

Antonio Solé-Cava  
Edson Pereira da Silva  
Gisele Lôbo-Hajdu

# Evolução







Fundação

**CECIERJ**

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

## Evolução

**Volume 3 – Módulo 3**

Antonio Solé-Cava

Edson Pereira da Silva

Gisele Lôbo-Hajdu



**SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA**

Ministério  
da Educação



**Apoio:**



Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo  
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

# Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

## Presidente

Masako Oya Masuda

## Vice-presidente

Mirian Crapez

## Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Celly Saba

## Material Didático

### ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Antonio Solé-Cava

Edson Pereira da Silva

Gisele Lôbo-Hajdu

### COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

### DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

José Meyohas

Maria Helena Hatschbach

## Departamento de Produção

### EDITORA

Tereza Queiroz

### COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

### COPIDESQUE

Nilce Rangel Del Rio

### REVISÃO TIPOGRÁFICA

Kátia Ferreira dos Santos

Patrícia Paula

### COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

### PROGRAMAÇÃO VISUAL

Ronaldo d'Aguilar Silva

### ILUSTRAÇÃO

Fabiana Rocha

### CAPA

Fabiana Rocha

### PRODUÇÃO GRÁFICA

Oséias Ferraz

Verônica Paranhos

Copyright © 2005, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

S685e

Solé-Cava, Antonio.

Evolução v. 3 / Antonio Solé-Cava. – Rio de Janeiro:

Fundação CECIERJ, 2010.

268p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-246-0

1. Seleção natural. 2. Adaptacionismo. 3. Endocruzamentos. I. Silva, Edson Pereira da. II. Lôbo-Hajdu, Gisele. III. Título.

CDD: 576.8

2010/1

Referências Bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.



# Governo do Estado do Rio de Janeiro

**Governador**  
Sérgio Cabral Filho

**Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia**  
Alexandre Cardoso

## Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO  
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**  
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Ricardo Vieiralses

**UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE**  
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitora: Malvina Tania Tuttman



## SUMÁRIO

<b>Aula 21</b> – Evolução cromossômica _____	<b>7</b>
<i>Gisele Lôbo-Hajdu</i>	
<b>Aula 22</b> – Especiação _____	<b>33</b>
<i>Edson Pereira da Silva</i>	
<b>Aula 23</b> – Evidências da evolução: filogenia molecular _____	<b>51</b>
<i>Gisele Lôbo-Hajdu</i>	
<b>Aula 24</b> – Estudo dirigido: Filogenia Molecular _____	<b>85</b>
<i>Gisele Lôbo-Hajdu</i>	
<b>Aula 25</b> – Evolução humana, uma abordagem molecular _____	<b>105</b>
<i>Gisele Lôbo-Hajdu</i>	
<b>Aula 26</b> – Controvérsias evolutivas III. Gradualismo e equilíbrio pontuado _____	<b>135</b>
<i>Gisele Lôbo-Hajdu</i>	
<b>Aula 27</b> – Genética Ecológica _____	<b>153</b>
<i>Edson Pereira da Silva</i>	
<b>Aula 28</b> – Genética da Conservação _____	<b>173</b>
<i>Antonio Solé-Cava</i>	
<b>Aula 29</b> – Criacionismo _____	<b>199</b>
<i>Antonio Solé-Cava</i>	
<b>Aula 30</b> – O ensino de Evolução _____	<b>227</b>
<i>Antonio Solé-Cava / Edson Pereira da Silva</i>	
<b>Referências</b> _____	<b>261</b>



## Evolução cromossômica

### Meta da aula

Apresentar a evolução do arranjo das seqüências de DNA nos cromossomos.

## objetivos

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

- Descrever as modificações numéricas e estruturais dos cromossomos e os métodos de estabelecimento destas alterações em uma população.
- Definir as hipóteses de evolução dos cromossomos e suas conseqüências evolutivas.

### Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula, é importante que você reveja os conceitos de DNA, gene, cromossomo e cariótipo (Aula 7, disciplina Genética Básica); de estrutura de cromossomos em procariotos e eucariotos (Aulas 6 e 8, disciplina Biologia Molecular); de anomalias cromossômicas numéricas e estruturais (Aulas 18 e 19, disciplina Genética Básica); de organização e complexidade de genomas (Aulas 30 e 31, disciplina Biologia Molecular) e de evolução das células (Aula 4, disciplina Grandes Temas em Biologia).

