

GENÉTICA DE POPULAÇÃO E CONSERVAÇÃO DAS ESPÉCIES

META

Descrever os princípios da variabilidade genética;
reconhecer o princípio e a Lei de Hardy-Weinberg para populações estáveis;
aplicação do princípio da deriva genética para pequenas populações;
teoria da conservação das espécies;

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:
descrever os princípios da variabilidade genética;
reconhecer o princípio e a Lei de Hardy-Weinberg para populações estáveis;
aplicação do princípio da deriva genética para pequenas populações;
teoria da conservação das espécies.

MUTAÇÃO E VARIABILIDADE GENÉTICA

Provavelmente, durante seu curso de biologia você aprendeu que a informação genética da maioria dos seres vivos está contida na molécula de DNA e que a variação genética é causada por mudanças nos nucleotídeos dessa molécula. Os nucleotídeos são as unidades que compõem o DNA, conhecidas como adenina, timina, citosina e guanina e, são importantes para codificar os aminoácidos que compõem as proteínas.

Cada aminoácido está codificado por uma ou mais sequências únicas de três nucleotídeos, denominados códons. Vários códons podem especificar o mesmo aminoácido, por exemplo, a leucina pode ser codificada por seis diferentes sequências de códons: AAT, AAC, GAA, GAG, GAT e GAC.

Entretanto, vários tipos de erros podem ocorrer na sequência dos nucleotídeos do DNA, isto é, nos códons. O mais comum deles é a substituição de um único nucleotídeo numa sequência de DNA, podendo alterar o código de uma trinca de bases e levar à substituição de uma trinca por outra. Mas, deleções, adições e rearranjos também ocorrem. Tais erros podem ser causados aleatoriamente e são chamados de mutações.

As mutações podem ser benéficas a um organismo, entretanto, tendem a ser mais maléficas do que benéficas. Isso porque ao longo da evolução, a seleção natural eliminou a maioria dos genes que não se adaptavam ao ambiente. Por esse motivo, qualquer nova variação no DNA tem mais possibilidade de romper a interação bem afinada entre um organismo e seu habitat.

Porém, quando a relação entre o organismo e o ambiente muda, as mutações têm mais probabilidade de serem benéficas. Então, se as novas mutações forem adaptativas às condições ambientais elas serão mantidas, caso não sejam elas serão eliminadas da população pela seleção natural.

Para qualquer nucleotídeo, essas mutações ocorrem numa taxa muito baixa, mas quando pensamos que um organismo complexo pode ter centenas de milhares de nucleotídeos, significa que em um genoma existem várias mutações.

Fonte de variabilidade genética, as mutações originam novos alelos entre os indivíduos de uma população. Enquanto a mutação gênica é a fonte primária da variação genética, a recombinação é um mecanismo que reorganiza os genes já existentes nos cromossomos. O mecanismo primário de recombinação genética é a reprodução sexuada. Os genes são transmitidos de geração em geração, ao acaso e em novas combinações de alelos. É do genótipo dos progenitores que deriva, ao acaso, o genótipo dos descendentes. Ou seja, a recombinação de genes herdada de cada genitor pode resultar em novas combinações de genes sobre as quais a seleção agirá. Quanto maior o número de genes que constituem o genótipo de uma população, maior a probabilidade de existir variação na geração seguinte.

A LEI DE HARDY-WEINBERG

Existe um princípio importante na genética de populações sobre a frequência dos alelos e genótipos. Tal princípio é denominado de Lei de Hardy-Weinberg e diz que a frequência dos alelos e dos genótipos permanecem constantes de geração para geração em uma população com:

1. Um número grande de indivíduos ou população infinita;
2. Presença de acasalamento aleatório;
3. Ausência de seleção natural. Todos os indivíduos são igualmente viáveis;
4. Ausência de mutação;
5. Ausência de migrações entre populações.

A importante descoberta de Hardy e de Weinberg mostrou que se não existissem fatores evolutivos atuando sobre uma população, as frequências gênicas permaneceriam inalteradas e as proporções genotípicas atingiriam um equilíbrio estável, mostrando a mesma relação constante entre si ao longo do tempo.

Quando uma população existe num equilíbrio de Hardy-Weinberg, as proporções de homozigotos e heterozigotos assumem valores de equilíbrio que podemos calcular a partir das proporções de cada alelo na população.

Consideremos que uma população hipotética tenha as cinco características descritas acima e que, nessa população, um determinado gene *A* tenha dois alelos *A* e *a*. O alelo *A* ocorre na proporção *p* e o alelo *a* ocorre na proporção *q* ($p + q = 1$ e, portanto, $q = 1 - p$). Quando os gametas carregando estes alelos se encontrarem produzirão zigotos *AA*, *Aa* e *aa*. A formação desses indivíduos se dará da seguinte maneira:

	p	q
	A	a
p A	AA	Aa
	p²	pq
q a	aA	aa
	qp	q²

Observe *A* se encontra com *A* para formar *AA* com probabilidade $p \times p = p^2$. *p* é a probabilidade de *A* e p^2 é a probabilidade de *AA*. Do mesmo modo se formarão *Aa* e *aa* com probabilidades $2pq$ e q^2 . As probabilidades p^2 , $2pq$ e q^2 descrevem as frequências genotípicas quando *A* e *a* se encontram aleatoriamente.

Note que, matematicamente:

$$(p + q)^2 = (p^2 + 2pq + q^2)$$

onde p e q são frequências alélicas.

As proporções de todos os genótipos na população somam 1. Ou seja, $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Essas proporções vêm das probabilidades de que cada tipo de zigoto será formado de uma combinação ao acaso de quaisquer dois gametas. Contudo, a maioria das populações naturais se desvia do equilíbrio de Hardy-Weinberg. Os fatores que podem alterar a frequência gênica de uma população são:

Processos Sistemáticos: aqueles cuja alteração na frequência gênica podem ser conhecida, tanto em termos de magnitude quanto em direção. Considera-se como processos sistemático a seleção, migração e mutação.

Processos Dispersivos: aqueles em que é possível conhecer apenas a magnitude da alteração da frequência, mas não a direção em que ela foi alterada. Como processo dispersivo é considerado a oscilação genética ou amostragem.

DERIVA GENÉTICA

A deriva genética é um efeito ocasionado pelo puro acaso, uma flutuação estatística na frequência de genes de uma população. É uma mudança nas frequências de alelo devida às variações randômicas na fecundidade e na mortalidade de uma população.

Suponha que, em uma população de 50 pessoas, você tenha um alelo raro, um gene mutante só seu. A frequência deste alelo seria de $1/(2 \times 50) = 1\%$ (lembre-se de que cada pessoa possui dois alelos de cada gene). Digamos que você tenha dois filhos, mas esse gene não passou para nenhum de seus filhos, já que apenas metade de seus cromossomos vai para cada filho. Caso isso aconteça e você morra sem ter passado o gene raro para seus filhos, a frequência deste alelo raro passou de 1% para 0% e foi eliminado do “pool” genético da população que você estava. Note que, mesmo que este alelo fosse benéfico, pelo efeito da aleatoriedade, ele não foi passado para a próxima geração. O gene raro foi extinto pelo acaso, ou seja vítima da deriva genética.

