

AULA 16

Controvérsias evolutivas

Meta da aula

Analisar as controvérsias entre a Escola Clássica e a Escola do Balanço e entre o Neutralismo e o Selecionismo.

objetivos

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

- Diferenciar os argumentos da Escola Clássica dos da Escola do Balanço.
- Explicar a controvérsia entre Neutralismo e Selecionismo.

Pré-requisitos

Para acompanhar a perspectiva histórica desta aula, faça uma revisão da Aula 4 (A nova síntese evolutiva).

Para entender bem os argumentos que serão discutidos, garanta que você compreendeu as Aulas 8 (Marcadores moleculares no estudo da Evolução), 11 (Deriva gênica) e 13 (Seleção Natural 1).

INTRODUÇÃO

Entre um estudo dirigido e outro, depois que já estudamos as forças evolutivas e sua ação sobre as populações naturais, chegou a hora de retomarmos a história da Teoria Evolutiva e entendermos os argumentos de algumas controvérsias em seu seio.

Desde já, é importante deixar claro que as controvérsias não são sobre a teoria, mas estão dentro da teoria. Não existem controvérsias sobre o fato científico de que “nada faz sentido em Biologia se não for à luz da Evolução” (DOBZHANSKY, 1973, pp. 125-129). O que se discutiu, o que se discute e o que continuará sendo discutido dentro da teoria são diferentes interpretações para os dados concretos obtidos do estudo do fenômeno evolutivo.

Nesta aula, como em tantas outras do seu curso, você estará aprendendo que a Ciência é uma obra humana; conseqüentemente, está em relação dialética com o seu tempo. Dessa forma, a Ciência não pode ser encarada como sinônimo de verdade, mas, ao contrário, deve ser entendida como produto do trabalho para superar os erros do conhecimento construído pela Humanidade. Aí estão a força e o limite da Ciência e, também, muito do seu charme.

TESE, ANTÍTESE, SÍNTESE

Na sua primeira aula de Evolução, você se defrontou com esta palavra: dialética. Naquele momento, fazíamos alusão ao fato de que a base da Teoria Evolutiva é a tensão entre os contrários da mudança e da permanência no mundo vivo. Agora, de novo, falamos em dialética; desta vez, como a relação que a Ciência mantém com seu tempo. Mas o que vem a ser dialética? É uma lógica que procura compreender o movimento (transformação) dos fenômenos, sejam eles físicos, químicos, biológicos ou históricos. Segundo a lógica dialética, todas as coisas estão sempre em movimento (lei do movimento universal), porque no interior delas existe uma tensão entre forças contrárias (lei da unidade e luta dos contrários), denominadas tese e antítese. Contudo, essa luta de contrários é sempre superada (lei do desenvolvimento em espiral): ocorre uma síntese dos contrários! Mas na síntese reside também a contradição, que produz o movimento pela luta de contrários, e assim por diante... Conseguiu entender? Isso é a dialética de que estamos falando. Existem outras leis na lógica dialética – ela é mais complexa do que o que acabamos de explicar – mas o que dissemos já é o suficiente para os nossos propósitos nesta aula.

Mas por que estamos explicando isso agora? Pense na controvérsia entre o darwinismo e o mendelismo (Aula 4: A Nova Síntese Evolutiva): o resultado daquela contradição foi a Teoria Sintética da Evolução. Alguma coisa soa familiar para você? Isso mesmo: Tese, Antítese e Síntese! Acabou de encontrar o nosso primeiro motivo: a lógica dialética serve muito bem para interpretar a História.

É importante dizer para você, neste momento, que essa interpretação dialética da História não é a única, existem outras possíveis. Porém, toda história é uma interpretação dos fatos. Escolher uma interpretação, em vez de outra, implica sempre um ato de responsabilidade em face do mundo que queremos construir ou rejeitar; nesse sentido, essa escolha não é neutra. Dizemos isso, logo de saída, como um convite à sua reflexão, e não como uma petição de obediência advinda de uma pretensa verdade absoluta ou de uma autoridade do conhecimento. Esse é o nosso segundo motivo: estamos querendo que fique claro para você qual é a nossa interpretação dos fatos históricos.

