

Genética Ecológica

AULA

27

Metas da aula

Dar exemplos de estudos nas áreas de Genética Ecológica e coevolução e analisar a evolução do sexo.

objetivos

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

- Identificar estudos da área de Genética Ecológica.
- Listar alguns exemplos de coevolução.
- Relacionar modelos de evolução do sexo.

Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula são importantes os conteúdos das Aulas 13 (Seleção Natural 1), 14 (Seleção Natural 2) e 18 (Adaptação e Adaptacionismo) de Evolução e, mais, ainda, a Aula 3 de Elementos de Ecologia e Conservação (Níveis de Organização e o Estudo Ecológico).

INTRODUÇÃO

A Genética Ecológica está preocupada em demonstrar a ação da seleção natural e o seu modo de operação em populações naturais. Esta é uma tarefa que, muitas vezes, demanda a interação da Genética com outras disciplinas como, por exemplo, Ecologia, Fisiologia e Bioquímica. Nesta aula, estaremos descrevendo problemas e exemplos que interessam a este campo, usando uma perspectiva ampliada o suficiente para incluir a coevolução e a evolução do sexo.

BOOMERANG

Como temos marcado bem nesta disciplina, o processo evolutivo depende de variação. Não qualquer tipo de variação, mas a variação gênica, ou seja, aquela de natureza herdável. Já vimos que a discussão a respeito de qual nível de variação gênica estava presente nas populações naturais foi o foco de discussões evolutivas muito interessantes (Aula 16: Controvérsias Evolutivas).

Pois bem, já sabemos que os níveis de variação gênica, em nível molecular, são altos; já sabemos, também, que a hipótese nula para explicar este fato vem do Neutralismo. Os selecionistas, por outro lado, buscam explicar a variação gênica a partir da sua relação com a variação ambiental. Você deve estar pensando: isso está relacionado com a seleção natural, logo... É verdade; devido a interesses comuns, a Genética Ecológica e a teoria selecionista se sobrepõem em algumas explicações e em alguns estudos; entretanto, não são a mesma coisa!

Se você bem lembra (Aula 4: Nova Síntese Evolutiva), a Genética Ecológica surgiu antes da teoria selecionista, já na década de 1920, e era a denominação dada por E. B. Ford (1901-1988) aos seus estudos sobre a ação da seleção natural em populações naturais. Os dois exemplos clássicos desse campo de estudo são aqueles referentes à mariposa *Biston betularia* (Aula 13: Seleção Natural 1) e ao caracol *Cepaea nemoralis* (Aula 18: Adaptação e Adaptacionismo). Lembrou? A teoria selecionista data da década de 1960, com a entrada em cena dos marcadores moleculares (ver Aula 8 de Evolução), e é uma teoria que tenta explicar a origem e manutenção da variação gênica nas populações naturais. Assim, ainda hoje, podemos continuar considerando que a melhor definição para Genética Ecológica é aquela inaugurada por Ford.

Você já deve ter percebido, no entanto, que, desde a década de 1960, a Genética Ecológica tem muito em comum com o programa seletor de pesquisas. Assim, vamos estudar alguns dos esforços desse programa de pesquisas em demonstrar a correlação entre variação gênica, em nível molecular, e a variação ambiental.

VARIAÇÃO GÊNICA E VARIAÇÃO AMBIENTAL

Os seletores procuram explicar os altos níveis de variação gênica encontrados nas populações naturais a partir de vários modelos de variação ambiental. Porém, todos esses modelos demonstraram ter aplicação restrita, funcionando apenas para parte dos casos.

A variação temporal no ambiente, por exemplo, pode ser evocada como um dos mecanismos que elevam a variação gênica. Para tanto, é preciso que um, ou alguns locos, sejam sobredominantes (ver Aula 8 de Genética: Do Gene ao Fenótipo). Dessa forma, se diferentes alelos apresentam respostas distintas a determinados fatores ambientais, organismos heterozigotos seriam mais aptos a responder a um gradiente maior de variação ambiental que os homozigotos. Este mecanismo poderia determinar que organismos que habitam ambientes com variação temporal apresentassem maiores níveis de variação gênica que aqueles de ambientes estáveis no tempo. Um bom exemplo de ambiente que varia no tempo é a zona entre-marés de praias e costões rochosos. Nesse caso, seria interessante testar essa hipótese nesses ambientes.