Os maiores efeitos da deriva genética ocorrem em pequenas populações. Isto ocorre porque uma mesma variação numérica na quantidade de um alelo numa população representa um percentual maior quanto menor for o tamanho da população. Por exemplo, se 10 pessoas possuem uma cópia de um alelo, numa população de 20 pessoas, a frequência deste alelo seria de 25%; mas se a população fosse de 100 pessoas a frequência seria de apenas 5%.

Porém, o contrário também pode acontecer. O alelo pode aumentar a sua frequência, por puro acaso, até que todos os habitantes o possuam em homozigose. Neste caso, diz-se que o alelo se fixou na população. Chama-se de eventos fundadores o que ocorre quando um alelo se fixa, por efeito desta oscilação genética aleatória, numa pequena população. Então, mesmo que a população venha a crescer, todos os habitantes herdarão este gene (independentemente deste gene ser maléfico ou não ao seu portador).

A taxa de fixação de alelos está inversamente relacionada com o tamanho da população. Assim, a variação genética diminui mais rapidamente ao longo do tempo nas populações pequenas do que nas grandes.

A persistência de um tamanho pequeno da população resulta numa perda adicional de variação genética devido à deriva genética. Essa situação é conhecida como gargalo populacional. Os guepardos no leste da África, por exemplo, virtualmente não apresentam nenhuma variação genética, sugerindo que a população recentemente passou através de um gargalo populacional severo.

Para as populações naturais, os eventos fundadores e os gargalos populacionais trazem consequências quando ocorre a fragmentação de uma população em pequenas subpopulações, uma vez que pode acabar por restringir a resposta evolutiva das subpopulações às pressões seletivas do ambiente, tornando-as vulneráveis à extinção.

CONSERVAÇÃO DAS ESPÉCIES

A espécie é a unidade taxonômica mais relevante para a Biologia da Conservação, mas também a mais polêmica para os taxonomistas. Apesar da lógica intrínseca aparente da definição de espécies baseada principalmente em suas características morfológicas (aparência), a variação natural de organismos tende a ser contínua, e não categórica. O próprio Darwin sustentava que espécies não eram entidades reais, e que os biólogos aplicavam nomes às diferentes espécies apenas por conveniência. A seleção natural pode até favorecer o processo de especiação (a formação de novas espécies a partir de ancestrais diferentes), mas não depende dele. Depende apenas da variação de indivíduos.

Apesar de tudo, a classificação taxonômica de organismos é essencial para o trabalho do biólogo, que precisa dar “nomes aos bois”. O sistema padrão foi desenvolvido por Carl Linné na segunda metade do século dezoito, e consiste basicamente em uma hierarquia de categorias (táxons ou taxa), na qual a espécie ocupa o nível inferior. No nível mais alto, temos o Reino, seguido por Filo, Classe, Ordem, Família e Gênero. Em algumas classificações, entram outros tipos de taxa, como tribos, ou subdivisões dos taxa principais (subordem, subfamília, etc.). Alguns taxonomistas utilizam, por exemplo, a categoria subespécie, mais polêmica ainda do que a espécie, mas também muito pouco popular entre os conservacionistas.

Por tradição, a nomenclatura científica de espécies é feita em Latim, seguindo regras formais estabelecidas através de conselhos de especialistas (veja “International Code of Zoological Nomenclature”), visando principalmente evitar que dois taxa recebam o mesmo nome. O nome científico de uma espécie é sempre apresentado em itálicos, e é formado pelo nome do gênero (com letra maiúscula) seguido pelo nome da espécie (com letra minúscula). Ou seja, a espécie *Homo sapiens* é a espécie conhecida como “sapiens” que pertence ao gênero *Homo*. *Homo* tem, ou pelo menos tinha, outras espécies, como *Homo habilis* e *Homo erectus*. Por conveniência, o nome genérico pode ser abreviado, p.ex. *H. sapiens*, mas somente depois de ser citado por extenso.

Pelas regras, o nome genérico tem que ser único (como existem dezenas de milhares de gêneros, quem for nomear um gênero novo tem que ser muito bem informado), mas o nome específico pode ser usado para espécies de gêneros diferentes. Assim, muitas espécies têm o nome darwini, que significa “a espécie do Darwin”, em homenagem ao grande pensador, mas sempre em gêneros diferentes. Só pode existir um gênero com o nome Darwin, entretanto.

Como na “conveniência” do Darwin, o propósito principal dos nomes científicos é de garantir a consistência entre trabalhos, criando um consenso universal. Um mesmo tipo de organismo pode ter muitos nomes diferentes, não somente em línguas distintas como também entre populações locais. No Brasil, por exemplo, “mico” é um nome dado a vários tipos de macacos, dependendo da região do país. Existem os mico-leões, os micos, conhecidos também por sagüi ou sauim, e os micos que são, na verdade, macacos-prego. Às vezes, a sabedoria popular é diferente da científica. Muitas pessoas acreditam que onças pintadas e pretas são membros de espécies diferentes, por exemplo, e às vezes até alocam machos e fêmeas a espécies diferentes, quando apresentam morfotipos distintos.

O nome científico evita qualquer confusão em relação à identificação de uma espécie, qualquer seja a língua ou origem cultural da publicação em questão. Entretanto, é importante lembrar que a tradição de Linné é “criacionista”, ou seja, que segue a filosofia que as espécies foram criadas por um poder maior, e que são fixas e permanentes. Obviamente, o surgimento do pensamento evolutivo desafiou este ponto de vista, criando um conflito considerável entre as categorias taxonômicas estáveis e o processo dinâmico da evolução, através do qual as espécies surgem.

Podemos imaginar espécies como curvas de sino, nas quais a grande maioria dos indivíduos apresentam características “típicas”. O problema, do ponto de vista taxonômico, são os indivíduos atípicos nas caudas da curva, que podem se sobrepor – em maior ou menor grau – com as caudas das curvas de outras espécies. Estas características podem ser morfológicas, mas também fisiológicas ou genéticas, ou até comportamentais.

Dependendo do caso, as características morfológicas podem não constituir o melhor meio para a definição de uma espécie. *Homo sapiens* é um bom exemplo aqui, pois a considerável variação entre raças geográficas tem sido interpretada – em épocas menos esclarecidas, felizmente – como evidência da existência de espécies distintas. Nossa espécie nem é tão incomum neste sentido, pois existem várias outras, geralmente com distribuição geográfica relativamente extensa, que exibem padrões de variação morfológicas individuais ou geográficos consistentes com variação interespecífica. No extremo oposto, existem espécies “crípticas” que dividem uma mesma morfologia externa, mas que são muito diferentes em sua morfologia interna, fisiologia ou constituição genética.

Podemos resumir as muitas definições de espécie já propostas na literatura (veja algumas citações no Apêndice) em cinco conceitos básicos com aceitação mais ampla atualmente (Tabela 1). Apesar de suas dificuldades, principalmente em relação à confirmação do isolamento reprodutivo, o conceito biológico de espécie (CBE) é o mais aceito entre os biólogos e, de certa forma, o mais importante para a Biologia da Conservação. Mayr (1942, p. 120) definiu espécies biológicas como: “grupos de populações naturais entre as quais existe cruzamento real ou potencial, e que são isoladas em termos reprodutivos de outros grupos semelhantes”. O aspecto mais importante aqui é o fato de que a espécie é caracterizada por diferenças genéticas que a impede de trocar genes com outras espécies sob condições naturais. Ou seja, genes que surgem em uma espécie não podem se espalhar para outras espécies.