## INTRODUÇÃO

Em todos os organismos conhecidos, os genes estão associados em cromossomos. Vamos rever os conceitos de genes, genoma, cromossomos e cariótipo para entendermos o processo evolutivo que resultou na caracterização atual da diversidade cromossômica, ou seja, um número determinado de cromossomos para cada espécie. Nesta aula, vamos apresentar os mecanismos evolutivos que podem ter gerado a presente constituição cromossômica de cada organismo.

## CROMOSSOMOS: ORGANIZAÇÃO DOS GENES

Estudos citogenéticos do início do século XX haviam estabelecido uma correlação entre o padrão de transmissão dos genes e o comportamento dos cromossomos durante a reprodução sexual, evidenciando que os genes estariam localizados nos cromossomos.

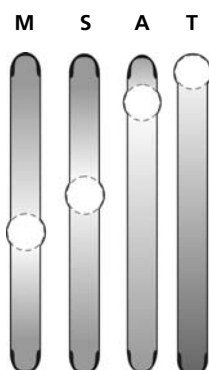
Em uma célula em divisão, o DNA é condensado e forma uma estrutura espessa, densa e em forma de bastão (**cromossomo**). Em uma célula que não está se dividindo, o cromossomo está distendido (**cromatina**) e sua estrutura é difícil de ser estudada. Os cientistas identificaram uma manutenção do número de cromossomos de uma geração para a outra dentro de uma mesma espécie.



Os conceitos de cromatina e cromossomo foram apresentados em detalhes na Aula 7, Genética Básica. Você lembra? Não? É hora de voltar ao seu livro e ler com calma esse capítulo.



Nomenclatura cromossômica. Os cromossomos podem ser classificados de acordo com a posição do centrômero em: metacêntricos, submetacêntricos, acrocêntricos e telocêntricos. Quando um tipo de cromossomo está presente em ambos os sexos, ele é chamado autossomo. Os cromossomos sexuais definem os sexos dos organismos. No homem, os cromossomos autossomos são numerados de 1 a 22 com base no seu comprimento total (decrecente), e os cromossomos sexuais são o X e o Y, sendo as fêmeas XX e os machos XY. Você já viu essa informação na Aula 7, Genética Básica!



**Figura 21.1:** Nomeclatura dos cromossomos, segundo a posição do centrômero. Onde: M, metacêntricos; S, submetacêntricos; A, acrocêntricos e T, telocêntricos.

Os cromossomos são compostos por dois tipos de macromoléculas: proteínas e ácidos nucleicos (DNA e RNA); e têm duas funções: 1) transmitir a informação genética de célula a célula e de geração para geração, 2) liberar ordenadamente a informação genética para controlar a função celular e o desenvolvimento.

Na bactéria *Escherichia coli*, um procarioto cuja célula mede cerca de  $2\mu\text{m}$  de diâmetro por  $1\mu\text{m}$  de comprimento, o cromossomo único e circular tem  $1\text{mm}$  de comprimento (ou seja, o cromossomo é mil vezes mais comprido que a bactéria que o contém!), quando relaxado. Êpa!!! Como isso é possível? É necessário condensar o DNA do procarioto para que ele possa encaixar-se na célula.

Em humanos, ou nos *Homo sapiens*, existem 23 tipos diferentes de cromossomos que formam o genoma haplóide. Cada cromossomo possui DNA com comprimentos que variam entre  $15$  e  $85\text{mm}$ . Se ligarmos as pontas dos 23 cromossomos humanos, teremos o genoma haplóide medindo  $1$  metro. Como somos organismos diplóides, significa que cada uma das células humanas com cerca de  $20\mu\text{m}$  de diâmetro possui  $2$  metros de DNA em seu núcleo! Como um cromossomo de  $85\text{mm}$  de comprimento (este é o tamanho do maior cromossomo humano, o cromossomo 1) torna-se condensado na metáfase da mitose em uma estrutura de  $0,5\mu\text{m}$  de diâmetro por  $10\mu\text{m}$  de comprimento (essas são as dimensões do cromossomo 1 condensado na metáfase da divisão celular, ocasião de maior espessamento do DNA), uma condensação da ordem de  $10^4$  vezes? Mais adiante você recordará (como visto nas Aulas 6 e 8, disciplina Biologia Molecular) como os organismos procariotos e eucariotos empacotam seu DNA.

