$	$\frac{q^2W_{aa}}{W_{Médio}}$	1

Perceba, no modelo, um novo valor do qual ainda não tínhamos falado, o valor adaptativo médio da população, que é a soma da contribuição proporcional de cada genótipo naquela geração ($W_{médio} = p^2W_{AA} + 2pqW_{Aa} + q^2W_{aa}$). Com o auxílio das informações contidas nas Tabelas 13.1 e 13.3, tente realizar a atividade proposta a seguir.

ATIVIDADE 2



Complete a tabela a seguir com o valor adaptativo médio da população em cada uma das nove gerações.

Tabela 13.4 : Valor adaptativo médio da população em cada uma das nove gerações de seleção natural

Gerações	$W_{Médio}$
1	0,5653
2	0,7862
3	
4	
5	0,9448
6	
7	
8	
9	0,9803

RESPOSTA

Gerações	WMédio
1	0,5653
2	0,7862
3	0,8767
4	0,9224
5	0,9448
6	0,9593
7	0,9688
8	0,9757
9	0,9803

COMENTÁRIO

Na primeira atividade, você verificou a redução gradual da frequência do alelo $q = a$ pela ação da seleção natural. Nesta atividade, você demonstrou que, ao longo das gerações, a seleção natural aumenta o valor adaptativo médio da população.

Note que, à medida que os genótipos menos adaptados vão sendo retirados da população, ocorre um aumento do valor adaptativo médio da população em direção ao valor máximo, que é 1. Esse processo de maximização do valor adaptativo médio da população é que origina o processo de adaptação, que estaremos estudando com mais detalhes na Aula 18 desta disciplina.

O processo de seleção pode ser representado, também, por um gráfico, no qual o comportamento do valor adaptativo médio da população é observado em função das frequências alélicas. Neste caso, em vez de usarmos um modelo algébrico para entender as consequências evolutivas da seleção natural, como fizemos até aqui, estaremos usando um modelo gráfico conhecido como superfície adaptativa. Nesses modelos gráficos, o aumento do valor adaptativo médio da população é representado pela elevação do “terreno” em um determinado ponto. A extensão da superfície é fornecida por todas as possíveis combinações genotípicas que a população possa ter. Os exemplos mais simples de superfícies adaptativas são bidimensionais e representam um único loco

gênico com dois alelos, ou seja, o modelo mais simples que estivemos estudando. A **Figura 13.1** representa a superfície adaptativa do modelo estudado até agora.

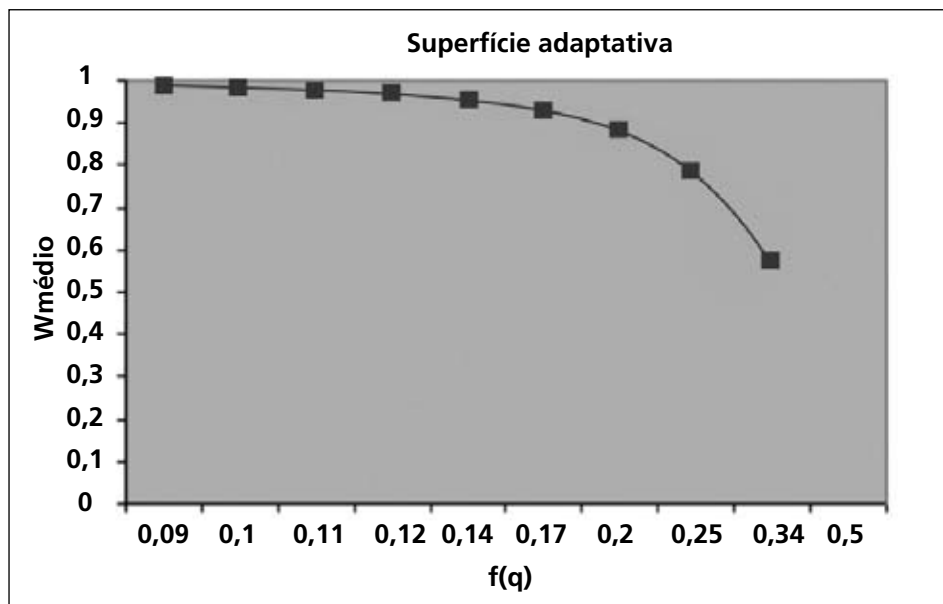


Figura 13.1 : Superfície adaptativa para o exemplo de seleção estudado.