E ela foi testada! Foi estudada a variação gênica para dois locos de aloenzimas (ver Aula 8: Marcadores Moleculares no Estudo da Evolução) em oito espécies de um gênero de molusco bivalve marinho (*Macoma*), sendo que duas dessas espécies eram da zona entre-marés, ficando expostas na maré baixa e submersas na maré alta. As outras seis espécies eram da zona sublitoral, ficando, portanto, submersas todo o tempo. Você entendeu o desenho experimental? Então, responda à atividade a seguir.

**ATIVIDADE 1**

Se a hipótese de variação temporal do ambiente estiver correta, o que você espera encontrar como resultado de um teste como esse? Justifique a sua resposta.

RESPOSTA

Você deve observar que a variação gênica é maior nas duas espécies da zona entre-marés do que nas seis espécies do sublitoral, pelo menos para um dos locos estudados. Isto porque, pela hipótese de variação temporal do ambiente, a sobredominância determinaria que os heterozigotos tivessem uma vantagem seletiva no ambiente mais variável. No sublitoral, ambiente estável no tempo, uma vez que está sempre submerso, os indivíduos heterozigotos não teriam nenhuma vantagem.

COMENTÁRIO

Se a sua resposta ficou próxima do esperado, podemos dizer, então, que o desvio foi devido ao acaso, e não provocado pela má compreensão do desenho experimental; logo, podemos aceitar a hipótese nula que, nesse caso, era: a sua compreensão do desenho experimental está dentro do desejável. Esta linguagem, certamente, não é adequada ao comentário da sua atividade, exceto como piada, que era a intenção; mas, é assim, sempre, que se obtém a exposição dos resultados em trabalhos que testam hipóteses: essa era a intenção da piada!

Os resultados desse experimento não evidenciaram que as duas espécies de *Macoma* da zona entre-marés apresentavam heterozigosidades maiores que aquelas das seis outras do sublitoral. Mas a história não termina aí! Um outro estudo, agora com o mexilhão *Perna canaliculus*, para as mesmas duas zonas litorâneas, foi capaz de encontrar heterozigosidades substancialmente maiores nos indivíduos da zona entre-marés, quando comparados com aqueles que habitavam o sublitoral. Então, como dissemos no começo, os modelos para explicar os altos níveis de variação gênica baseados em associações com a variação ambiental parecem não ser gerais.

Outro modelo que tenta explicar o fenômeno é aquele que assume uma heterogeneidade espacial no ambiente. Assim, os níveis de variação gênica dependeriam do número de subdivisões percebidas pelo organismo no seu habitat. Esse é o chamado modelo do grão ambiental. Organismos que percebem muitas divisões no seu meio são ditos de uma estratégia de “grão fino”. Aqueles que percebem o ambiente como homogêneo, sem subdivisões, são chamados organismos de estratégia de “grão grosso”. Essas estratégias podem estar relacionadas ao processo de dispersão de sementes em plantas ou recrutamento em organismos marinhos que podem se dar em épocas e grupos discretos, na ocorrência de uma seleção do ambiente pelas larvas e na suscetibilidade a variados tipos de seleção após o estabelecimento do organismo jovem no ambiente onde irá crescer.

Esse modelo já foi testado com gastrópodes do gênero *Littorina*. Estes organismos vivem em costões rochosos da zona entre-marés, que apresentam uma grande diversidade de microambientes: sombreado, ensolarado, zona de borrifos, zona seca etc. Nesse caso, foi possível demonstrar que a heterogeneidade ambiental favorecia maior variação gênica. Foram estudados 17 locos de aloenzimas e as heterozigosidades médias eram maiores em ambientes mais heterogêneos. No entanto, de modo diferente do modelo anterior, o incremento de variação gênica da população em ambientes heterogêneos não significou, obrigatoriamente, um aumento da adaptabilidade dos heterozigotos, mas, apenas, o incremento da variação genética da população como um todo, já que diferentes alelos possuem diferentes fatores de seleção associados aos diferentes microambientes.

SELEÇÃO NATURAL

Além dos casos clássicos da mariposa *Biston betularia* e do caracol *Cepaea nemoralis*, um exemplo bem bonito, em que se estudou em detalhe uma variação de frequência gênica determinada por um fator ambiental, é o caso do alelo *Lap*⁹⁴ da Aminopeptidase da leucina, em mexilhões do gênero *Mytilus*. Em áreas de salinidade oceânica, esse alelo apresenta frequência de 0.58, reduzindo drasticamente para 0.10 em áreas estuarinas, onde a salinidade é hipoalina. Este tipo de variação de frequência gênica de um alelo em relação direta com a variação de um fator ambiental é o que chamamos cline adaptativo.