**ATIVIDADE 1**

Você entendeu as unidades de tamanho utilizadas para medir cromossomos, molécula de DNA e diâmetro das células? Vamos treinar um pouco... Quantos centímetros (cm) tem um metro (m)? Quantos milímetros (mm) tem um metro (m)? Quantos micrômetros (μm) tem um milímetro (mm)? Qual a relação em ordens de grandeza entre essas unidades?

---

---

---

---

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

As células e os cromossomos não são visíveis a olho nu. Portanto, os 2 metros de DNA de cada célula devem estar bem empacotados para caberem dentro de um compartimento tão minúsculo (célula). Assim, um metro tem 100 (cem) centímetros e 1000 (mil) milímetros, e um milímetro tem 100 (cem) micrômetros. É uma relação da ordem de 100 ( $10^2$ ) vezes, já que:  $1\text{ m} = 100\text{ cm}$ ,  $1\text{ cm} = 100\text{ mm}$ ,  $1\text{ mm} = 100\text{ }\mu\text{m}$ .

**ESTRUTURA DOS CROMOSSOMOS**

Os procariotos são organismos estritamente unicelulares. A célula procariótica não possui membrana envolvendo o material genético (membrana nuclear), não possui núcleo verdadeiro. Na verdade, a célula procariótica não possui nenhuma organela citoplasmática envolvida por membrana. Eles possuem nucleóide (definido como a condensação do cromossomo que ocorre no citoplasma) e não sofrem meiose. Eles são genética e bioquimicamente menos complexos do que os eucariotos e são monoplóides, ou seja, possuem um único jogo de genes (uma cópia do genoma).

O DNA circular das bactérias (por exemplo: *Escherichia coli*) existe em uma configuração condensada (enrolada ou em forma de mola). Essa configuração é mantida com a ajuda de RNA, que forma entre 50 e 100 alças ou domínios no DNA circular e proteínas, denominadas **topoisomerases**, que ajudam a superenrolar (superespiralar) negativamente cada alça. Após o empacotamento, o DNA da bactéria cabe com facilidade na célula.





A função das topoisomerases foi apresentada na Aula 7, Biologia Molecular. Essas enzimas cortam uma ou as duas fitas do DNA, introduzindo ou removendo superespiralamento (compactação) na molécula.

A célula eucariótica possui núcleo envolvido por membrana onde estão localizados os cromossomos. A célula eucariótica compartimentalizou muitos de seus processos metabólicos em organelas circundadas por membranas, como os lisossomos, os peroxissomos, as mitocôndrias, o complexo de Golgi e os vacúolos.

Os genomas de eucariotos apresentam níveis de complexidade que não são encontrados nos procariotos. A maior parte é diplóide, tendo dois jogos completos de cromossomos, um de cada pai/mãe. Eles também possuem de duas a quatro ordens de magnitude a mais de DNA. A composição química dos cromossomos eucarióticos é, primariamente, DNA e proteínas, e poucas quantidades de RNA.

As proteínas são de duas classes: 1) histonas – proteínas básicas/carga positiva em pH neutro e 2) não-histonas – proteínas heterogêneas e bastante ácidas/carga negativa em pH neutro. As histonas têm um papel importante na estrutura do cromossomo, estão presentes em todos os eucariotos superiores em quantidades proporcionais ao DNA e são muito conservadas. Elas consistem em cinco tipos de proteínas: H1, H2a, H2b, H3 e H4.

Cada cromossomo eucariótico na interfase contém uma molécula gigante de DNA empacotada em três níveis: 1) contas de 10nm de espessura chamadas nucleossomo (quatro pares de histonas H2a, H2b, H3 e H4 envolvidas por quase duas laçadas de dupla hélice de DNA); 2) a fibra de nucleossomos (colar-de-contas) enrola-se ou superenovela-se formando fibras de cromatina de 30nm de diâmetro com a ajuda de histonas H1 (isso ocorre durante a meiose e mitose) e 3) na metáfase, as fibras de cromatina dos nucleossomos compactados são organizadas em domínios pelo esqueleto (arcabouço ou em inglês: *scaffold*) composto por proteínas não-histona.