Nosso terceiro motivo é que a história das controvérsias no seio da Teoria Evolutiva, além de alguns dos seus personagens e muitos dos argumentos nelas envolvidos, estão relacionados com esta lógica. Assim é, por exemplo, que John B.S. Haldane e Hermann J. Müller (Aula 4) eram evolucionistas que acreditavam na utilidade da lógica dialética para as suas pesquisas. Na atualidade, Richard C. Lewontin (Aula 8) é um pesquisador que mantém a mesma postura em relação à dialética.

Vamos voltar à Teoria Sintética da Evolução.

NA SÍNTESE, NOVA CONTRADIÇÃO

A Teoria Sintética da Evolução foi capaz de demonstrar que o processo evolutivo pode ser entendido como as mudanças de frequências gênicas nas populações por ação das forças de mutação (Aula 9), deriva gênica (Aula 11) e seleção natural (Aulas 13 e 14). Contudo, logo após o estabelecimento da Teoria Sintética, uma questão se impôs aos evolucionistas: qual a quantidade de variação gênica presente nas populações naturais? Duas respostas definiam duas escolas de pensamento, e nova controvérsia se estabelecia na Teoria Evolutiva: a contradição entre Escola Clássica e do Balanço.

A Escola Clássica defendia que a quantidade de variação presente nas populações naturais deveria ser pequena, uma vez que a seleção natural atuante seria do tipo normalizadora, ou seja, uma seleção que tenderia a fixar nas populações os alelos mais bem adaptados, denominados alelos de tipo selvagem. A variação observada teria origem na mutação e seria de natureza transiente; estaria a caminho da fixação (caso fosse uma mutação benéfica) ou da extinção (caso fosse deletéria), sempre pela ação da seleção normalizadora.

A Escola do Balanço, por outro lado, argumentava que a heterozigossidade nas populações naturais deveria ser alta e mantida por seleção natural balanceada. Esse tipo de seleção inclui todas as formas de seleção natural que de alguma forma mantêm variação gênica nas populações, como, por exemplo, a vantagem dos heterozigotos (Aula 13) e a seleção dependente de frequência (Aula 14). Para os balancistas, não poderiam existir alelos tipo (selvagem ou mutante), uma vez que a variação era estrutural.

Para que você esteja certo de que entendeu bem os argumentos das duas escolas, resolva a atividade a seguir.

ATIVIDADE 1



Marque um X para as idéias e os argumentos que correspondem a cada uma das escolas evolutivas descritas.

	Escola Clássica	Escola do Balanço
A maioria dos locos são:	<input type="checkbox"/> Homozigotos <input type="checkbox"/> Heterozigotos	<input type="checkbox"/> Homozigotos <input type="checkbox"/> Heterozigotos
Tipo de seleção natural atuante:	<input type="checkbox"/> Balanceada <input type="checkbox"/> Normalizadora	<input type="checkbox"/> Balanceada <input type="checkbox"/> Normalizadora
Natureza da variação:	<input type="checkbox"/> Estrutural <input type="checkbox"/> Transiente	<input type="checkbox"/> Estrutural <input type="checkbox"/> Transiente
Origem da variação observada:	<input type="checkbox"/> Recombinacional <input type="checkbox"/> Mutacional	<input type="checkbox"/> Recombinacional <input type="checkbox"/> Mutacional
Natureza dos alelos:	<input type="checkbox"/> Alelos tipo (selvagem ou mutante) <input type="checkbox"/> Alelos variados	<input type="checkbox"/> Alelos tipo (selvagem ou mutante) <input type="checkbox"/> Alelos variados
Futuro dos alelos:	<input type="checkbox"/> Fixação ou extinção <input type="checkbox"/> Manter-se na população	<input type="checkbox"/> Fixação ou extinção <input type="checkbox"/> Manter-se na população

RESPOSTA

	<i>Escola Clássica</i>	<i>Escola do Balanço</i>
<i>A maioria dos locos são:</i>	(X) Homozigotos () Heterozigotos	() Homozigotos (X) Heterozigotos
<i>Tipo de seleção natural atuante:</i>	() Balanceada (X) Normalizadora	(X) Balanceada () Normalizadora
<i>Natureza da variação:</i>	() Estrutural (X) Transiente	(X) Estrutural () Transiente
<i>Origem da variação observada:</i>	() Recombinacional (X) Mutacional	(X) Recombinacional () Mutacional
<i>Natureza dos alelos:</i>	(X) Alelos tipo (selvagem ou mutante) () Alelos variados	() Alelos tipo (selvagem ou mutante) (X) Alelos variados
<i>Futuro dos alelos:</i>	(X) Fixação ou extinção () Manter-se na população	() Fixação ou extinção (X) Manter-se na população