O modelo até agora descrito, um letal recessivo, pode ser menos pronunciado, no caso de letais deletérios (ver Aula 9 dos Grandes Temas em Biologia) ou, ainda, mais extremo, no caso de letais dominantes. Em todos esses casos (alelos letais dominantes ou recessivos, alelos deletérios dominantes ou recessivos), no entanto, há uma perda de variação na população. Casos como esses, em que o valor adaptativo da população aumenta com a eliminação de um dos alelos, segue um modelo de seleção natural direcional. O exemplo mais famoso de seleção natural direcional é o da mariposa *Biston betularia*, na Inglaterra (Ver Aula 8 Evolução – uma teoria criada há 150 anos e ainda atual, nos Grandes Temas em Biologia). Em menos de um século, a forma melânica dessa mariposa aumentou a sua frequência na população de 1% para 90%, o inverso ocorrendo com a forma clara. A sobrevivência diferencial desses fenótipos (ver **Figura 13.2**), ao que tudo indica, estava relacionada à capacidade, da forma melânica, de se camuflar em troncos escurecidos pela fuligem oriunda da atividade industrial, que cresceu muito naquele país no final do século XIX.



Figura 13.2: Os fenótipos claro e melânico da mariposa *Biston betularia*.

AINDA COM UM LOCO

Existem formas de seleção que não resultam na perda de variação; pelo contrário, mantêm um polimorfismo estável na população. Esse tipo de seleção natural é denominado seleção balanceada, sendo sua forma mais simples a vantagem do heterozigoto, também chamada sobredominância. Em tal caso, o heterozigoto é mais adaptado que um ou ambos homozigotos. Sendo assim, ambos os alelos serão mantidos na população pela maior sobrevivência ou reprodução dos indivíduos heterozigotos. Embora os homozigotos sofram seleção, os acasalamentos ao acaso estarão repondo esses genótipos na população a cada geração. O modelo de sobredominância é muito semelhante àquele apresentado para seleção direcional; porém existem, neste caso, dois coeficientes seletivos, que podemos chamar de s e t .

Genótipo	AA	Aa	Aa	Total
Freqüência antes da seleção	p^2	$2pq$	q^2	1
Valor adaptativo	$1-s$	1	$1-t$	-
Contribuição proporcional de cada genótipo	$p^2(1-s)$	$2pq$	$q^2(1-t)$	$W_{\text{Médio}}$

O valor adaptativo médio neste caso é:

$$p^2(1-s) + 2pq + q^2(1-t) = 1 - sp^2 - tq^2.$$

A freqüência gênica, como você já viu nas Aulas 5 a 7 desta disciplina, é calculada como:

$$f(q) = q^2 + pq/p^2 + 2pq + q^2.$$

No nosso caso, a nova freqüência de q é:

$$f(q') = q^2(1-t) + pq/1-sp^2-tq^2.$$

A diferença de freqüência entre as gerações, por sua vez, é:

$$\Delta q = q' - q = [q^2(1-t) + pq/1-sp^2-tq^2] - [q^2 + pq/p^2 + 2pq + q^2] = pq(sp - tq)/1 - sp^2 - tq^2.$$

O Δq pode ser positivo ou negativo, dependendo do sinal de $(sp - tq)$, de modo que q pode aumentar ou diminuir em direção ao equilíbrio. No equilíbrio $\Delta q = 0 = sp - tq$, resolvendo a equação, obtemos:

$$q_{\text{equilíbrio}} = s/(s + t) \text{ e}$$

$$p_{\text{equilíbrio}} = t/(s+t)$$

Muita Álgebra? Ficou preocupado? Não é preciso; o manuseio das fórmulas finais é muito simples. Para que você fique mais tranquilo e seguro, resolva a atividade a seguir.