As regiões de acoplamento às fibras do fuso nuclear (centrômeros, regiões de ligação de proteínas envolvidas no acoplamento das fibras do fuso) e as porções finais dos cromossomos (telômeros, regiões de prevenção da degradação dos finais lineares das moléculas de DNA por DNases, prevenção da fusão dos finais de um DNA com outra molécula e viabilização da replicação dos finais lineares das moléculas de DNA sem perda de material) possuem estruturas únicas que facilitam suas funções. Os genomas eucarióticos possuem seqüências repetitivas de DNA, cerca de 20 a 50%, ao contrário dos procariotos, que contêm quase exclusivamente seqüências únicas (não repetidas).



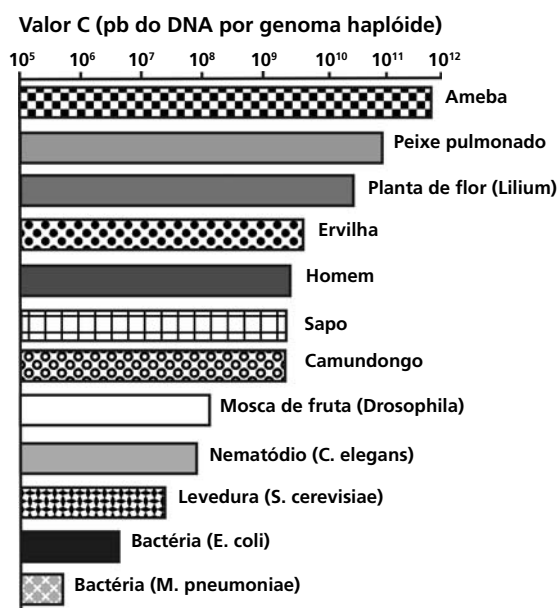
#### Citogenética molecular

A citogenética molecular analisa os aspectos visíveis, microscopicamente, da estrutura molecular dos cromossomos. O estudo da estrutura, função e evolução dos cromossomos, citogenética ou cariólogia, possui papel importante em genética clínica e acadêmica. A história da citogenética inclui etapas distinguidas por inovações tecnológicas que dispararam revoluções na abordagem analítica. Quatro tecnologias principais são: 1) tratamentos hipotônicos para obtenção de cromossomos metafásicos, permitindo a determinação do número e morfologia dos cromossomos; 2) desenvolvimento de técnicas de bandeamento cromossômico, permitindo a identificação de cromossomos homólogos entre cariótipos de uma mesma espécie e de cromossomos homólogos entre cariótipos de espécies diferentes; 3) desenvolvimento de técnicas para hibridização *in situ* (em inglês: ISH – *in situ hybridization*) de sondas de ácidos nucleicos com preparações citológicas de cromossomos, permitindo a localização de seqüências específicas de DNA em cromossomos particulares ou partes de cromossomos; 4) uso de imunocitoquímica conjuntamente com ISH, permitindo a detecção não-radioativa de sondas hibridizadas em um processo conhecido por pintura cromossômica; usada não só para mapear seqüências nos cromossomos, mas para identificar homologies cromossômicas (sintenia) entre espécies. A suposição primária da técnica de hibridização *in situ*/ISH é que o DNA cromossômico pode ser desnaturado, de tal forma que possa parear com sondas de ácidos nucleicos de seqüência complementar, formando duplexes híbridos. Portanto, as limitações do método residem na dificuldade de obter-se desnaturação completa do DNA cromossômico, perda de DNA durante a fixação e pré-tratamento das lâminas de microscopia e a presença das proteínas cromossômicas. Supõe-se que os padrões de bandas cromossômicas refletem diferenças na organização ou repetição de seqüências de DNA. Assim, bandas G escuras representariam regiões ricas em A = T e bandas C correspondem a regiões de heterocromatina constitutiva, rica em seqüências altamente repetidas. Os cromossomos podem ser estudados como manifestações morfológicas do genoma em termos de tamanho, forma, número e comportamento microscopicamente visível durante os processos de meiose e mitose. A citogenética molecular é aplicada em estudos de sistemas de acasalamento, modos de herança, aspectos da organização estrutural da cromatina ao longo dos diferentes cromossomos, detalhes da anatomia dos cromossomos em termos de arranjos espaciais, e presença/ausência de determinados tipos de seqüências (como as seqüências moderadamente e altamente repetidas: RNAr, RNAt, histonas e satélites). As limitações resumem-se na confiança da identificação dos cromossomos (cromossomos de alguns organismos são resistentes a algumas técnicas de bandeamento) e na sensibilidade e eficiência das reações de hibridização (vários fatores influenciam estas características).