COMENTÁRIO

Como você deve ter percebido, as duas escolas não só tinham respostas distintas para o problema da quantidade de variação presente nas populações naturais, como também mantinham visões completamente diferentes a respeito dos mecanismos e do processo que determinavam os níveis de variação gênica presentes nessas populações. Analise a **Figura 16.1**: ela representa as principais idéias dessas duas escolas.

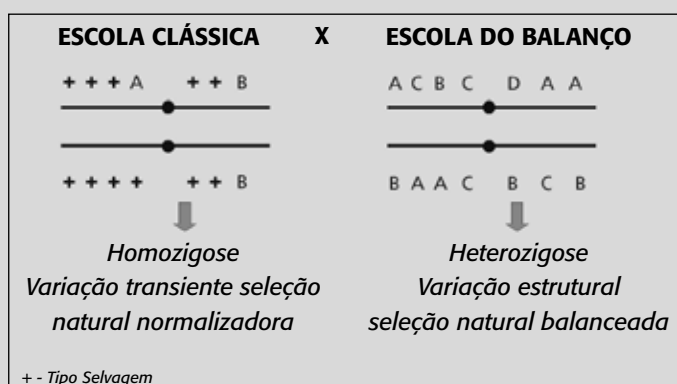


Figura 16.1: Esquema que representa as visões que a Escola Clássica e a Escola do Balanço tinham da variação gênica nas populações naturais. A Escola Clássica admitia a heterozigose (no par de cromossomos, o quarto loco da esquerda para direita), mas tinha origem na mutação que, caso fosse benéfica, seria fixada (último loco da esquerda para direita), tornando-se o novo tipo selvagem. A Escola do Balanço aceitava que alguns locos poderiam ser homozigotos (quarto loco da esquerda para direita), mas, de maneira geral, as populações deveriam ser heterozigotas para a maioria dos locos, o que impossibilitava a existência de um tipo selvagem.

EUGENIA

Do grego *eugenés* (eu, “bem”, e gênos, “raça, espécie, linhagem”). Nas principais línguas ocidentais têm os significados de “bem-nascido”; “de boa linhagem, espécie ou família”; “de descendência nobre”; “bem concebido ou engendrado”. Num sentido mais técnico, eugenia é um termo genérico do século XIX, que indica a Ciência que estuda as condições mais propícias à reprodução e ao melhoramento da espécie humana. A partir dos anos 70, as idéias eugênicas se sofisticam com os avanços da Genética, da Biologia Molecular e da Engenharia Genética. Como você já entendeu, ela é muito mais problemática do que, simplesmente, casar Eugênicos com Eugênicas.

Além da importância científica que essas escolas tinham para a Teoria Evolutiva, suas diferentes perspectivas da variação gênica apresentavam, também, implicações sociais. A Escola Clássica, com a sua idéia de alelos tipo, retomava uma perspectiva platônica e tipológica da variação. Os movimentos **EUGÊNICOS** em todo o mundo usaram os argumentos dessa escola para justificar as suas preocupações com a qualidade genética das populações humanas. A Escola do Balanço, por outro lado, comportava uma perspectiva social mais pluralista, uma vez que, na ausência de características tipo, todas as diferenças eram legítimas e deveriam ser respeitadas.

É possível que esteja passando pela sua cabeça que a Escola do Balanço, portanto, tinha membros que eram todos democratas e que a Escola Clássica... Esqueça! A realidade é muito mais complexa que um filme de mocinhos e bandidos; e, pela dialética, você já sabe que toda realidade tem suas contradições. Falamos das conotações sociais dessas escolas apenas para ilustrar aquilo que já tínhamos falado: a Ciência está em relação dialética com a sociedade.