A explicação desse fenômeno foi desenvolvida ao longo de mais de 10 anos de estudos e integrou, à Genética de Populações, áreas como Ecologia, Fisiologia e Bioquímica. Em resumo, o cline adaptativo da LAP pode ser explicado da seguinte forma: a variação de frequência observada para o loco *Lap*⁹⁴ em função da salinidade é o resultado de seleção intensa a favor desse alelo em ambientes oceânicos e de outros em ambientes de salinidade estuarina. O mecanismo bioquímico e fisiológico da seleção parece estar associado à ação da LAP na mobilização de aminoácidos que regulam o volume celular. No gastrópode *Thais haemastoma*, por exemplo, a diferença entre os alelos da LAP se dá na eficiência de excreção de substâncias nitrogenadas em função de alterações de salinidade, o que determina que baixas salinidades são mais importantes para a seleção dos alelos daquele loco do que altas salinidades. Essa regulação isosmótica intracelular é encontrada normalmente em bivalves eurialinos e já foi observada em outros gêneros de bivalves como *Crassostrea*, *Mya*, *Macoma*, *Modiolus* e *Pecten*, bem como em moluscos gastrópodes como, por exemplo, *Nucella lapillus*. A caracterização bioquímica da enzima e de seus alelos foi realizada, e alguns estudos demonstraram a existência de diferenças na atividade desses alelos em relação à salinidade, enquanto outros demonstraram, em laboratório, mortalidades diferenciais dos indivíduos em função do alelo presente e da salinidade.

Outro exemplo interessante, embora não tão bem determinado quanto aquele da LAP em *Mytilus*, é o da enzima Transaminase Glutamato Piruvato (GTP) na regulação do volume celular no copépodo *Tigriopus californicus*. Ele apresenta várias semelhanças com o polimorfismo da LAP em moluscos; contudo, no caso da GTP, a função enzimática está relacionada à resposta dos copépodos ao estresse hiperosmótico.

Existem dois alelos mais comuns de GTP nas populações de *Tigriopus*: GTP^F e GTP^S. O alelo GTP^F exibe formas enzimáticas de maior atividade que GTP^S, o que determina maior mortalidade de larvas com genótipo GTP^S/GTP^S em condições de estresse hiperosmótico.

**ATIVIDADE 2**

Correlacione os genótipos com as condições ambientais que podem conferir-lhes uma vantagem seletiva.

- () Lap^{94}/Lap^{94} 1– Condições hiperosmóticas
 () Lap^{94}/Lap^{98} 2– Ambiente estuarino
 () Lap^{98}/Lap^{98} 3– Ambiente oceânico
 () GTP^F/GTP^F
 () GTP^S/GTP^F

RESPOSTA

- (3) Lap^{94}/Lap^{94} 1– Condições hiperosmóticas
 (3) Lap^{94}/Lap^{98} 2– Ambiente estuarino
 (2) Lap^{98}/Lap^{98} 3– Ambiente oceânico
 (1) GTP^F/GTP^F
 (1) GTP^S/GTP^F

COMENTÁRIO

Os genótipos com a presença do alelo Lap^{94} têm vantagem seletiva em regiões oceânicas e desvantagem em regiões estuarinas; portanto, todos os genótipos com Lap^{94} apresentam desvantagem em ambiente estuarino. No caso dos genótipos com alelo GTP^F , eles terão vantagem em ambiente hiperosmótico. No ambiente hiposmótico, contudo, não existe vantagem seletiva dos alelos.

GENÉTICA E POLUIÇÃO

A poluição é um tema que apela aos corações e mentes. Será que ela apela também à variação gênica? Dito de maneira menos panfletária: a poluição tem algum efeito sobre a variação gênica?

A poluição é capaz de causar dois tipos de efeito na constituição genética dos organismos. Primeiro, a ação dos poluentes pode causar danos ao material hereditário, provocando mutações gênicas ou alterações cromossômicas. O resultado destes eventos pode ser a morte do indivíduo, o desenvolvimento de neoplasias ou de mosaicos de células no organismo. Em qualquer dos casos ocorre uma diminuição de adaptabilidade dos indivíduos afetados que, dependendo da sua extensão na população, pode significar uma ameaça à sobrevivência da população ou mesmo de toda a espécie. Outro efeito possível dos poluentes é a alteração do ambiente que, desta forma, age como uma pressão seletiva que pode modificar a constituição genética das populações.

Neste caso, a população sofre um ajuste às novas condições ambientais, o que pode significar a modificação das frequências gênicas em locos específicos ou a alteração da constituição genômica como um todo.