## ORGANIZAÇÃO E EVOLUÇÃO DE GENOMAS PROCARIÓTICOS E EUCARIÓTICOS: A NATUREZA E O TAMANHO DOS GENOMAS

O genoma é o conjunto de seqüências de DNA de um organismo ou organela.

Não existe relação direta entre o tamanho do genoma haplóide e o aumento da complexidade morfológica de um organismo (**PARADOXO DO VALOR C**). Isto ocorre devido à presença de seqüências de DNA moderada e altamente repetidas no genoma de eucariotos.



**Figura 21.2:** Tamanho em pares de bases (pb) do genoma haplóide de diversos organismos. Note que não há correspondência entre complexidade do organismo e tamanho do genoma: o maior genoma representado é o de uma ameba!

O genoma de uma salamandra é maior do que o de mamíferos, que é do mesmo tamanho do de tubarões e de moluscos. Assim, apesar de o genoma humano ( $3.9 \times 10^9$ ) ser aproximadamente 600 vezes maior do que o genoma de *E. coli* ( $4.7 \times 10^6$ ), o homem possui de 30 a 40 mil proteínas, enquanto a bactéria possui cerca de 3.000, ou de 10 a 13 vezes menos...

### DENSIDADE E DISTRIBUIÇÃO DE GENES

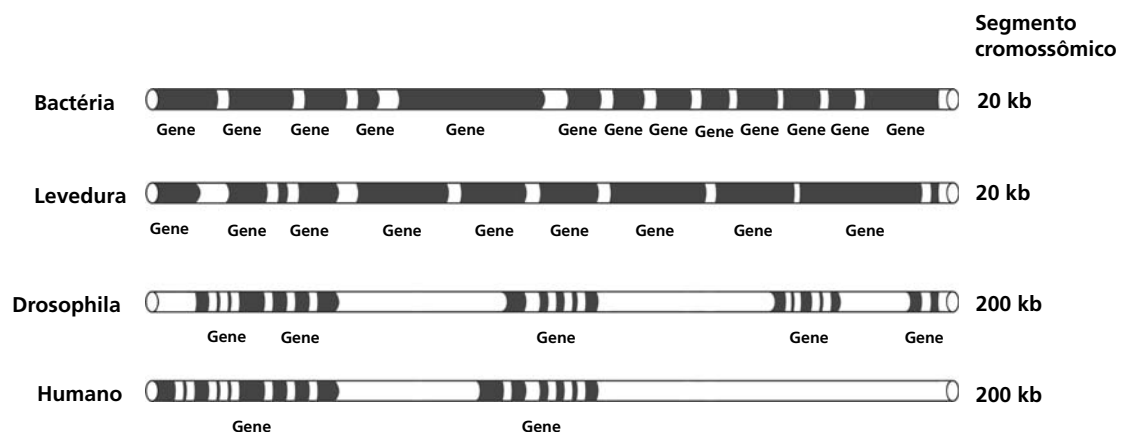
A maior parte (85 a 90%) do genoma de bactérias é de seqüências codificantes (genes).

A densidade dos genes nos genomas de eucariotos é muitíssimo menor. A maior parte do genoma de eucariotos multicelulares é composta por seqüências de DNA não-gênica.

#### PARADOXO DO VALOR C

Como você estudou na Aula 30, Biologia Molecular, o valor C é a quantidade total de DNA, em pares de bases, do genoma haplóide de um organismo.

O paradoxo (conceito que é ou parece contrário ao senso comum, uma incongruência) refere-se ao fato de o tamanho do genoma em pares de bases não corresponder diretamente à complexidade do organismo. Na verdade, a complexidade dos genomas está relacionada com o número de genes diferentes presentes. Volte à Aula 30, Biologia Molecular, para relembrar.



**Figura 21.3:** Representação de um segmento cromossômico em pares de bases (pb) de um procarioto (bactéria), um eucarioto unicelular (levedura) e de dois eucariotos multicelulares (*Drosophila*/mosca-das-frutas e humano). Note que a maior parte do genoma dos procariotos é constituída de genes; o mesmo vale para o eucarioto unicelular.