Mas como resolver a contradição entre estas duas escolas? A resposta era simples, e todos sabiam qual era: medir a quantidade de variação presente nas populações naturais. Tentou-se fazer isso, mas o problema era que, com as técnicas disponíveis naquele período (mutações visíveis, cariótipos etc., ver Aula 8), não se obtinham respostas definitivas. Para se obter um loco para estudo era necessário muito trabalho, meses de cruzamentos e muitos cariótipos. Dessa forma, o número de locos disponíveis era pequeno e insuficiente para responder à questão. Toda vez que era possível demonstrar um polimorfismo nas populações naturais, os defensores da Escola Clássica alegavam que aquele loco era uma exceção.

A controvérsia entre a Escola Clássica e a do Balanço se estendeu da década de 1930 até a de 1960. Foi então que, em 1966, Richard C. Lewontin e J. L. Hubby utilizaram a técnica de eletroforese de aloenzimas (Aula 8) como método para estudar a quantidade de variação gênica presente nas populações naturais. Dizemos assim porque a utilização da técnica de eletroforese de aloenzimas, como um método para estudo da variação gênica presente nas populações naturais, depende de determinadas condições experimentais e da aceitação de pressupostos que nos permitem interpretar os resultados obtidos como sendo referentes a locos gênicos.

Mas qual teria sido o resultado obtido pelos trabalhos de Lewontin e Hubby? Níveis de variação gênica altos ou baixos? Quem estava com a interpretação correta, a Escola Clássica ou a do Balanço? Pois bem, os resultados indicaram que os níveis de variação gênica presentes em populações naturais de *Drosophila pseudoobscura*, o organismo com o qual foram realizados os trabalhos, eram muito altos. Cerca de 30% dos locos amostrados apresentavam polimorfismo (estavam segregando para mais de um alelo) para todas as populações estudadas. O número de alelos nesses locos variava de 2 a 6, com uma média de 3,3 alelos por loco. A proporção esperada de locos heterozigotos em um indivíduo era entre 8% e 15% dos locos. Lembre-se, ainda, de que estes valores eram subestimativas da variação real, uma vez que a eletroforese de aloenzimas é um método conservador na amostragem da variação gênica (Aula 8).

A conclusão, então, era óbvia: a Escola do Balanço estava com a razão! Sim, mas não...

LEI DO DESENVOLVIMENTO EM ESPIRAL

Embora tenha se tornado claro, a partir daquele momento, que as populações naturais apresentavam altos níveis de variação gênica, a controvérsia entre Escola Clássica e do Balanço foi superada, perdeu o sentido, porque nova controvérsia se estabeleceu no seio da Teoria Evolutiva: que forças evolutivas mantêm os altos níveis de variação gênica nas populações naturais?

Em 1968, **MOTOO KIMURA** publicou um artigo científico na revista britânica *Nature*, no qual fez uma conta simples. Comparando estudos de moléculas de hemoglobina entre diferentes grupos de animais, ele percebeu que, durante a história evolutiva dos mamíferos, a taxa de substituição dos aminoácidos era muito baixa. Como a substituição de aminoácidos é o resultado da substituição de nucleotídeos em um códon (ver Aula 13 de Biologia Molecular: Mutação e reparo do DNA), ele repetiu o cálculo, levando em consideração todo o genoma. Encontrou, então, uma taxa de substituição de nucleotídeos que era muito elevada. Segundo os cálculos de Kimura, um par de nucleotídeos estaria sendo substituído na população a cada dois anos em média, o que é uma evolução extremamente rápida.



MOTOO KIMURA

Motoo Kimura, influente teórico japonês da genética de populações, nasceu em 13 de novembro de 1924. Em 1949 foi contratado como professor do Instituto Nacional de Genética, em Mishima, onde trabalhou por toda a vida. Kimura teorizou, em 1968, que a maioria da variação gênica encontrada em populações naturais deveria ser seletivamente neutra – teoria conhecida como Neutralismo. Morreu em 1994, no dia do seu septuagésimo aniversário.