ATIVIDADE 3



Complete a Tabela 13.5 com as frequências de equilíbrio (p e q) para os coeficientes de seleção s e t oferecidos.

Tabela 13.5 : Coeficientes de seleção s e t e as respectivas frequências de equilíbrio

S	T	$f(q)_{\text{equilíbrio}}$	$f(p)_{\text{equilíbrio}}$
1,0	1,0	0,50	0,50
0,1	0,2	0,33	0,67

RESPOSTA

S	T	$f(q)_{\text{equilíbrio}}$	$f(p)_{\text{equilíbrio}}$
1,0	1,0	0,50	0,50
0,1	0,1	0,50	0,50
0,8	0,8	0,50	0,50
0,5	0,5	0,50	0,50
0,1	0,2	0,33	0,67
0,2	0,4	0,33	0,67
0,3	0,6	0,33	0,67
0,4	0,8	0,33	0,67

COMENTÁRIO

Você deve ter percebido duas coisas. Primeiro, que é muito fácil calcular as frequências de equilíbrio, o que deve ter deixado você mais feliz depois de tanta álgebra. Segundo, que a frequência gênica de equilíbrio ($p_{\text{equilíbrio}} = q_{\text{equilíbrio}}$) é a mesma nos quatro primeiros casos, o mesmo acontecendo para os quatro últimos casos. Você pode concluir, então, que a frequência gênica de equilíbrio é determinada pelos valores relativos de s e t , e não pelos seus valores absolutos.

A **Figura 13.3** representa as superfícies adaptativas para dois exemplos para os quais você acabou de calcular as frequências de equilíbrio.

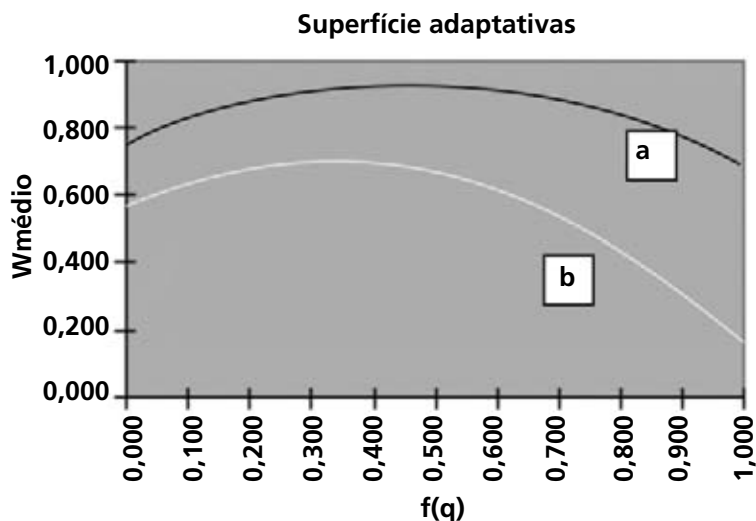


Figura 13.3: Superfícies adaptativas para (a) $s = 0,1$ e $t = 0,2$ e (b) $s = 0,4$ e $t = 0,8$

Como você já deve ter concluído, na Atividade 3 a frequência gênica de equilíbrio é determinada pelos valores relativos de s e t . Dessa forma, na **Figura 13.3** você observa que diferentes valores de s e t apresentam os mesmos picos adaptativos. Contudo, diferentes coeficientes de seleção produzem superfícies adaptativas que variam quanto à sua topologia. Coeficientes de seleção pequenos determinam que a escalada ao pico adaptativo será mais vagarosa. Ao contrário, maiores coeficientes de seleção indicam escaladas mais rápidas, representadas por superfícies mais íngremes.