Tabela 1. Os cinco conceitos de espécie mais relevantes na atualidade.

Conceito	Pontos:	
	Positivos	Negativos
Fenético ou taxonômico	Corresponde com o modo em que as pessoas reconhecem espécies; Funciona bem para organismos sexuais e assexuais; Se aplica ao registro fóssil.	Nenhuma ligação com a genética
Biológico	Baseado em um critério empírico inconfundível; Encaixa com a genética de populações; Fornece uma base conceitual para a especiação.	Aplicável somente no presente; Não se aplica a organismos assexuais; Contrariado pelas espécies em “anel”.
Reconhecimento (de parceiros reprodutivos)	Encaixa com a genética de populações; Complementa o conceito biológico; Pode ser determinado mais facilmente do que o potencial de reprodução.	Mais difícil determinar os mecanismos de isolamento.
Ecológico	Baseado em um corpo de dados ecológicos considerável, que indica que espécies ocupam “zonas adaptativas” determinadas pelos recursos explorados e os habitats ocupados pela espécie.	Ligação fraca com a genética; Ligação rígida com o nicho ecológico (que pode mudar ao longo da vida do organismo).
Cladística	Dimensão evolutiva clara; Pode usar todo tipo de evidência; Especialmente útil em estudos paleontológicos.	Nenhuma ligação com a genética de população; Requer dados muito detalhados para revelar linhagens.

O CBE ganhou ampla aceitação em função principalmente de sua objetividade, mas é de difícil implementação na prática. O caso mais problemático é a ocorrência em simpatria (distribuições geográficas sobrepostas) de espécies putativas. No caso, a ausência de morfotipos intermediários seria, aparentemente, uma boa evidência apoiando a existência de espécies distintas, mas exemplos da ocorrência de morfotipos distintos dentro de uma única população reprodutiva implica na necessidade de informações genéticas para a confirmação de seu status. Algumas mímicas Batesianas são polimórficas, por exemplo, e algumas espécies de peixes da família Cichlidae exibem polimorfismo acentuado.

No caso de espécies que ocorrem em parapatria – onde suas distribuições geográficas são vizinhas em contato, mas teoricamente sem sobreposição – é necessário ter conhecimento detalhado da zona de contato para confirmar a ausência de transferência de genes. No caso de espécies que ocorrem em alopatria – distribuições sem contato – pode ser praticamente impossível confirmar se podem trocar genes sobre condições naturais. No caso de fósseis, obviamente, a classificação de espécies só pode ser realizada baseada em critérios morfológicos arbitrários (conceito fenético) ou através de análises cladísticas.

Na prática, então, espécies são quase sempre reconhecidas através de sua morfologia, embora a morfologia não é necessariamente um bom indicador da existência de uma espécie biológica. Em alguns casos, espécies-irmãs podem ser praticamente indistinguíveis baseado em sua morfologia externa, mas totalmente incapazes de trocar genes. Por outro lado, grupos com fenótipos bem distintos podem trocar pelo menos alguns genes, exemplo de *Mus musculus* e *Mus domesticus* (Gyllenstein & Wilson, 1987). Apesar de suas limitações de aplicação, o conceito biológico de espécie ainda oferece a melhor opção para a investigação do processo de especiação.

O problema básico do CBE – de comprovar o isolamento – é acentuado no caso de populações naturais, e pior ainda quando se trata de espécies ameaçadas, onde qualquer manipulação ou experimentação pode ser extremamente prejudicial para as populações remanescentes (e até proibidas por lei). Voltando ao exemplo de *H. sapiens*, mesmo para esta espécie muito bem conhecida, poderia ser muito difícil comprovar empiricamente o padrão de isolamento reprodutivo exigido pelo conceito teórico. Um biólogo extraterrestre poderia comprovar com uma certa facilidade que indivíduos morfologicamente diferentes de origem africana, européia e asiática conseguem cruzar e produzir prole fértil, mas em casos mais específicos, como um pigmeu e um esquimó, por exemplo? Se não existem casos documentados, poderia ser extremamente difícil comprovar empiricamente que exista a possibilidade de reprodução entre indivíduos destes dois grupos. O biólogo ET poderia até jogar um casal numa gaiola e esperar para ver, mas será que conseguiria um resultado positivo? Afinal, seres humanos são um pouco complicados, principalmente quando o assunto é reprodução.

Também, como comprovar definitivamente o isolamento reprodutivo de *H. sapiens* em relação à espécie filogeneticamente mais próxima, *Pan troglodytes*? A mera idéia gera risadas, mas sabemos que já foram cruzadas espécies muito mais distintas, geneticamente falando, então por quê não estas duas?

Este exemplo pode parecer um pouco absurdo, mas serve para esclarecer as dificuldades práticas envolvidas na aplicação do conceito de espécie biológica a um caso real. Ou seja, é simples concluir que o mico-leão e o lobo-guará são espécies distintas, mas duas populações isoladas de loboguarás, ou o mico-leão-dourado e o mico-leão-de-cara-dourada?

Na prática, é quase impossível fornecer ao taxonomista um conjunto de dados adequado para a identificação definitiva de espécies, e a literatura especializada é cheia de exemplos de mudanças de classificação, até mesmo trocas de opinião do mesmo cientista. Mesmo com todos os dados possíveis, ainda existem diferenças de opinião científica como, por exemplo, o grau de diferenciação genética que caracteriza a distinção entre espécies. Para os taxonomistas, toda a polêmica e a evolução das abordagens de análise filogenética fazem parte da disciplina acadêmica, mas isto significa só problema para os biólogos da conservação, que necessitam de classificações definitivas para garantir a eficácia das estratégias de manejo desenvolvidas.

POR QUÊ ESPÉCIES SÃO TÃO IMPORTANTES?

Qualquer taxon superior na hierarquia de classificação, como família ou ordem, é composto por pelo menos uma espécie. Somente as espécies constituem grupos reais de organismos, os taxa superiores são apenas agrupamentos organizacionais de taxa inferiores. Embora nem sempre compatíveis na prática, as espécies representam as unidades básicas da evolução. As espécies que são extinguidas, os taxa superiores desaparecem quando não têm mais espécies componentes.

As espécies são importantes para a Biologia da Conservação justamente por causa disto, então, ou seja, por são as unidades básicas da evolução, processo que envolve tanto a especiação como a extinção de espécies. Também, aplicando o CBE, é claro que as espécies são geneticamente distintas e, teoricamente, únicas, embora é claro que existe também muito sobreposição na composição genética até de espécies com parentesco muito distante.

Até certo ponto, a importância das espécies para a Biologia da Conservação é da mesma “conveniência” que Darwin procurava, ou seja, é necessário classificar as entidades com as quais vamos trabalhar. O ideal seria que a classificação refletisse fenômenos reais da natureza, mesmo que a própria natureza não se “preocupa” com a formação de categorias lógicas. Na verdade, alguns autores sustentam que a classificação em espécies é pouco relevante, e que os grupos mais importantes para a ecologia e a conservação são populações, que representam entidades genéticas distintas, ou “demes”.