## ATIVIDADE 2



Vamos lembrar de uma diferença importante entre os genes de procariotos e de eucariotos? A maioria dos genes de procariotos são contínuos, sendo transcritos e traduzidos de forma encadeada. Os genes dos eucariotos são, na maioria das vezes, descontínuos, divididos em partes codificantes e partes não codificantes. Qual o nome dado a essas partes? Qual a origem das partes não-codificantes?

---

---

---

---

---

---

---

## RESPOSTA COMENTADA

As partes codificantes de um gene de eucarioto são chamadas de éxons. Os íntrons são as partes do gene de eucariotos que não codificam para o produto gênico (a proteína) e precisam ser removidos do precursor do RNA mensageiro antes da tradução. Foram os íntrons adquiridos pelos genes eucarióticos ou foram perdidos pelos procarióticos? Os íntrons poderiam ter um papel importante na regulação da expressão gênica, fornecer vantagens adaptativas pelo aumento da taxa de recombinação dos éxons (do inglês exon shuffling, embaralhamento) ou mesmo não ter função alguma (reliquias do processo evolutivo). Como as bactérias têm evoluído na direção de tornar mais eficiente seu sistema enzimático e não no sentido de selecionar novas atividades (possível função do íntron), parece razoável que as bactérias tenham perdido

seus íntrons. Assim, diminuem o tamanho do seu genoma e especializam-se em um ritmo de crescimento mais rápido. Contudo, há a possibilidade de os íntrons terem sido adquiridos mais tarde na escala evolutiva. Por exemplo, íntrons poderiam ser capturados, inseridos em outro local, e através de uma mutação pontual no sítio de excisão, transformados em um íntron como os encontrados no precursor do RNA mensageiro ou RNAhn (heterogêneo nuclear).

## ORGANIZAÇÃO DO GENOMA DE EUCARIOTOS

Os genomas eucarióticos possuem seqüências de DNA que podem ser agrupadas em duas classes: seqüências de cópia única e seqüências repetidas.

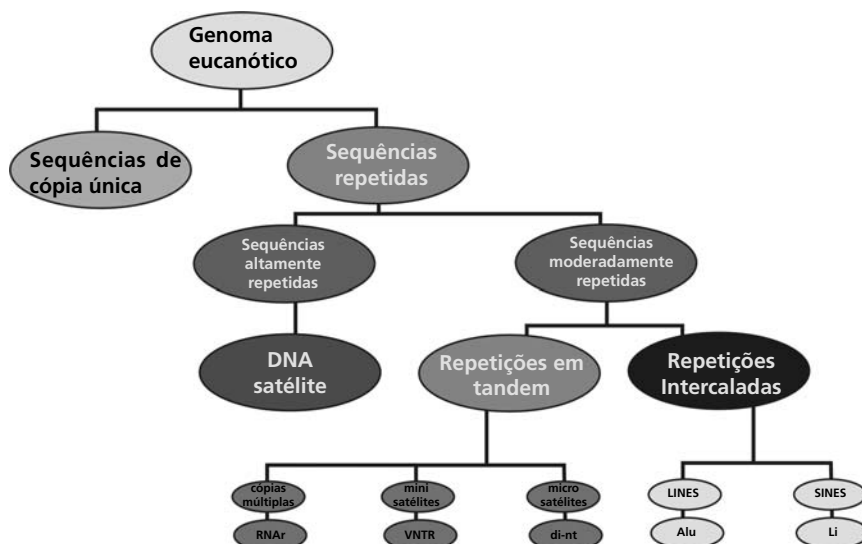
As seqüências repetidas, por sua vez, são classificadas em:

1. seqüências altamente repetidas, conhecidas como seqüências satélite; e

2. seqüências moderadamente repetidas, que incluem:

a) as repetições em tandem (seqüências localizadas uma atrás da outra, como vagões de um trem) como os genes para os RNA ribossomais e os mini e microsatélites (**VNTR**, do inglês: *variable number of tandem repeats* e **STR**, *short tandem repeats*); e

b) as repetições intercaladas, espalhadas pelos cromossomos, como as **LINES** (do inglês: *long interspersed sequences*) e **SINES** (do inglês: *short interspersed sequences*).