Estudos realizados com a craca *Balanus amphitrite*, em áreas poluídas, demonstraram que as frequências de vários alelos da aloenzima PGI estão correlacionadas com os níveis de poluição. Do mesmo modo, no mexilhão *Perna viridis*, os metais pesados cádmio e cobre foram identificados como os principais responsáveis pelas alterações de frequências alélicas nesta enzima. Outra observação interessante é a relação entre heteroziguidade e poluição. Em Israel, espécies de gastrópodes dos gêneros *Monodonta*, *Littorina* e *Cerithium* apresentaram uma relação positiva entre níveis de diversidade genotípica (heteroziguidade, grau de polimorfismo e número efetivo de alelos) e resistência a poluentes, como metais pesados, óleos e detergentes.

Os estudos a respeito de genética e poluição não são muitos, e os resultados, na maior parte dos casos, contraditórios. Estes dois problemas se devem, principalmente, ao fato de a poluição ser um evento contingencial, histórico e multifatorial. Por conta disso, efeitos observados em uma região não podem geralmente ser extrapolados para outras, e o agente causal das alterações na constituição genética das populações é obscurecido pela grande quantidade de agentes envolvidos no fenômeno da poluição ou na relação entre dois ou mais agentes (naturais e/ou poluentes), que podem atuar de modo simples ou em interações complexas.

SEXO E VARIAÇÃO GÊNICA

Uma das questões mais intrigantes em Evolução é como o sexo se originou e se mantém há mais de 570 milhões de anos, desde o Cambriano. Geralmente, se assume que a reprodução sexuada é uma coisa boa para as espécies, porque ela aumenta a variabilidade genética; entretanto, os custos associados ao sexo são grandes: dispêndio energético para formação de células sexuais, necessidade de parceiro para reprodução, incerteza de sucesso na busca de parceiro reprodutivo etc. Muito investimento de tempo e energia para um fim incerto!

Na década de 1950, Ronald Fisher (1890-1962) e Hermann Müller (1890-1967) propuseram uma teoria para a origem e evolução do sexo que parecia ter resolvido o problema. Segundo eles, a reprodução assexuada produziria indivíduos geneticamente iguais que, paulatinamente, iriam acumulando mutações deletérias. Ao longo das gerações, esses clones teriam acumulado tantas dessas mutações que o futuro das espécies, com esse mecanismo reprodutivo, seria a extinção. As espécies que apresentassem reprodução sexuada, por outro lado, devido à diploidia, não apresentariam indivíduos com nenhuma mutação deletéria isolada. Os genes deletérios de um dos pais seriam compensados pelos genes bons do outro. Dessa forma, o sexo, uma vez tendo aparecido, conferiria uma vantagem seletiva, além de poder acelerar a disseminação de mutações favoráveis e, obviamente, aumentar a variabilidade genética.

Tudo muito bom, tudo muito bem! Porém, considere que os genes que proporcionam a recombinação, numa espécie com reprodução sexuada, não conferem nenhuma vantagem de sobrevivência ou fecundidade aos indivíduos. Numa situação como essa, muito plausível inclusive, esses genes alterariam as suas frequências somente quando associados com combinações favoráveis ou desfavoráveis (efeito “carona”). Em um ambiente estável, a recombinação quase sempre é selecionada negativamente, uma vez que desfaz combinações favoráveis. Dessa forma, em ambientes estáveis, a reprodução sexuada teria desvantagem, quando comparada com a reprodução assexuada.

Como seria a situação em ambientes que apresentassem uma flutuação ambiental? Esta foi a pergunta óbvia que se fizeram os evolucionistas. Flutuações ambientais podem, de fato, conferir vantagens a genótipos recombinantes, mas é necessário que elas estejam ocorrendo em vários fatores e seguindo um padrão muito particular, de modo que os genótipos variantes tenham alguma chance de ser vantajosos. Uma alternativa seria o ambiente flutuar intensamente, oferecendo, assim, sempre novos desafios para os genótipos recombinantes.

Uma alternativa para a flutuação ambiental seria uma heterogeneidade de ambientes. Nesse caso, um mosaico de microambientes poderia conferir vantagens seletivas a uma descendência diversificada, originária da recombinação, quando comparada a uma descendência uniforme, com origem na reprodução assexuada.

Contudo, essa situação de vantagem só é verdadeira se a adaptação aos microambientes for conferida por recombinantes de loco único. Se a vantagem aos microambientes é dada por combinações específicas de alelos em muitos locos, aí, então, a recombinação tem chance maior de destruir estes conjuntos gênicos adaptados do que de construí-los. Assim, mais uma vez, a recombinação seria selecionada negativamente.