As Subespécies e a “Política” de Especiação

Tradicionalmente, os taxonomistas tendem a migrar em direção a um dos extremos da dicotomia “lumpers and splitters”. Os lumpers são conservadores, que dão pouca importância à variação encontrada dentro de um grupo de organismos, e geralmente favorecem classificações com poucas taxa, ou muitas divisões subespecíficas. Esta abordagem reflete uma filosofia mais organizacional, na qual a classificação dos organismos pode ser mais importante do que as relações funcionais e filogenéticas entre elas.

Já os splitters são mais radicais, e defendem a aplicação do status de espécie a qualquer grupo que exibe características distintas. Ao contrário dos lumpers, que tendem a utilizar os conceitos fenético ou cladística, os splitters se baseiam mais no CBE e conceito ecológico. Deste ponto de vista, categorias como a subespécie são pouco úteis, principalmente porque, se já é difícil chegar a um consenso sobre o conceito de espécie, é praticamente impossível encontrar uma definição aceitável de subespécie.

Obviamente, como fazem parte de uma espécie, subespécies não podem ser isoladas reprodutivamente uma da outra como definido no conceito biológico de espécie. Na prática, então, só podem ser definidas em relação a características morfológicas, principalmente, embora variáveis ecológicas ou geográficas podem ser relevantes. Aliás, uma das características das subespécies que é possível definir com segurança é que não podem ser simpátricas (ter distribuições coincidentes). Neste caso, devem ser classificadas como espécies distintas, de qualquer forma. Na prática, então, a categoria subespécie, embora incluída formalmente no esquema taxonômico tradicional, é praticamente sinônima de raça geográfica, ou até variedade.

A categoria também é pouco útil para a Biologia da Conservação, embora pode ser importante, às vezes, reconhecer variações funcionais entre populações distintas de uma mesma espécie. Devido à importância da categoria de espécie para a conservação, existe atualmente uma corrente de pensamento muito forte a favor dos splitters, ou seja, a valorização de variações entre formas na identificação de espécies, e praticamente a eliminação da categoria subespécie. Neste caso, a tendência maior é de “split”, mas geralmente a partir de características morfológicas, ao contrário de genéticas ou ecológicas.

Isto pode ser visto como um processo mais político do que biológico, e também mais perigoso do que sensato. Abandonar princípios teóricos sólidos

dos – mesmo que problemáticos – a favor da busca por atenção e recursos para a conservação não pode ser um caminho muito saudável.

Como Espécies são formadas?

Aceitando o conceito biológico de espécies, a formação de espécies novas – a especiação – depende do surgimento de isolamento reprodutivo. O problema é que genes que promovem este isolamento sofrerão seleção negativa quando raros, o que torna sua integração na população quase impossível. No caso mais simples, heterozigotos para algum loco ou rearranjo cromossômico são menos viáveis ou férteis. O isolamento pós-fertilização pode também surgir em função da separação de conjuntos de genes co-adaptados.

Dificuldades semelhantes surgem em relação à evolução de barreiras pré-acasalamento. É necessário, por exemplo, que as características secundárias masculinas evoluam em conjunto com a preferência das fêmeas pelas mesmas, e qualquer mudança em uma ou outra resultará em seleção negativa. Inovações por parte dos machos que são menos atraentes para as fêmeas não serão estabelecidas na população. Entretanto, existem controvérsias a respeito da evolução de preferências femininas, e parece provável que a evolução de mecanismos de isolamento pré-acasalamento é mais acessível do que a de mecanismos pós-fertilização.

Quando duas populações ocupam partes distintas de uma distribuição geográfica contínua, serão separadas por uma zona de hibridização estável, na qual a seleção contra os híbridos será contrabalanceada pela dispersão, levando a uma redução de aptidão média. Neste caso, as espécies ocupam equilíbrios (= picos adaptativos) distintos, que são estáveis frente ao surgimento de mutações e da introdução de genes de outras populações. Neste cenário, a questão de especiação é reduzida para o problema de como uma única população consegue se dividir em duas populações distintas, ocupando picos adaptativos distintos.

Com exceção de plantas poliplóides, espécies relacionadas são geralmente diferenciadas em muitos locos genéticos, o que indica que o isolamento reprodutivo geralmente evolui através de uma série de pequenos passos, ao contrário dos pulos de “monstros esperançosos”. Na maioria dos casos, o número de diferenças genéticas entre espécies filogeneticamente próximas é expressivo. Nos poucos casos onde foi possível estimar o número de genes que causam isolamento, o valor é relativamente grande, sendo de cerca de 300 genes no caso dos sapos *Bombina bombina* e *Bombina variegata* (Szymura & Barton, 1986), por exemplo.

Esta base poligênica da especiação sugere que a especiação pode ocorrer como resultado de uma série de mudanças através de vales adaptativos rasos, embora isto implica em certas complicações para análises biogeográficas. Ao contrário da representação padrão, de uma bifurcação abrupta, uma população é composta por uma coleção de linhagens emaranhadas, com cada linhagem representando a passagem de um único gene através das gerações.

Cann et al. (1987), por exemplo, seguiram a linhagem do DNA mitocondrial humano até uma única mulher que vivia há aproximadamente 100.000 anos atrás. Entretanto, a reprodução sexual garante que genes diferentes serão derivados de ancestrais diferentes, e que haverá um processo contínuo de recombinação de linhagens de genes. Ao contrário da bifurcação abrupta, então, a especiação surge a partir da separação de dois correntes complexos de linhagens.

Na escala de tempo em que trabalham os biogeógrafos históricos, entretanto, este processo pode parecer na forma de uma bifurcação limpa. Este padrão fica ainda mais claro no caso de taxa superiores. As evidências disponíveis de populações atuais em processo de hibridização/especiação – como *Mus musculus*/*M. domesticus* indicam que a formação de espécies acontece em uma escala de milhões de anos.

MODOS DE ESPECIAÇÃO

DERIVA ALEATÓRIA

Como é que populações chegam a se diferenciar, frente à oposição da seleção natural? A abordagem mais simples, e talvez a mais popular também, é o processo de deriva aleatória de amostragem em populações de pequeno tamanho. A deriva ocorre em qualquer população natural, os melhores exemplos são a flutuações de doenças hereditárias em populações humanas pequenas. Entretanto, ainda existe muita controvérsia sobre sua significância em relação a outros processos, e especialmente, sua importância para a especiação.

Evolução cromossômica: um rearranjo pode impedir a disjunção no meiose de heterozigotos. A probabilidade de estabelecer um rearranjo que reduz a fertilidade por um fator s em uma população (“deme”) de N indivíduos diminuirá exponencialmente com Ns , e fica praticamente anulada quando $Ns > 20$ (Wright, 1941). Supondo que novos cariótipos são espalhados através da extinção e recolonização aleatória de demes isolados, a taxa evolutiva da espécie será igual à de um único deme. Em mamíferos, por exemplo, fusões cêntricas causam uma perda de fertilidade de $s = 0,05-0,20$, e surgem espontaneamente com $\mu = 10^{-3}-10^{-4}$. Com isto, acumulam em espécies a uma taxa de $10^{-6}-10^{-7}$ por ano. Se a deriva, extinção e recolonização forem responsáveis pelo estabelecimento e dispersão destas mutações, o tamanho efetivo de demes locais teria que ser na faixa de 30 a 200 indivíduos. Nos insetos, a taxa de acúmulo de fusões cêntricas é muito menor, o que implica em demes de tamanho maior, da faixa de 200 a 800 indivíduos.