Somado a isso, Kimura usou as estimativas de Lewontin e Hubby da proporção de locos heterozigotos encontrados para *D. pseudoobscura* e concluiu que, por seleção natural balanceada, nenhuma população seria capaz de manter os níveis de variação gênica observados com uma taxa de substituição tão elevada. Se a variação gênica observada fosse mantida por seleção natural, todos os indivíduos, praticamente, estariam mal adaptados, o que seria uma carga genética dura demais para qualquer população natural. A conclusão final de Kimura caiu como uma bomba: a variação gênica observada deveria, portanto, ser neutra. As variantes alélicas observadas por eletroforese não deveriam ter valor seletivo algum. As forças evolutivas mais importantes passavam a ser, segundo esta perspectiva, a mutação (Aula 9) e a deriva gênica (Aula 12). A questão evolutiva fundamental não era mais a sobrevivência do mais apto, mas a sobrevivência do mais sortudo!

Estavam definidas, assim, duas novas perspectivas do processo evolutivo. De um lado, os selecionistas advogam que os níveis de variação gênica são mantidos por seleção natural. De outro, os neutralistas defendem que a variação gênica é mantida por um equilíbrio entre taxa de mutação e tamanho efetivo de população (com o qual a força de deriva gênica está diretamente relacionada).

A maior parte da literatura a respeito da controvérsia entre Neutralismo e Selecionismo se concentra na interpretação dos dados de aloenzimas, já que é muito difícil determinar as frequências dos alelos para a maior parte das características morfológicas e fisiológicas dos seres vivos, para as quais mais de um loco deve estar envolvido, além da influência do ambiente. Após os trabalhos de Lewontin e Hubby, uma grande quantidade de dados sobre a variação gênica das populações naturais foi produzida, apoiando tanto a perspectiva selecionista quanto a neutralista.

A TESE SELECIONISTA

A principal estratégia selecionista é tentar correlacionar as frequências de diferentes alelomorfos com fatores ambientais. Para isso, é necessário:

- 1– encontrar uma variação nas frequências gênicas ao longo do tempo que não possa ser explicada por mecanismos casuais;
- 2– correlacionar essa variação com algum fator ambiental;

3– observar que esse padrão se repete em outras unidades evolutivas.

Mas só isso não basta. Para se aceitar que um polimorfismo de aloenzimas seja mantido por seleção natural, é necessário, ainda:

4– que seja demonstrado que os alelos em questão produzem fenótipos diferentes;

5– que essas diferenças façam sentido no ambiente;

6– que esse sentido tenha um impacto sobre a adaptação.

O caminho de um selecionista para demonstrar a sua tese é longo, penoso e sem garantia de sucesso. Mesmo assim, existem alguns exemplos do desenvolvimento desse programa de pesquisa. O polimorfismo da enzima álcool desidrogenase (*Adh*) em *Drosophila melanogaster* é um deles. Nessa espécie, o loco *Adh* apresenta dois alelos comuns, F e S (de *Fast* e *Slow*, respectivamente, rápido e lento, em inglês), que variam de frequência, gradualmente, em função da latitude. Esta observação foi repetida em vários continentes e parece que o polimorfismo tem sido mantido pela ação da seleção natural.

Do mesmo modo, um grande número de evidências indica que o polimorfismo da enzima lactato desidrogenase (*Ldh*) no peixe teleósteo *Fundulus heteroclitus*, também é mantido por seleção natural. Nesse caso, os dois alelos mais comuns da *Ldh-b* (*Ldh-Ba* e *Ldh-Bb*) apresentam uma variação temporalmente estável e significativa nas suas frequências, que acompanha a linha norte/sul ao longo da costa atlântica dos Estados Unidos. Esta variação pode ser explicada pelas atividades cinéticas das enzimas produzidas pelos alelos alternativos: o alelo *Ldh-Bb*, para o qual a frequência é maior nas águas do norte e frias, determina a produção da forma aloenzímica, que tem maior atividade enzimática em temperaturas mais baixas. O contrário é verdade para o alelo alternativo, ou seja, frequência maior nas águas quentes do sul e forma aloenzimática mais eficiente em temperaturas mais elevadas.