Um quarto modelo para descrever a evolução do sexo é se nós imaginarmos uma situação de seleção dependente de frequência. Pesquisas realizadas com uma espécie de gramínea, por exemplo, demonstraram que o valor adaptativo de uma planta mediana de genótipo raro, plantada entre um grande número de outros genótipos, era duas vezes maior do que quando a planta era colocada entre outras do mesmo genótipo.

Como você deve ter percebido, a vantagem conferida pela recombinação não parece garantir a evolução e a manutenção do sexo no mundo vivo: as desvantagens parecem muito maiores! Para que o sexo tenha evoluído ele deve ter começado em organismos com alta fecundidade, nos quais um excesso reprodutivo poderia permitir a existência de altas taxas de seleção necessárias para favorecer uma estratégia de recombinação. É surpreendente, portanto, que a reprodução sexual com fertilização cruzada seja o modo reprodutivo mais comum em animais e plantas superiores. Mesmo em espécies hermafroditas, como moluscos pulmonados e muitas plantas, todos capazes de autofertilização, a descendência provém, principalmente, de fertilização cruzada, toda vez que existam parceiros disponíveis para reprodução. Assim, com tão pouca informação sobre as vantagens do sexo, a sua origem e evolução permanece sendo um problema.



ATIVIDADE 3

Relacione a coluna da esquerda, onde são citados os modelos propostos para explicar a origem e evolução do sexo, com as características descritas na coluna da direita.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1– Modelo Fisher-Müller | () Desvantagem seletiva na competição com indivíduos do mesmo genótipo. |
| 2– Flutuação ambiental | () Vantagem seletiva de descendência com diversidade de combinações de alelos em um dado loco. |
| 3– Heterogeneidade ambiental | () Vantagem seletiva de genótipos variados em condições de variação temporal das condições ambientais. |
| 4– Seleção dependente de frequência | () Vantagem conferida pela manutenção de mutações deletérias em heterozigose. |

RESPOSTA

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1– Modelo Fisher-Müller | (4) Desvantagem seletiva na competição com indivíduos do mesmo genótipo. |
| 2– Flutuação ambiental | (3) Vantagem seletiva de descendência com diversidade de combinações de alelos em um dado loco. |
| 3– Heterogeneidade ambiental | (2) Vantagem seletiva de genótipos variados em condições de variação temporal das condições ambientais. |
| 4– Seleção dependente de frequência | (1) Vantagem conferida pela manutenção de mutações deletérias em heterozigose. |

COMENTÁRIO

Acertar a resposta dessa questão significa ter alcançado o nosso objetivo com relação à evolução do sexo: saber quais são os modelos que tentam resolver este problema. Você não deverá ter tido nenhuma dificuldade com ela; mas, se teve qualquer dúvida na sua resolução, releia com atenção os modelos descritos que ela deve ser sanada facilmente.

COEVOLUÇÃO

Na aula sobre especiação (Aula 22), discutimos o conceito de espécie e os dois modelos mais usados para interpretar o fenômeno. Contudo, não discutimos uma questão importante: qual o efeito, no processo evolutivo, do processo de criação de diversidade? Uma nova espécie estará, obrigatoriamente, em interação com outras espécies, fazendo parte de uma comunidade ecológica. A presença de entidades qualitativamente diversas tem como consequência a reestruturação da comunidade ecológica e suas relações. Esse fenômeno faz parte daquilo que conhecemos como coevolução.

O termo coevolução foi usado primeiramente para descrever as prováveis influências que plantas e insetos herbívoros exercem um sobre a evolução do outro, na medida que eles mantêm estreitas relações ecológicas. De maneira mais geral, o termo tem sido definido como a evolução na qual a adaptabilidade de um genótipo depende não só da composição genética da própria espécie e suas densidades populacionais, mas, também, de quais são essas características na espécie com a qual interage. De modo mais específico, a coevolução tem sido definida, ainda, como o fenômeno no qual a composição genética de uma espécie varia em resposta às alterações na composição genética de outra espécie com a qual interage. Assim, uma espécie evolui em resposta à evolução de outra, que evolui em função da evolução da primeira e, conseqüentemente, co-evoluem.

Como você já deve ter entendido, a teoria da coevolução esbarra em um problema sério: precisa realizar a síntese de duas teorias independentes (a teoria genética da evolução e a teoria ecológica da estrutura de comunidades). Esse é um trabalho árduo! Ainda mais que nenhuma das duas teorias está completa e, pior ainda, são distintas nas suas características **EPISTEMOLÓGICAS**. A teoria genética da evolução é marcada pelo **REDUACIONISMO** (ver na Aula 4, A Nova Síntese Evolutiva, as críticas de Ernest Mayr aos “geneticistas de saquinhos de feijão”), enquanto a teoria ecológica da estrutura de comunidades por um esforço **HOLISTA**; mas, vamos ver alguns exemplos em que podemos inferir a possibilidade do fenômeno coevolucional.