O exemplo mais famoso de sobredominância talvez seja o da anemia falciforme, uma doença genética humana causada pela presença do alelo Hb^s , que determina, nos portadores, a produção de hemácias em forma de foice, más transportadoras de oxigênio (ver Aula 8 de Genética). Em certas regiões da África, onde a malária é endêmica, os indivíduos homozigotos para o alelo Hb^s sofrem anemia grave e, geralmente, morrem antes da idade reprodutiva. Por outro lado, os indivíduos homozigotos normais são fortemente afetados pela malária, morrendo, também, muito cedo. Os indivíduos heterozigotos para o alelo que determina a anemia falciforme têm uma vantagem, tanto em relação aos indivíduos homozigotos normais, uma vez que são mais resistentes

à malária, quanto em relação aos indivíduos falcêmicos, fortemente afetados pela doença. Deste modo, nestas regiões, o alelo Hb^s é mantido na população por uma seleção em favor do heterozigoto.

MODELO COM DOIS LOCOS

Até agora trabalhamos com modelos de um loco e dois alelos. Tais modelos assumem pressupostos importantes e, geralmente, pouco realistas. Por exemplo, não se levou em consideração, nos casos anteriores, a variação gênica presente nos outros locos; assumimos, dessa forma, que o resto do genoma afetava de maneira igual os três genótipos estudados. Com isso, ignoramos fatores importantes como as interações gênicas (epistasia, pleiotropia) e a possibilidade de desequilíbrio de ligação entre os locos (ambos já estudadas por você na disciplina de Genética). Modelos que levam em conta mais de um loco com dois alelos são muito mais complexos. Ainda pensando nos modelos anteriores, tínhamos apenas três diferentes genótipos; se usarmos, agora, dois locos, com apenas dois alelos cada, o número de genótipos simplesmente sobe para nove, com nove valores adaptativos associados!

Uma situação simples, para a qual um modelo com dois locos pode ser importante, é aquela de um organismo que, em diferentes estágios do desenvolvimento, apresenta diferentes modos de vida: mexilhões, por exemplo. Esses organismos passam a primeira fase da vida no **PLÂNCTON**. Após o primeiro mês, eles se fixam e passam a viver no **BENTOS**. Podemos imaginar um loco responsável pela determinação de diferentes formas de larva com diferente poder de flutuação, que teria um efeito sobre a sobrevivência dos indivíduos na fase planctônica (loco P) e, outro, responsável pelo crescimento rápido do indivíduo, que teria um efeito sobre a ocupação rápida do espaço no costão, afetando a sobrevivência dos indivíduos na fase bentônica (loco B). Assim:

Genótipos para loco P	P_1P_1	P_1P_2	P_2P_2
Chance de sobreviver no primeiro mês	W_1	W_2	W_3
Genótipos para o loco B	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Chance de sobreviver após o primeiro mês	X_1	X_2	X_3

Desse modo, a chance de sobrevivência do organismo estaria na dependência do genótipo que o organismo tivesse em cada um dos dois locos, devido aos diferentes coeficientes de seleção associados a cada um deles. Assim:

PLÂNCTON E BENTOS

Como você já estudou em Elementos de Ecologia e Conservação (ver Aula 22: Estudo de Caso – O Lago Batata), o plâncton é constituído por uma comunidade de organismos aquáticos com poder limitado de locomoção, sendo transportado passivamente pelas correntes ou movimentos d'água; como marés e ondas.

O bentos, por sua vez, é constituído pela comunidade de organismos aquáticos que vive em função de um substrato, seja ele rochoso (bentos de costões rochosos) ou sedimentos não-consolidados (lama, areia etc.).

	P_1P_1	P_1P_2	P_2P_2
B_1B_1	$W_1 \times X_1$	$W_2 \times X_1$	$W_3 \times X_1$
B_1B_2	$W_1 \times X_2$	$W_2 \times X_2$	$W_3 \times X_2$
B_2B_2	$W_1 \times X_3$	$W_2 \times X_3$	$W_3 \times X_3$

A interação entre os valores adaptativos, neste caso, é do tipo multiplicativa; ou seja, o valor adaptativo de cada indivíduo é encontrado pelo produto dos valores adaptativos de cada loco. Isto se dá porque os efeitos de um genótipo são independentes dos efeitos no outro genótipo.