A ANTÍTESE NEUTRALISTA

A hipótese neutralista possui algumas características interessantes. Primeiramente, como ela está baseada em um equilíbrio entre taxa de mutação e tamanho efetivo de população, ela faz previsões, *a priori*, a respeito do padrão de variação gênica (polimorfismo e heterozigidade)

que se espera encontrar nas populações naturais, em função do seu tamanho efetivo. Segundo os neutralistas, em uma população finita de tamanho efetivo N_e , os alelos estarão entrando por mutação e se perdendo por ação da deriva. Como sabemos que populações pequenas sofrem maior efeito da deriva, é esperado que, com uma taxa de mutação constante, as populações pequenas tenham menor nível de variação gênica. Essas relações são matematicamente definidas. Desse modo, para uma dada taxa de mutação, é possível construir uma curva teórica que represente a distribuição esperada da variação gênica (medida como heterozigosidade) em função dos N_e 's. O formato de uma dessas curvas teóricas está representado para você na **Figura 16.2**.

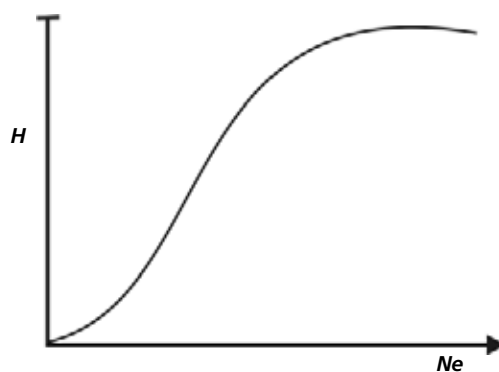


Figura 16.2: Representação do formato de uma curva de relação entre tamanho efetivo de população (N_e) e heterozigosidade (H), segundo o modelo neutralista. Nesse gráfico não estão definidos os valores de N_e , H e μ (taxa de mutação), uma vez que o interesse é só ilustrar o formato das curvas produzidas pelo modelo neutralista.

Em função do fato de que é matematicamente tão simples, uma das estratégias neutralistas é usar grandes bancos de dados que incluem informações sobre os níveis de variação gênica de vários grupos taxonômicos e comparar as distribuições empíricas com as curvas teóricas. Os resultados desses trabalhos têm demonstrado que, na maioria dos casos, a variação gênica observada é menor do que aquela que se esperaria do modelo neutralista. Em alguns poucos casos, a variação gênica é maior do que o esperado. No primeiro caso, os resultados têm sido interpretados como uma evidência de que a variação não é, de fato, neutra, mas levemente deletéria. Assim, longe de esse resultado favorecer a hipótese seletcionista, as coisas ainda ficam piores! Por quê? Pense bem: os seletcionistas defendem que a variação gênica é mantida por pressão de seleção natural; contudo, os resultados empíricos têm demonstrado que, quando presente, a pressão de seleção natural está diminuindo

a quantidade de variação em vez de mantê-la. Nos poucos casos em que a quantidade de variação é maior do que o esperado pelo modelo neutralista, a explicação seletcionista parece ser uma boa opção.

Outra característica interessante da hipótese neutralista é que ela diz respeito, fundamentalmente, à evolução molecular e, nesse campo, também é capaz de produzir algumas condições de teste interessantes. Por exemplo, sabe-se que devido ao fato de o código genético ser degenerado, mutações na terceira base dos códons não alteram os aminoácidos codificados, sendo, portanto, neutras. Isso não é verdade para mutações que ocorram na primeira ou segunda base. Segundo a hipótese neutralista, se compararmos a taxa de substituição nessas duas regiões (terceira *versus* primeira e segunda base), devemos encontrar que ela é mais rápida na terceira posição do que nas outras duas. De fato, este é o resultado obtido. Esta situação de teste se aplica também à comparação entre, por exemplo, íntrons e éxons. Se você entendeu bem o argumento, será capaz de realizar a atividade a seguir.

ATIVIDADE 2



Onde você espera que a taxa de substituição seja maior: em íntrons ou éxons? Justifique a sua resposta.

RESPOSTA

A taxa de substituição deve ser maior em íntrons do que em éxons, uma vez que os íntrons são regiões não codificadoras. Logo, mutações em íntrons devem ser neutras.

COMENTÁRIO

Se você acertou a resposta, os argumentos dos neutralistas já devem estar claros para você. Do mesmo modo que com íntrons e mutações na terceira base, a taxa de substituição deve ser mais elevada em proteínas pouco importantes, como fibrinopeptídeos, do que em proteínas funcionais, como citocromo c, hemoglobina etc. Na grande maioria dos casos, os resultados experimentais têm apontado a justeza dos argumentos neutralistas.