EPISTEMOLOGIA

Episteme = Conhecimento e Logia = Estudo; teoria ou ciência da origem, natureza e limites do conhecimento.

REDUACIONISMO

O reducionismo propõe que problemas complexos sejam subdivididos em problemas mais simples, de forma iterativa, até que se obtenham problemas suficientemente simples para que possam ser resolvidos.

HOLISMO

Doutrina que defende que o todo não é a mera soma das partes e que tem propriedades que faltam aos elementos individuais que o constituem (sobretudo, em relação ao ser vivo).

Consideremos, primeiramente, a evolução da generalidade ou da especialização na utilização de recursos. Certamente, a relação entre disponibilidade de espécies-recursos potenciais e a tolerância dos genótipos das espécies focais estará afetando a evolução dessas estratégias. Assim, é esperado que a seleção favoreça os genótipos que se especializam em espécies-recursos comuns em detrimento daqueles que o fazem para as espécies-recursos que são raras. Contudo, se nenhuma espécie-recurso é abundante no ambiente, os genótipos generalistas serão os favorecidos. Essa hipótese é apoiada pela observação de que espécies de árvores que são abundantes e espalhadas abrigam mais espécies de insetos do que espécies de árvores raras ou localizadas. Do mesmo modo, em florestas temperadas, onde a diversidade é baixa, são encontradas associações especializadas de fungos micorriza com as árvores; já em florestas tropicais, com alta diversidade, estas associações são mais raras.

Existem evidências de que as espécies podem evoluir em resposta à competição interespecífica, de modo a divergirem na utilização dos recursos. Nesse caso, espécies simpátricas, que partilham a mesma região geográfica, apresentariam diferenças morfológicas maiores do que espécies alopatricas. Esse fenômeno é conhecido como deslocamento de caracteres. Esse tipo de coevolução favorece a radiação adaptativa. Poucos desses casos têm sido documentados, porém um exemplo desse fenômeno foi descrito para duas espécies do caracol-do-lodo *Hydrobia ventrosa* e *H. ulvae*. Esses animais, que colonizaram um fiorde dinamarquês no século XIX, divergiram no tamanho do corpo e na distribuição do tamanho das partículas que consomem. Populações alopatricas dessas espécies não apresentam a divergência.

Um modelo ótimo para imaginarmos o processo coevolucionário é aquele que envolve a relação predador-presa. Usando tudo aquilo que já sabemos sobre a seleção natural, podemos imaginar que, de modo geral, a seleção individual deve estar favorecendo, em espécies presas, aquelas características que determinam uma proteção mais eficiente. Em espécies predadoras, por outro lado, as características que possibilitam a captura e subjugação das presas, devem ser favorecidas pela seleção, mesmo que isso resulte na extinção da população de presas.

**LEIGH VAN VALEN**

Influente paleontólogo de vertebrados, em atividade na Universidade de Chicago. Ele próprio se define como um generalista que tem o seu trabalho “mudando de maneira irregular e imprevisível com o progresso das teorias e do conhecimento”.

**LEWIS CARROL**

Charles Lutwidge Dodgson era o seu nome verdadeiro. Nasceu em Daresbury, Inglaterra, em 1832, sendo o mais velho de 11 filhos. Aos 18 anos ingressou na Universidade de Oxford, onde permaneceu por 50 anos. *Alice no País das Maravilhas* foi publicado em 1864 e *Alice Através do Espelho*, em 1871. Lewis Carrol morreu em 1898.

Assim, o processo evolucionário nesses casos é uma luta sem fim que, eventualmente, pode levar à extinção de uma, de outra, ou de ambas as espécies, a menos que cada avanço evolutivo de uma espécie seja neutralizado por um avanço da outra. Este cenário foi descrito por um pesquisador chamado **VAN VALEN**, em 1973, e denominado **PARADOXO DA RAINHA VERMELHA**, em referência ao livro *Alice através do espelho* de Lewis Carrol (Diz a Rainha Vermelha para Alice “Percebe, aqui você corre tudo o que você pode para se manter no mesmo lugar.”). Estudando a sobrevivência de vários grupos taxonômicos ao longo da história evolutiva, van Valen percebeu que a probabilidade de extinção de um gênero ou família é independente do tempo que ele já existiu. Isso significa que à medida que a evolução de um grupo avança, ele não aumenta as suas chances de sobrevivência. Além dos dados paleontológicos descritos por van Valen, existem poucas evidências de uma longa e contínua coevolução entre predadores e presas.