Imagine, agora, uma situação em que os efeitos de um loco não sejam independentes dos efeitos do outro. Por exemplo, duas enzimas operando em três diferentes velocidades de reação na dependência dos seus respectivos genótipos, sendo que o produto de uma funciona como substrato da outra e, obviamente, a sobrevivência do organismo depende da velocidade da reação. Teremos, como no exemplo anterior:

Genótipos para o loco que codifica a enzima A	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
Chance de sobrevivência	W_1	W_2	W_3
Genótipos para o loco que codifica a enzima B	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2
Chance de sobrevivência	X_1	X_2	X_3

Você é capaz de deduzir a chance de sobrevivência dos organismos numa situação como esta? Tente! Resolva a atividade a seguir.

ATIVIDADE 4



Complete a **Tabela 13.6** com a chance de sobrevivência dos organismos na dependência dos seus genótipos em cada um dos dois locos.

Tabela 13.6: Chance de sobrevivência dos organismos em função dos genótipos nos locos A e B

	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
B_1B_1			
B_1B_2			
B_2B_2			

RESPOSTA

	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
B_1B_1	$W_1 + X_1$	$W_2 + X_1$	$W_3 + X_1$
B_1B_2	$W_1 + X_2$	$W_2 + X_2$	$W_3 + X_2$
B_2B_2	$W_1 + X_3$	$W_2 + X_3$	$W_3 + X_3$

COMENTÁRIO

A interação entre os valores adaptativos, neste caso, é do tipo aditiva; ou seja, o valor adaptativo de cada indivíduo é encontrado pela soma dos valores adaptativos de cada loco. Isso se dá porque os efeitos de um genótipo são dependentes dos efeitos no outro genótipo.

Além das interações funcionais que acabamos de estudar, os locos também podem apresentar ligações físicas entre eles. Locos que estão muito próximos nos cromossomos são herdados como unidades únicas, quer dizer, não sofrem segregação independente (ver Aula 5 de Genética: Desvendando a segunda lei); dizemos, então, que tais locos estão em desequilíbrio de ligação. Um dos efeitos imediatos da ligação entre locos é que a seleção que altera a frequência de um alelo em um dos locos pode afetar, diretamente, a frequência de um outro alelo do loco ligado, sem que esse alelo esteja, obrigatoriamente, sob seleção. Esse fenômeno é o que chamamos efeito carona. As consequências do efeito carona podem ser muito importantes. Imagine que observamos uma alteração sistemática na frequência de um alelo qualquer e não conseguimos encontrar uma explicação para esse fato, não conseguimos correlacionar a alteração na frequência gênica com nenhuma força seletiva. Pode ser, simplesmente, que o alelo neste loco esteja atuando como um marcador genético (ver Aula 8 de Evolução) de um alelo em outro loco a ele ligado ou, mesmo, de uma região do cromossomo em que tal loco se encontra. Pode ser uma situação ainda pior encontrar uma correlação espúria, isto é, explicar uma alteração de frequência gênica por seleção natural em um loco quando, de fato, isto não está acontecendo e constitui o resultado de um efeito carona.

O próximo passo seria modelar, a partir dessas interações, as relações entre as frequências gênicas em tais locos ao longo das gerações; contudo, a Álgebra envolvida neste processo é muito trabalhosa e você só precisa saber que o processo é o mesmo que já aplicamos para os modelos com um loco e dois alelos. Mas existe uma outra forma, que não a algébrica, de olhar o problema: você se lembra das superfícies adaptativas? Pois bem, Sewal Wright (ver Aula 4 de Evolução) usou a sua idéia de superfícies adaptativas para pensar a evolução em sistemas mais complexos do que um loco e dois alelos e, portanto, mais realistas.

Wright imaginou uma topografia adaptativa composta das interações entre as múltiplas superfícies adaptativas. Nessa topografia, há múltiplos picos adaptativos, alguns mais altos que os outros, mas todos representando situações de equilíbrio. Entre os picos, existem os vales, situações em que os valores adaptativos médios são baixos. Algumas das diferentes populações de uma espécie estariam ocupando diferentes picos, outras, subindo ou descendo esses diferentes picos. A seleção natural, neste modelo, é a força que guia o processo de subida do pico adaptativo mais próximo. Mudanças no ambiente poderiam alterar toda a topografia adaptativa de uma espécie, de modo que populações que antes ocupavam algum pico adaptativo estivessem agora num vale. Do mesmo modo, alelos novos que chegassem à população, por força de mutação, também poderiam alterar a topografia, uma vez que interferem nas interações gênicas estabelecidas. A **Figura 13.4** representa uma superfície adaptativa com dois picos adaptativos.