Estes cálculos demonstram que a deriva simples é uma explicação plausível para a evolução cromossômica. Entretanto, quase sempre inex-

istem dados confiáveis sobre o tamanho real de demes, taxas de mutação e pressões seletivas na natureza, e nenhuma evidência concreta de como os rearranjos realmente se espalham pelas populações. Desta forma, o apoio para a deriva é enfraquecido.

Uma das razões para apoiar o papel da deriva na evolução cromossômica é que é difícil imaginar outro mecanismo que poderia superar o problema de não-disjunção meiótica. Ganha apoio pelo fato de que polimorfismos cromossômicos são, geralmente, restritos a zonas estreitas de hibridização entre populações homogênicas. Entretanto, na natureza, os efeitos da não-disjunção durante o meiose parecem ser menos importantes do que se esperaria, o que sugere que novos cariótipos podem ser estabelecidos através de seleção simples, sem necessidade da contribuição de deriva aleatória. Mesmo assim, diferenças cariotípicas contribuem apenas uma pequena parte do isolamento reprodutivo de espécies. A evidência melhor para o papel de deriva na especiação é a diversidade acentuada encontrada entre muitas populações pequenas e isoladas (Mayr, 1942).

Um exemplo clássico aqui é a diversidade das moscas-de-fruta, família *Drosophilidae*, no arquipélago havaiano. Centenas de espécies distintas têm evoluído características morfológicas e comportamentais marcantes ao longo de um período relativamente curto (a ilha grande de Hawaii – a mais nova do arquipélago – existe há aproximadamente 700.000 anos). Parece claro que houve muitos eventos de “gargalo de garrafa” ao longo da colonização de novas ilhas e de manchas de hábitat (kipukas de floresta) dentro de uma mesma ilha. Muitos autores citam o efeito de fundador como o fator principal da irradiação diversa dos drosofilídeos havaianos.

É importante lembrar, entretanto, que o efeito fundador envolve uma série de outros processos, além da deriva (e também, que a deriva pode ser importante em populações contínuas). Apesar de ser abordagens distintas, a ambigüidade das evidências é a mesma. Por exemplo, a diversidade genética das populações havaianas de *Drosophila* é semelhante àquela de seus parentes continentais, indicando que qualquer processo de gargalo de garrafa que tenha acontecido teve pouca influência sobre a composição genética das populações.

Em muitos casos, de fato, as evidências indicam o papel de seleção, ao contrário de deriva, como o exemplo clássico das tentilhões de Darwin – *Geospiza* spp. – nos Galápagos. Mesmo as características morfológicas aparentemente bizarras dos drosofilídeos havaianos podem ser interpretadas como sendo adaptações a condições ecológicas locais excepcionais, ou até seleção sexual. A melhor evidência para apoiar a importância da deriva nos processos de evolução cromossômica e especiação é sua correlação forte nos vertebrados. A justificativa óbvia é que populações pequenas e isoladas vão acumular mudanças mais rapidamente.

MUDANÇAS DE SELEÇÃO

Além de deriva, populações podem se mudar para novos picos adaptativos através de mudanças em pressões seletivas. Se a seleção muda por algum tempo ou em um local específico, uma população pode mudar. Mesmo que a pressão seletiva volte à condição original, as populações podem permanecer isoladas. Entretanto, como no caso de deriva, existem poucos exemplos claros deste processo, principalmente porque é muito difícil identificar os fatores seletivos envolvidos.

O caracól *Partula suturalis* é dividido em duas raças, de acordo com a direção da rosca da casca. As duas formas se encontram em uma zona estreita (~1 km) de polimorfismo, na qual as fertilizações entre raças ocorre a uma taxa menor do que aquela esperada por acaso. Além disto, o sucesso reprodutivo é reduzido quando as raças cruzam. Esta combinação de fatores é baseada na incompatibilidade mecânica, e resulta em um isolamento reprodutivo parcial.

A distribuição da forma destra coincide com aquela de uma espécie aparentada, *Partula mooreana*, com rosca sinistra. As duas espécies podem cruzar livremente, mas produzem prole estéril. Quando o cruzamento com *P. mooreana* é comum, o morfotipo destro de *P. suturalis* fica em vantagem, mesmo quando raro, por causa do isolamento parcial em relação a *P. mooreana*. Neste caso, uma mudança nas condições seletivas (a presença de *P. mooreana*) permite à população local mudar para um novo estado (Figura 6.2b), que resulta em isolamento em relação ao morfotipo sinistro.

No caso de mímicas Müllarianas, novos padrões de coloração serão pouco eficientes se não coincidirem com aqueles de espécies venenosas. Entretanto, podem ser fixados desde que o modelo seja bastante comum e que tenha defesas químicas bastante fortes. Isto parece ser o tipo de mecanismo que tenha fixado morfotipos novos em espécies de borboleta como *Heliconius hermathena*.

Nem sempre a distinção entre modelos de deriva e seleção é muito clara. Por exemplo, pressões seletivas que determinam mudanças em uma espécie podem surgir a partir de extinção ou colonização aleatórias de outras espécies. A presença ou não de diferentes modelos miméticos em locais distintos poderá determinar a seleção de morfotipos diferentes. Radiações adaptativas em ilhas oceânicas podem ser determinadas pelas assemblages de espécies diferentes nestas ilhas, ao contrário dos efeitos de deriva.

ACUMULO DE MUTAÇÕES INCOMPATÍVEIS

Alguns modelos dispensam a necessidade da presença de barreiras substanciais para o desenvolvimento de isolamento forte. Nestes modelos, populações podem derivar entre estados alternativos, mas o cruzamento en-

tre populações em estados diferentes produzirá isolamento substancial. Um exemplo de forma geográfica seria as espécies em anel, que são totalmente isoladas e convivem em simpatria em uma região, mas que são ligadas por um gradiente contínua de formas intermediárias em outras áreas.

No caso de seleção estabilizadora, o fenótipo ótimo pode ser produzido por uma variedade de combinações de genes, em qual caso, populações fixadas para qualquer combinação estarão em picos estáveis. Transição entre picos será impedido somente por seleção fraca, mas uma incompatibilidade muito grande pode ser revelada quando combinações diferentes são recombinadas.

Uma segunda situação se refere à seleção sexual. Neste caso, os caracteres masculinos e as preferências femininas podem evoluir até qualquer ponto de equilíbrio. O ponto exato será alcançado por uma população é totalmente arbitrário, porque o nível destas forças opostas é indeterminado. Assim, populações podem derivar entre possíveis pontos del equilíbrio, e isolamento pré-acasalamento substancial surgirá entre populações que, por acaso, alcançam equilíbrios totalmente diferentes.