Todos os exemplos de coevolução que descrevemos até agora diziam respeito a interações interespecíficas; no entanto, a definição de coevolução faz referência direta a um processo de influência dessas interações sobre a composição genética das espécies. De fato, existem poucos exemplos que exploram as bases genéticas da coevolução. Um resultado genético interessante é a descrição de sistemas gene-gene envolvidos na interação entre parasitas e hospedeiros. Esse é o caso da relação entre plantas e fungos patogênicos. Em plantas de cultivo, alelos dominantes têm sido identificados em vários locos, o que confere resistência ao ataque de fungos. Para cada um desses alelos têm sido identificados alelos recessivos que conferem ao fungos a capacidade de superar a resistência das plantas. Outro exemplo notável é aquele das borboletas miméticas. *Heliconius erato*, uma borboleta impalatável, apresenta populações geográficas que diferem no padrão de manchas nas asas. Esse padrão é regulado por um conjunto de oito locos. A borboleta mimética *H. melpomene* apresenta um padrão de variação geográfica que coincide com aquele de *H. erato* que é, também, regulado geneticamente.

E para não dizer que não falei das flores: Que podemos dizer sobre o efeito da coevolução sobre a estrutura das comunidades? Muito pouco! Como já vimos, os efeitos da coevolução tanto podem significar maior estabilidade das espécies (como no caso do deslocamento de caracteres) quanto provocar a extinção das competidoras. Como os processos ecológicos ocorrem em tempo menor do que os evolutivos, é provável que eles tenham um papel mais relevante na estruturação das comunidades. Por exemplo, as variações de tamanho populacional ocorrem mais rapidamente do que aquelas relacionadas à composição genética das populações. Por isso, se existe algo de seguro para se dizer nesse campo, é que é aqui que a ausência de uma síntese entre a teoria genética e a teoria ecológica se faz mais sentir!

CONCLUSÃO

A hipótese nula nos estudos de Genética Ecológica é sempre a explicação neutralista. A utilização do argumento de que a seleção natural é a força determinante das alterações na composição genética das populações depende de observação cuidadosa que possa refutar a hipótese nula. Como vimos nesta aula, a Genética Ecológica representa uma tentativa de estudar os organismos sob uma perspectiva interdisciplinar, sendo, portanto, um estudo complexo, demorado e dispendioso. Ainda assim, representa belo exemplo de engenho e criatividade na resolução de problemas evolutivos.

Com esta aula, terminamos o ciclo seleção natural!

RESUMO

A Genética Ecológica está preocupada em demonstrar a ação da seleção natural e o seu modo de operação em populações naturais. Por conta disso, ela tem muito em comum com o programa selecionista de pesquisas, embora não seja a mesma coisa. O Selecionismo é uma hipótese, enquanto a Genética Ecológica, um campo de estudos. Entre os problemas que têm sido trabalhados, encontramos aqueles que tentam demonstrar a correlação entre variação gênica e variação ambiental, tais quais os modelos de grão ambiental, clines adaptativos, efeitos da poluição etc. Diretamente relacionado com a questão da variação gênica está o problema da origem e manutenção do sexo no mundo biológico. Geralmente, se assume que a reprodução sexuada é uma coisa boa para as espécies porque ela aumenta a variação gênica; entretanto, os custos associados ao sexo são grandes. Desde a década de 1950, com o modelo Fisher-Müller, procura-se uma explicação para esse fenômeno, mas parece que as vantagens conferidas pela recombinação e o incremento da variação gênica são menores que as desvantagens. Para que o sexo tenha evoluído, ele deve ter começado em organismos com alta fecundidade, nos quais um excesso reprodutivo podia permitir as altas taxas de seleção necessárias para favorecer uma estratégia de recombinação. Contudo, ainda existe pouca informação sobre os processos que possibilitaram a origem e evolução da reprodução sexuada.

Outra questão, muito importante, diz respeito à possibilidade de um processo evolucionário, no qual uma espécie evolui em resposta à evolução de outra, que evolui em função da evolução da primeira, e assim por diante; ou seja, um processo de coevolução. O estudo da coevolução esbarra em um problema sério: precisa realizar a síntese de duas teorias independentes (a teoria genética da evolução e a teoria ecológica da estrutura de comunidades). Exemplos de processos coevolucionários têm sido descritos em relação à evolução da generalidade ou da especialização na utilização de recursos, deslocamento de caracteres em espécies simpátricas, relação predador-presa, mimetismo etc.