LEI DO MOVIMENTO UNIVERSAL

O debate entre neutralistas e selecionistas é a controvérsia atual na Teoria Evolutiva. Os resultados produzidos pelas estratégias desenvolvidas por ambas as partes têm contribuído imensamente para o nosso conhecimento a respeito dos padrões de variação gênica nas populações naturais; contudo, não resolveram a questão. Os dados advindos das técnicas de DNA, ao final da década de 1970, mantiveram a questão em aberto. O modelo neutralista estrito não se manteve e foi, paulatinamente, sendo substituído pelo modelo quase neutro, que incorporou os dados que demonstram que as mutações são, geralmente, levemente deletérias.

Nenhum neutralista, por mais radical que seja, negará que algumas das mudanças evolutivas devem ser guiadas por seleção natural. Do mesmo modo, qualquer selecionista, hoje, tem de admitir a importância da deriva gênica no processo evolutivo. O modelo neutralista é extremamente robusto matematicamente e tem demonstrado grande adequação aos dados empíricos. Porém, é extremamente desconfortável, se não irreal, pensar um processo evolutivo no qual as relações entre ambiente e genoma não tenham um papel relevante. Esse realismo está presente nas explicações selecionistas que, no entanto, ainda hoje são matematicamente intratáveis ou tratadas de modo reducionista.

Embora neste século XXI a contenda entre Neutralismo e Selecionismo dê sinais de exaustão, não existe no horizonte, até o momento, uma esperança de solução para ela.

(NÃO) CONCLUSÃO

É interessante perceber, desde a pré-história das idéias evolutivas até as atuais controvérsias dentro da Teoria Sintética da Evolução, como as idéias a respeito da origem e organização do mundo vivo têm se transformado no tempo. O fixismo era fortemente marcado pela idéia de perfeição, e as forças atuantes eram absolutamente deterministas (criação especial, desenho). O evolucionismo de Lamarck substituiu a idéia de perfeição pela noção de progresso que, naquele momento, era praticamente sinônimo de evolução. Com Darwin, pai da moderna Teoria Evolutiva, evolução deixa de ser sinônimo de progresso e passa a significar mudança. Contudo, até aqui, os mecanismos evolutivos

são forças deterministas, tanto para Lamarck (tendência intrínseca de mudança) quanto para Darwin (sobrevivência diferencial). Com a Teoria Sintética da Evolução, a deriva genética passa a ter um papel importante para o processo evolutivo, que deixa de ser guiado apenas por forças deterministas. O Neutralismo, por sua vez, é o momento em que o acaso se impõe às nossas idéias sobre evolução.

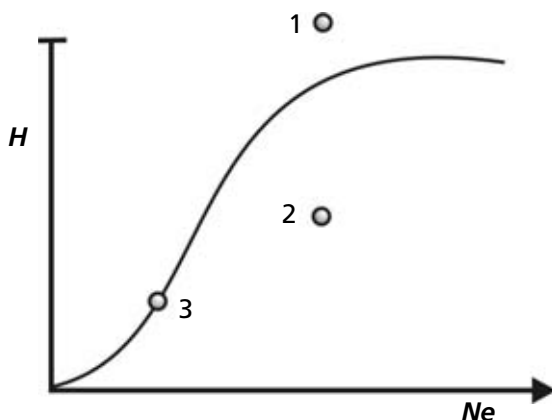
Não gostaríamos de tecer nenhuma conclusão sobre estas observações finais, mas gostaríamos de deixá-las, de forma dialética, para sua reflexão.