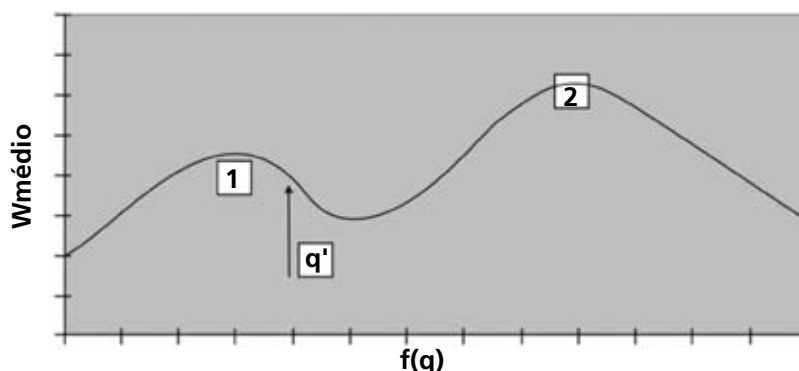


Figura 13.4: Superfície adaptativa com dois picos. A seleção natural guiará a população com frequência q' para o pico mais próximo (pico 1), independentemente do valor adaptativo mais elevado do pico 2.

Uma das questões interessantes nesse modelo é que a seleção natural guia as populações para os picos mais próximos, mesmo que eles não sejam a melhor situação adaptativa da população, ou seja, o pico mais alto que ela poderia alcançar. Contudo, para sair desse pico e alcançar outro, a população teria de atravessar um vale de baixos valores adaptativos; ou seja, por este modelo, a seleção natural teria tendência de manter muitas populações em condições de baixos valores adaptativos médios. A resposta de Sewal Wright para tal questão é a força de deriva genética. Segundo ele, as populações naturais manteriam uma estrutura de um conjunto de pequenas populações ligadas pela migração. Numa situação como esta, a deriva poderia ter um papel relevante.

Já entendeu como? Vamos pensar nisso. Você já viu que a deriva é a oscilação ao acaso das frequências gênicas e que ela é tanto mais eficiente quanto menor o tamanho das populações (Aula 11 de Evolução). No caso de populações estruturadas, a deriva poderia alterar uma frequência gênica de modo a retirar uma população de um pico e colocá-la num vale aos pés de um pico adaptativo mais alto que o anterior. Neste caso, a seleção natural “forçaria” um processo de subida a um pico mais elevado. Do mesmo modo, uma vez que algumas populações tivessem atingido picos mais elevados, a força de migração poderia atuar “puxando” outras populações para esses picos.

Em linhas gerais, estas são as idéias envolvidas no modelo de Sewall Wright, que foi denominado *Shifting Balance Theory* (em Português, seria alguma coisa como Teoria do Equilíbrio Deslizante). Trata-se de um modelo muito influente na teoria evolutiva, uma vez que representa, de maneira extremamente elegante, como deve ocorrer a evolução quando temos interações complexas atuando. Contudo, a teoria do equilíbrio deslizante sofre de um problema grave: ela é muito pouco “matematizável”.

CONCLUSÃO

Qual o desfecho dessa trama? A seleção natural é a reprodução diferencial dos indivíduos numa população. Isto significa dizer que, quando se trata de seleção natural, a mortalidade (ou sobrevivência) dos organismos não ocorre ao acaso. Dessa forma, a seleção natural é uma força evolutiva determinista, ou seja, ela determina uma mudança das frequências gênicas com sentido e direção determinados: um aumento do valor adaptativo médio das populações!