No que diz respeito aos efeitos da coevolução sobre a estrutura de comunidades, existe pouca informação. É provável que os processos ecológicos tenham um papel mais relevante na estruturação das comunidades do que os processos evolutivos; parece evidente, porém, que existe um longo caminho para ser percorrido até que possamos entender melhor as interações entre processos evolutivos e ecológicos na estruturação das comunidades biológicas.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Com o agravamento dos problemas ambientais causados pela sociedade moderna, tem se desenvolvido muito a preocupação com a conservação dos recursos naturais. Na próxima aula, você estará estudando a Genética da Conservação, ou seja, a aplicação de muitas das teorias e técnicas que você aprendeu em Evolução para conservação e manejo da diversidade biológica.

ATIVIDADES FINAIS

1. Diferencie Selecionismo de Genética Ecológica.

RESPOSTA

1. O Selecionismo tenta explicar a origem e manutenção da variação gênica pela ação da seleção natural; é uma explicação geral para o fenômeno dos altos níveis de variação gênica encontrados nas populações naturais. A Genética Ecológica está preocupada com a ação da seleção natural em populações naturais. Ela quer observar, medir e entender a ação da seleção natural; não é uma explicação geral, mas um campo de estudos.

COMENTÁRIO

Esta questão demanda de você uma boa compreensão do que vem a ser tanto o Selecionismo quanto a Genética Ecológica. Se você conseguiu respondê-la de maneira adequada, então já está distinguindo domínios adequadamente.

2 . Você está estudando os efeitos da poluição sobre a variação gênica, usando uma espécie de cracas como modelo. O seu estudo inclui vários portos brasileiros. Os resultados são contraditórios: ora indicam uma correlação, ora não. Como você justificaria os seus resultados?

RESPOSTA

2. Justificaria os resultados devido ao fato de que a poluição é um evento multifatorial. Os efeitos observados em um porto podem ser causados por um agente poluente que esteja ausente em outro porto. Do mesmo modo, as correlações podem ser produzidas por uma combinação complexa de poluentes em dada região.

COMENTÁRIO

A leitura atenta desta aula levou você a responder facilmente essa questão. Caso tenha tido dificuldade em respondê-la, isto indica que você deve reler o item sobre Genética e Poluição com mais atenção.

3. Quais os problemas que os modelos para a evolução da reprodução sexuada enfrentam?

RESPOSTA

3. A recombinação produzida pela reprodução sexuada só oferece vantagens seletivas em condições de variação ambiental, seja no tempo (flutuação ambiental) seja no espaço (microambientes) e, mesmo nesses casos, depende de condições especiais como, por exemplo, a adaptação produzida por recombinação de alelos em apenas um loco. A adaptação, que é o efeito da combinação de diferentes alelos em vários locos, é desfeita pela recombinação. Para que o sexo tenha evoluído, ele deve ter começado em organismos com alta fecundidade, nos quais um excesso reprodutivo podia permitir as altas taxas de seleção necessárias para favorecer uma estratégia de recombinação. Dessa forma, a reprodução sexuada parece apresentar mais desvantagens que vantagens.

COMENTÁRIO

Se você teve sucesso em resolver esta questão, está alcançando os objetivos desta aula e de toda a disciplina de Evolução: desenvolver a capacidade de argumentação com os argumentos evolutivos.

4. Quando a competição entre espécies é menor que a competição entre os indivíduos dentro da própria espécie, pode-se dizer que as espécies coexistem de modo estável. No caso contrário, uma das conseqüências possíveis é a extinção de uma das espécies. Alternativamente, pode haver o Deslocamento de Caracteres. Explique o que vem a ser isso.

RESPOSTA

É quando a divergência entre populações de espécies simpátricas é maior do que entre populações das mesmas espécies em alopatria. Isto se deve à ação da seleção natural para diminuir o efeito da competição interespecífica.

COMENTÁRIO

Questão simples. Não deve ter oferecido nenhuma dificuldade na sua resolução. A primeira parte da resposta é óbvia; a segunda não é obrigatória, mas está relacionada à sua necessidade, ou não, de explicar as evidências.

AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula não apresentou muita teoria; ela foi muito mais ilustrativa, com a exposição de uma série de exemplos sobre os estudos dedicados a entender as relações entre as populações naturais e o ambiente. Porém, era preciso que você soubesse a teoria! Se você teve algum problema para compreender esta aula, leia, com mais atenção ainda, os pontos que não ficaram claros, porque, agora, você tem de descobrir também em que ponto do caminho você deixou a teoria. De maneira geral, será fácil saber disso, uma vez que as aulas anteriores estão sempre indicadas no texto.