A GEOGRAFIA DE ESPECIAÇÃO ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA CLÁSSICA

No modelo clássico de especiação alopátrica, alguma barreira externa divide a distribuição de uma espécie em duas áreas grandes, mas totalmente isoladas. As duas subpopulações divergem geneticamente, e quando se encontram novamente, estarão completamente isoladas, ou isoladas o bastante para que a seleção natural reforce o isolamento pós-acasalamento através de mecanismos como diferenças comportamentais. Este modelo é a base da abordagem de vicariância, na qual cada evento de especiação corresponde a alguma disjunção da distribuição da espécie. Esta visão de especiação é um pouco simplificada, entretanto, o que pode ter algumas implicações para inferências biogeográficas.

Os dois problemas principais com este modelo são (a) que a divergência só pode surgir com auxílio de uma barreira física ao fluxo gênico e (b) que as mudanças ocorram dentro de cada área isolada de forma homogênea. Este último pressupõe que as pressões seletivas sejam uniformes ao longo de toda a área isolada, e que a resposta a estas pressões sejam iguais ao longo de toda a área. Aceitando a idéia de que pressões seletivas e variação genética variam entre locais, parece razoável concluir que a divergência possa ocorrer em qualquer lugar dentro da distribuição da espécie, independentemente da presença de barreiras externas.

O modo de especiação mais compatível com este modelo é o tipo “acumulo de mutações incompatíveis”. Cada alelo novo deverá se espalhar rapidamente ao longo da área isolada, e se não surgir um alternativo,

a área evolverá como uma unidade homogênea. As evidências disponíveis para populações naturais não apoiam esta idéia de dispersão rápida de adaptações. Um bom exemplo aqui é a introdução de Wafarin, uma toxina anticoagulante, para controle de ratos na Grã-Bretanha, em 1953. Um alelo que confere resistência surgiu na Escócia em 1958. Um alelo distinto surgiu no mesmo loco em 1960 no País de Gales, e na seqüência, vários outros alelos surgiram. A diversidade de respostas a um agente seletivo sugere que uma espécie com distribuição ampla dificilmente evolverá como uma unidade homogênea.

Uma população de distribuição ampla pode, então, responder de forma heterogênea a seleção ou deriva, levando à diversificação sem a necessidade de barreiras externas. Entretanto, Mayr (1942) argumentou que o fluxo gênico ao longo da distribuição desta espécie impediria o surgimento de isolamento reprodutivo significativo, sendo possível somente variação clinal “insignificante”, do ponto de vista da especiação. A alternativa seria que a divergência seja possível apesar do fluxo gênico, permitindo a ocorrência de especiação em parapatria, sem necessidade de barreiras externas.

ESPECIAÇÃO PERIPÁTRICA

Se uma população pequena fica isolada da distribuição geral de sua espécie, pode ocorrer uma reviravolta genética, que a leva a um estado de integração novo através de um período de instabilidade extrema. A importância da divergência em áreas pequenas e isoladas é evidente em muitos casos de homogeneidade ampla em populações contínuas, que contrasta com a divergência marcada em populações periféricas, mesmo que ocupam ambiente semelhantes. O exemplo mais extremo aqui são as radiações em ilhas.

A questão da evolução de espécies em pequenas populações isoladas se sobrepõe com aquela do papel da deriva no desenvolvimento do isolamento reprodutivo. A especiação peripática pode envolver um gargalo de garrafa abrupto no tamanho populacional, produzindo deriva. Pode também acontecer um gargalo ecológico, resultando em uma amostra limitada e não representativa da espécie. Além disto, o hábitat encontrado em uma dada área pode ser diferente da média encontrada ao longo da distribuição da espécie. Tamanho pequeno de população limitará a gama de mutações novas, resultando em perda de variabilidade genética.

Em alguns grupos taxonômicos, o número de espécies encontradas em ilhas ou arquipélagos tende a ser maior do que em regiões continentais de área semelhante. A taxa de especiação pode ser relativamente alta neste contexto, embora não necessariamente mais alta do que em áreas continentais.

Mas, qual é o mecanismo aqui? Certamente, o gargalo de tamanho populacional, o que resulta freqüentemente em redução de variabilidade

genética em populações de ilhas pequenas. Entretanto, seguindo o modelo de picos adaptativos, este tipo de gargalo não deveria resultar em isolamento reprodutivo acentuado, e em muitas ilhas, a heterogeneidade não é reduzida.

Os efeitos de gargalos ecológicos são mais acentuados do que de tamanho de população, embora geralmente, é difícil identificar os agentes seletivos envolvidos. Funciona tanto em ilhas, como em áreas contínuas, especialmente onde o hábitat ou as densidades populacionais têm uma distribuição heterogênea.

Um dos aspectos mais dificilmente comprovado é a perda de aptidão em espécies isoladas por causa da perda de variabilidade genética e ausência de competição interespecífica. Frequentemente, a introdução de espécies continentais em ilhas tem tido efeitos catastróficos, mas como são, geralmente, muito mais espécies, as chances de uma delas ser bem-sucedida são relativamente grandes. De qualquer forma, introduções entre continentes, como no caso da formação do istmo do Panamá, ou mesmo a colonização humana da Austrália, têm sido igualmente catastróficas.

Em suma, a especiação em pequenas populações isoladas pode ser diferente daquela em áreas contínuas de várias formas. Entretanto, não está claro qual destes fatores é mais importante na determinação de taxas de especiação, nem se o isolamento periférico é uma fonte importante de espécies.

ESPECIAÇÃO PARAPÁTRICA

Ao contrário da peripátrica, a especiação parapátrica é baseada no isolamento de subpopulações localizadas dentro do corpo principal da distribuição geográfica da espécie. Mesmo que a população seja estatisticamente homogênea, surgem sempre variações em padrões de migração e transferência de genes que podem isolar uma área, mesmo localizada dentro da distribuição principal, até como resultado do acaso. Como a divergência pode ocorrer rapidamente, o isolamento aleatório durante um curto período pode resultar no estabelecimento de frequências altas de genótipos novos. Assim, a distinção entre os dois tipos de especiação se torna um tanto arbitrário.

Na verdade, o isolamento parcial e temporário pode ser mais favorável a adaptação e especiação do que a subdivisão completa. Isto porque uma variedade mais ampla de variação genética fica disponível, além do qual, a situação favorece a seleção de genes ao testar diferentes combinações, uma contra a outra.

No caso de uma mudança em pressão seletiva (veja acima), é possível ocorrer em parapatria, desde que a área na qual a mudança é favorecida é grande o bastante. Tipicamente, a área crítica terá uma largura de algumas dezenas de vezes a distância de dispersão:

$$\text{Largura da área} = \sigma/\sqrt{(2s)}$$

onde σ = a distância de dispersão, e s = a pressão seletiva.

Existem muitos casos de adaptação a pressões seletivas muito localizadas. Por exemplo, a espécie de grama *Agrostis tenuis* tem evoluído uma resistência a metais pesados, presentes em depósitos de detritos de minas, que medem apenas algumas dezenas de metros. Tal adaptação vai causar um certo grau de isolamento reprodutivo como resultado da aptidão reduzida de indivíduos que migram para o tipo de hábitat “errado”, e eventuais mudanças no sistema reprodutivo, para evitar o fluxo gênico que pode reduzir a aptidão.