RESUMO

A seleção natural é uma avaliação estatística da diferença de sobrevivência (ou mortalidade) de organismos que apresentam diferenças em uma ou mais características. A consequência imediata de um processo como esse é a redução gradual da frequência do alelo selecionado. Tal processo é tanto menos efetivo quanto menor a frequência do alelo selecionado, uma vez que, com baixas frequências, existe menos variação disponível para que o processo evolutivo ocorra. A segunda consequência do processo de seleção natural é o aumento do valor adaptativo médio da população. A maximização do valor adaptativo médio da população é que origina o processo de adaptação. A representação gráfica do comportamento do valor adaptativo médio da população, em função das frequências alélicas, é o que conhecemos como superfície adaptativa. Nesse modelo gráfico, o aumento do valor adaptativo médio da população é representado pela elevação do "terreno" em um determinado ponto. A extensão da superfície é fornecida por todas as possíveis combinações genotípicas que a população possa ter. Os exemplos mais simples de superfícies adaptativas são bidimensionais e representam um único loco gênico com dois alelos. Contudo, existem também as topografias adaptativas compostas das interações entre as múltiplas superfícies adaptativas. A seleção natural é a força que guia o processo de subida aos picos adaptativos mais próximos. As topografias adaptativas de uma espécie podem ser alteradas por mudanças no ambiente ou por força de mutação, uma vez que novos alelos interferem nas interações gênicas estabelecidas.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Se você pensou que tinha acabado, enganou-se! Na próxima aula, continuaremos conversando sobre seleção natural. Vamos estudar seleção dependente de frequência e seleção sexual. E você, que pensou que já sabia tudo sobre seleção natural, prepare-se, pois a aventura continua!

ATIVIDADES FINAIS

1. Assumindo o mesmo coeficiente de seleção, os alelos mais afetados pela seleção natural, são os dominantes ou os recessivos? Por quê?

RESPOSTA

Os dominantes, porque eles são expressos tanto nos homozigotos, quanto nos heterozigotos.

COMENTÁRIO

Mais uma vez você deve ter percebido como a variação é importante para o processo evolutivo. Neste caso, variação não expressa, de alelos recessivos, é menos afetada pela seleção natural.

2. Se o valor de s , para um determinado genótipo, for 1 ($s = 1$), significa que ele está sendo completamente selecionado. Neste caso, qual o valor adaptativo deste genótipo?

RESPOSTA

O valor adaptativo desse genótipo é zero ($w = 0$).

COMENTÁRIO

Nesta questão, estamos apenas conferindo se a simetria coeficiente de seleção-valor adaptativo foi bem entendida. Mais que isso, é importante que você entenda que, quando falamos de adaptação, estamos sempre falando, também, de seleção natural. Mas veremos isto melhor na Aula 18.

3. Qual a consequência evolutiva para uma população que se manteve sob pressão seletiva por várias gerações?

RESPOSTA

Um aumento do valor adaptativo médio.

COMENTÁRIO

Embora tenhamos tido muita Álgebra e cálculos nesta aula, a questão conceitual era o mais importante, como sempre, aliás. Por isso, nesta última atividade, fizemos questão de marcar essa consequência evolutiva fundamental da evolução guiada por seleção natural.

AUTO-AVALIAÇÃO

No começo desta aula, você deve ter-se sentido revendo um filme. Se você lembrava de todas as cenas, deve ter sido muito fácil a primeira parte (O Retorno); contudo, se você lembrava apenas do enredo, deve ter sido agradável rever o personagem principal em ação (a seleção natural alterando a frequência gênica). De qualquer forma, a trama foi se complicando ao longo desta história e novos personagens entraram em cena (valores adaptativos, coeficientes de seleção, alguma álgebra). Se você conseguiu executar as tarefas, então entendeu todo o filme. Por isso, é muito importante que tenha conseguido realizar todas as tarefas. Caso isto não tenha acontecido, rebobine esta fita e veja de novo as cenas que ficaram obscuras, aprenda o nome de cada personagem. Todas as tarefas têm nível de dificuldade igual, logo, se está com problema para resolver alguma, retorne à tarefa anterior e siga dali, que o problema deve se resolver. Caso isto não aconteça, procure orientação do tutor, que ele já viu este filme muitas vezes.