RESUMO

O que se discute dentro da teoria evolutiva são diferentes interpretações para os dados concretos obtidos do estudo do fenômeno evolutivo. Não existem controvérsias sobre o fato científico da evolução. Após o estabelecimento da Teoria Sintética da Evolução, uma grande controvérsia se estabeleceu a respeito da quantidade de variação presente nas populações naturais. Por um lado, a Escola Clássica defendia que a quantidade de variação presente nas populações naturais deveria ser pequena, uma vez que a seleção natural atuante seria do tipo normalizadora. A variação observada teria origem na mutação e seria de natureza transiente; estaria a caminho da fixação (caso fosse uma mutação benéfica) ou da extinção (caso fosse deletéria). A Escola do Balanço, por outro lado, argumentava que a heterozigosidade nas populações naturais deveria ser alta e mantida por seleção natural balanceada. Em 1966, os trabalhos de Lewontin e Hubby, com eletroforese aloenzimas, demonstraram que a variação gênica presente nas populações naturais era muito alta. Contudo, a Escola do Balanço não saiu vitoriosa, uma vez que a discussão mudou de foco. Passou-se a discutir quais eram as forças que mantinham os altos níveis de variação gênica. Duas novas perspectivas do processo evolutivo foram estabelecidas. Por um lado, os selecionistas advogam que os níveis de variação gênica são mantidos por seleção natural. Por outro, os neutralistas defendem que a variação gênica é mantida por um equilíbrio entre taxa de mutação e tamanho efetivo de população. O debate entre Neutralismo e Selecionismo é a controvérsia atual no seio da Teoria Evolutiva.

ATIVIDADES FINAIS

1. O gráfico a seguir representa a curva teórica que relaciona a variação gênica com o tamanho de população, segundo a teoria neutralista. Os pontos numerados representam estimativas empíricas de variação gênica de algumas populações de diferentes espécies. Marque o modelo que melhor explica as observações numeradas.



Ponto	Modelo
1	<input type="checkbox"/> Neutralista
	<input type="checkbox"/> Seleccionista
	<input type="checkbox"/> Quase neutro
2	<input type="checkbox"/> Neutralista
	<input type="checkbox"/> Seleccionista
	<input type="checkbox"/> Quase neutro
3	<input type="checkbox"/> Neutralista
	<input type="checkbox"/> Seleccionista
	<input type="checkbox"/> Quase neutro

RESPOSTA

1.

Ponto	Modelo
1	<input type="checkbox"/> Neutralista <input checked="" type="checkbox"/> Seleccionista <input type="checkbox"/> Quase neutro
2	<input type="checkbox"/> Neutralista <input type="checkbox"/> Seleccionista <input checked="" type="checkbox"/> Quase neutro
3	<input checked="" type="checkbox"/> Neutralista <input type="checkbox"/> Seleccionista <input type="checkbox"/> Quase neutro

COMENTÁRIO

Esta questão não é tão simples e demanda que você tenha entendido bem os diferentes modelos e seus argumentos. Caso não tenha conseguido resolvê-la, não se preocupe muito, pois você terá, provavelmente, identificado o seu problema de compreensão. Aproveite a ocasião para saná-lo!

2. Porque o foco da discussão mudou de qual era a quantidade de variação presente nas populações naturais para quais eram as forças responsáveis pela manutenção dos altos níveis de variação gênica. Se por um lado as populações naturais eram muito variáveis – e nisso a Escola do Balanço estava correta –, por outro, tanta variação mantida por seleção natural balanceada significaria uma carga genética insuportável para as populações, e era isso que diziam os balancistas.

COMENTÁRIO

Esta questão está no mesmo patamar da anterior; então, aproveite, aqui também, a oportunidade de sanar seus problemas com os argumentos debatidos nesta aula.

AUTO-AVALIAÇÃO

Nesta aula você teve poucas tarefas, e elas se concentraram, fundamentalmente, em marcar as distinções entre as escolas de pensamento com as quais estávamos trabalhando. Mas lembre, sempre, que a realidade não é composta de brancos e pretos somente, mas que, geralmente, comporta todo um gradiente de cinzas. Se você se interessou pelo assunto e gostaria de se aprofundar mais, aconselhamos a leitura dos artigos citados nesta aula (HUBBY; LEWONTIN, 1966; KIMURA, 1968, e LEWONTIN; HUBBY, 1966). Eles devem oferecer alguma dificuldade, mas nada que você não consiga superar com uma leitura atenta e uma revisão das aulas. Além desses artigos, aconselharia ainda, para complementar, os artigos de King & Jukes (1969), Ohta & Gillespie (1996) e Silva (2001). Se você tiver problemas maiores do que pode superar sozinho, procure o tutor.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai voltar a usar o simulador populacional Populus, dessa vez simulando o comportamento das frequências gênicas das populações quando estão sob a ação conjunta da seleção natural e da deriva. Divirta-se!