No caso do caracól *Partula*, o gradiente entre os dois morfotipos tem somente 1 km de largura. Desta forma, teria sido possível para a rosca destra evoluir, mesmo nesta faixa estreita. Apesar do fluxo gênico desimpedido, isto mostra que pressões seletivas localizadas podem causar divergência, mesmo em parapatria.

Apesar disto, os modelos mais expressivos de especiação parapátrica envolvem mais do que a adaptação simples a condições seletivas diferentes. Assim que um gradiente seja estabelecido em resposta a diferenças ambientais, pode ser modificado para produzir isolamento adicional. Existem aqui dois tipos distintos de modificação:

1. Alelos diferentes podem evoluir de forma distinta nos ambientes distintos nos dois lados do gradiente, criando um processo de co-adaptação que pode levar a isolamento reprodutivo significativo totalmente sem relação com a diferença ambiental original;
2. Mudanças no sistema reprodutivo que reduz o fluxo gênico entre a populações com adaptações diferentes.

Este último parece ser relevante ao caso de *Agrostis*, no qual diferenças no período de floração entre populações são acentuadas, e a autofecundação é mais freqüente. Entretanto, as modificações são favorecidas somente em uma faixa estreita ($\sigma/\sqrt{(2s)}$), em qual caso, pode ser impedida por uma falta de fluxo gênico, e pela falta de variação genética apropriada. De fato, são conhecidos poucos casos de isolamento reprodutivo que atravessam gradientes ou zonas de hibridização.

O isolamento reprodutivo pode surgir também como resultado da deriva de amostragem. Se a população for dividida em demes parcialmente isolados um do outro, mudanças de pico podem ocorrer desde que o número de indivíduos que migram entre demes é pequeno (<1 por geração). A maioria das espécies exibem taxas de fluxo gênico muito mais altas do que esta. Entretanto, esta taxa reduzida só precisa durar por algumas poucas gerações. Mas, é difícil encontrar evidências concretas de que a deriva possa causar a evolução de isolamento reprodutivo dentro de uma distribuição contínua.

A especiação pode surgir a partir do acúmulo de mutações incompatíveis, que são inicialmente vantajosas. A divergência só seria impedida por fluxo gênico se permitisse que os alelos vantajosos se espalhassem ao longo de toda a população antes do surgimento de novas mutações. Isto parece ser pouco provável.

ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

Será que o fluxo gênico livre dentro de uma única população contínua com acasalamento aleatório impediria obrigatoriamente a especiação? A especiação simpátrica dependeria de duas condições:

1. manutenção de um polimorfismo estável através da seleção disruptiva, na qual genótipos intermediários têm aptidão reduzida;
2. a população responde a esta seleção por reduzir e eventualmente eliminar a frequência de acasalamentos cruzadas.

Existem problemas com ambas estas condições, entretanto. Para começar, a seleção contra genótipos intermediários (heterozigotos ou recombinantes), geralmente leva à instabilidade e fixação eventual de uma das formas. O melhor exemplo deste fenômeno é a falta de variação cariotípica em uma espécie. Para a especiação ocorrer, esta instabilidade tem que ser combatida por seleção dependente de frequência forte. Isto pode surgir a partir da presença de uma variedade de recursos limitantes independentes, por exemplo. Realmente, algumas espécies apresentam morfotipos distintos que exploram recursos diferentes, como no caso de *Papilio dardanus*, uma mimica Batesiana. Teoricamente, estas diferenças podem levar à evolução da partilha de recursos entre espécies simpátricas, em qual caso, a seleção será resultado de competição. A especiação simpátrica pode ocorrer frequentemente em plantas nas quais ocorrem poliploidia, hibridização e autofecundação, que podem resultar em isolamento genético de uma geração para outra.

A resposta de um polimorfismo à seleção disruptiva pode ser o obstáculo principal à especiação simpátrica. No caso de *Papilio dardanus*, os alelos responsáveis por padrões diferentes são dominantes, então, fenótipos intermediários são raros, e a seleção por acasalamento diferenciado será reduzida.

De um modo geral, apesar de ser possível teoricamente, existem poucas evidências de que a especiação simpátrica ocorra na natureza. Do ponto de vista biogeográfico, pode fazer pouca diferença se a diversidade for simpátrica ou alopátrica. Em ambos os casos, é provável que diferenças se estabeleceriam em alguma área reduzida, se dispersando a partir daí. O resultado final seria, então, independente do processo original.

EXTINÇÃO E RECOLONIZAÇÃO

Freqüentemente, o fluxo gênico tem efeitos muitos maiores do que aqueles esperados de acordo com a difusão aleatória. Isto é demonstrado pelo fato que, em muitas espécies, a distância genética entre populações aumenta com a distância geográfica ao longo de áreas muito amplas, contrastando com a distribuição de alelos recessivos deletérios

Geralmente, as populações que são separadas por barreiras físicas são mais diferentes uma da outra em termos morfológicos e genéticos, do que aquelas separadas por áreas amplas de hábitat contínuo, através das quais esperaria-se um fluxo reduzido. Ou seja, a distribuição de alelos tende a ser muito mais homogênea do que esperada de acordo com as taxas de dispersão. A explicação mais plausível é que o mecanismo mais importante de fluxo gênico a longo prazo é a extinção e recolonização (e&r), ou processos menos extremos de reestruturação populacional.

A importância de e&r pode ser melhor entendido no caso de movimentos de espécies inteiras. A dispersão de espécies após a última glaciação foi relativamente rápida, e andou em conjunto com as mudanças climáticas. Esta rapidez não pode ser explicada por difusão aleatória. Um bom exemplo é *Bombina bombina*, que se dispersou ao longo de milhares de quilômetros após a glaciação, mas cujos alelos tem se dispersado ao longo de apenas alguns quilômetros na zona de contato com a espécie vizinha.

A importância de movimentos em massa de genes permite que a história de uma população possa ser reconstruída a partir de padrões atuais de distribuição. Ammermann & Cavalli-Sforza (1981), por exemplo, reconstruíram os movimentos de populações humanas neolíticas a partir de dados bioquímicos, o que seria impossível se a difusão aleatória tivesse apagado os padrões ao longo do tempo desde sua formação.

Um fator complicador é a seleção, que exerce outras pressões sobre os alelos e sua distribuição. O caso de alelos recessivos deletérios foi resolvido acima – em geral, são eliminados antes de ser influenciado pela reestruturação populacional a longo prazo. Por outro lado, os alelos que são vantajosos simplesmente se dispersarão ao longo de toda a espécie, avançando rapidamente, mesmo onde o fluxo gênico é somente difusivo.

O problema maior surge quando se considera alelos que são vantajosos em alguns lugares, mas não em outros. Em geral, devem se espalhar rapidamente pela área dentro da qual são vantajosos, formando gradientes estreitos nos limites da área. Frente a isto, a correlação entre a distância genética e a distância geográfica ou a presença de barreiras físicas só poderiam ser explicados se os alelos fossem neutros, ou se houvesse uma correlação com diferenças ambientais.

A insistência de Mayr, de que a divergência seria restringida a populações periféricas isoladas enfraquece frente à facilidade com que populações podem reagir a diferenças ambientais locais. Isto é verdade, tanto no caso de difusão local, como de e&r. Para resolver esta situação, é necessário considerar como os genes responsáveis para a especiação se dispersam.

BIOGEOGRAFIA E ESPECIAÇÃO

Do ponto de vista do determinismo ecológico, distribuições atuais são determinadas pela adaptação a diferenças ambientais, que evoluíram *in situ*. No caso da dispersão, formas novas surgiram em lugares diferentes, e se dispersaram para ocupar suas distribuições atuais. Pode incluir a dispersão por salto, através de barreiras físicas, ou por expansão, através de hábitat contínuo, ocupado por espécies relacionadas. A vicariância pode ser permitida ou apoiada pela especiação. Neste caso, a distribuição atual é determinada por uma resposta passiva a forças externas, como a tectônica de placas ou as glaciações.

A controvérsia aqui não diz respeito a possibilidade de ocorrência dos diferentes processos, mas sua importância relativa. Para complicar, cada um dos três paradigmas envolve vários componentes. O determinismo ecológico requer que as distribuições atuais refletem a ecologia atual, que a origem das diferenças se localiza dentro de uma distribuição contínua, e que a distribuição tem permanecido em sua posição original. Em sua forma mais pura, a dispersão demanda que a espécie tenha evoluído em conjunto em um único centro de origem, e que a dispersão se realizava através de barreiras pré-existentes, ou por isolamento por distância. A vicariância requer que a distribuição atual seja determinada por forças externas, e pode depender do papel de barreiras como mecanismos de especiação.

Em muitos casos, os diferentes componentes se confundem, dificultando a identificação e análise de processo. Espécies poderiam ter evoluído em parapatria, por exemplo, mas suas distribuições atuais podem ser o resultado de uma longa história de expansão e contração. Também, as distribuições atuais poderiam correlacionar com gradientes ecológicos, mas isto poderia ter sido o resultado de contato secundário, como no caso de Bombina.

A maioria dos proponentes de biogeografia de vicariância e de especiação alopátrica têm suposto que uma barreira a fluxo gênico aumentará a taxa de especiação, mas é difícil entender por quê, do ponto de vista teórico. Na verdade, os fatores que determinam a especiação são geralmente independentes daqueles que determinam a distribuição de espécies.

ESPECIAÇÃO E CONSERVAÇÃO

Para concluir, é interessante observar que muitos aspectos do processo de especiação podem ser relacionados ao impacto antrópico sobre o ambiente. No caso da fragmentação de habitat, por exemplo, criam-se pequenas populações isoladas que são altamente vulneráveis à deriva genética. De qualquer forma, a destruição de habitat sempre tem o efeito de interromper populações antes contínuas. Da mesma forma, praticamente todos os tipos de impacto antrópico podem ser vistos como mudanças em pressões seletivas, de alguma forma ou outra.

Ironicamente, então, além de provocar extinções, alguns aspectos do impacto do Homem sobre o ambiente criam condições em potencial para apoiar o processo de especiação. Aliás, quem sabe se, no caso específico dos micos-leões, não foi a mão do homem que, ao isolar as quatro populações atuais através do desmatamento da Mata Atlântica criou a situação atual, na qual os quatro morfotipos são considerados espécies válidas, baseado principalmente em seu isolamento? Mesmo que não sejam espécies distintas, é claro que o isolamento atual reforçaria significativamente qualquer tendência original em direção à especiação.

Entretanto, da mesma forma em que a aceleração do processo de extinção em comparação com padrões naturais é o problema fundamental para a conservação, é importante lembrar que o processo de especiação também é muito lento em relação àquele da modificação ambiental antrópica. Também, a tendência maior durante este processo é a perda da diversidade, e o favorecimento de espécies mais flexíveis ecologicamente, que tendem a dominar a paisagem remanescente.

Ironicamente, então, além de provocar extinções, alguns aspectos do impacto do Homem sobre o ambiente criam condições em potencial para apoiar o processo de especiação. Aliás, quem sabe se, no caso específico dos micos-leões, não foi a mão do homem que, ao isolar as quatro populações atuais através do desmatamento da Mata Atlântica criou a situação atual, na qual os quatro morfotipos são considerados espécies válidas, baseado principalmente em seu isolamento? Mesmo que não sejam espécies distintas, é claro que o isolamento atual reforçaria significativamente qualquer tendência original em direção à especiação.

Entretanto, da mesma forma em que a aceleração do processo de extinção em comparação com padrões naturais é o problema fundamental para a conservação, é importante lembrar que o processo de especiação também é muito lento em relação àquele da modificação ambiental antrópica. Também, a tendência maior durante este processo é a perda da diversidade, e o favorecimento de espécies mais flexíveis ecologicamente, que tendem a dominar a paisagem remanescente.

CONCLUSÃO

Os princípios da genética de populações são imprescindíveis no estudo da conservação das espécies. A teoria da extinção de espécies necessita ser revisada, e pelo conceito de espécies e teoria de biogeografia de ilhas. Novos conceitos tais como metapopulações ainda são relevantes abordados no capítulo 4. Alguns princípios tais como teoria da biogeografia e especiação foram abordados neste capítulo, mesmo assim longe de uma conclusão.

RESUMO

A variabilidade genética e as mutações têm importância na evolução das espécies. As populações obedecem alguns princípios e a Lei de Hardy-Weinberg o que garante que as populações estejam em equilíbrio. O determinismo ambiental e os princípios da deriva genética podem manter o equilíbrio das populações localmente. Alguns princípios da conservação das espécies passam primeiro pela definição do que é espécie. A conservação das espécies e.

**ATIVIDADES**

1. Qual efeito pode ter o tamanho populacional sobre o nível de endocruzamento da população com o tempo? Explique a sua resposta.
2. Existem várias espécies de animais silvestres associados com mata ciliar, e alguns dependem totalmente da mata ciliar para parte de seu ciclo vital. As matas ciliares têm proteção de Áreas de Preservação Permanente, especialmente as aves e os mamíferos, mas pouca importância é dada aos peixes. Proponha três hipóteses de como os animais usam matas ciliares. Explique cada hipótese e descreva brevemente os estudos ou pesquisas que você usaria para testar experimentalmente essas três hipóteses (isso provavelmente implica três experimentos simples, um para cada hipótese).
3. A ave cabeça seca está entrando na lista vermelha da IUCN por que algumas "pessoas" acham que suas populações estão em declínio?. Como você confirmaria ou rejeitaria essa hipótese, proporcionando detalhes para nunca ser questionado?

**AUTOAVALIAÇÃO**

1. O que é deriva genética
2. O que é especiação
3. Defina o que é sub-espécie?
4. Especiação simpátrica, peripátrica e parapátrica
5. O que é biogeografia de ilhas
6. Quando uma espécie entra em extinção.



REFERÊNCIAS

- ODUM, E. P. & BARRET, G. W. **Fundamentos de Ecologia**. Ed. Thomson Learning 612p. 2007.
- PINTO-COELHO, R. MOTTA **Fundamentos de Ecologia**. Artmed 2ª Ed. Porto Alegre, 2000
- RICKLEFS, R.E. 2003. **A Economia da Natureza**. 5ª ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2003.
- TOWNSEND, C. R., BEGON, M. & HARPER, J. L. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre, Artmed, Cap.1., 2006.