**Figura 21.4:** Esquema de classificação das seqüências de DNA que compõem o genoma dos eucariotos.

### VNTR

É um polimorfismo de minissatélite (mesmo tipo de estrutura repetitiva do microsatélite com unidade de repetição maior, tipicamente de 10 a 60 pares de bases), polimorfismo baseado na diferença do número de repetições em tandem do genoma.

### STR

É um polimorfismo de microsatélite (seqüências curtas de nucleotídeos repetidas em tandem em um ou mais locais do genoma, a unidade de repetição varia de 2 a 9 pares de bases).

### LINES E SINES

São seqüências de DNA dispersas em genomas de mamíferos que são retroposons (transposon mobilizado por meio de uma forma de RNA; o elemento de DNA é transcrito em RNA, transcrito reversamente em DNA complementar e inserido em um novo sítio no genoma; veja a **Figura 21.11.c**).

As proporções dos diferentes componentes de sequência variam em genomas eucarióticos. O conteúdo absoluto de DNA não-repetitivo aumenta com o tamanho do genoma, mas atinge um platô em  $2 \times 10^9$  pares de bases.

O genoma, especialmente em eucariotos, inclui enorme quantidade de DNA não-codificante, aparentemente sem função (**DNA lixo** ou, em inglês, “*junk DNA*”), como, por exemplo, íntrons dentro de genes, espaçadores entre genes, DNA altamente repetitivo e pseudogenes (genes “degenerados”).

### DNA LIXO

Quais as possíveis funções do DNA lixo? Há indícios de que essas sequências de DNA possam estar envolvidas com: a regulação da expressão gênica, a evolução do genoma eucariótico através dos elementos transponíveis que poderiam originar mutações, um papel estrutural ou de organização dos cromossomos, o pareamento dos cromossomos durante a meiose, a recombinação (permuta ou *crossing-over*) e a proteção de genes estruturais importantes. Essas sequências também podem funcionar como um depósito de sequências de DNA não essenciais para uso na futura evolução da espécie ou, na verdade, não ter função (serem, apenas, relíquias do processo evolutivo). Você viu esse termo, DNA lixo, na Aula 5, Grandes Temas em Biologia.

## EVOLUÇÃO DOS CROMOSSOMOS E DO GENOMA NUCLEAR

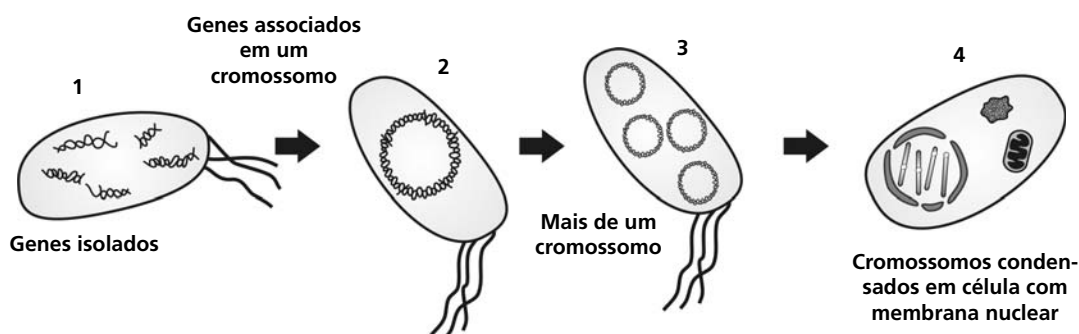
Como teria sido a evolução dos cromossomos e dos genomas desde os primeiros organismos contendo moléculas replicadoras (ancestral dos genes) até os organismos atuais com cromossomos individualizados, contendo sequências gênicas e, principalmente, em grande quantidade, sequências não-gênicas (DNA lixo)?

Atualmente, todas as sequências de DNA, incluindo os genes, estão associadas nos cromossomos, mas ao longo do processo evolutivo deve ter havido uma transição de genes não associados para genes associados. Também se acredita que os primeiros organismos possuíam pouca ou nenhuma sequência de DNA que não fosse gênica. Lembre-se do que apresentamos no início desta aula sobre a densidade gênica dos organismos procariotos e eucariotos unicelulares: seu genoma é, na maior parte, constituído de genes.



O conceito de arranjo de genes em cromossomos foi apresentado na Aula 9, Diversidade dos Seres Vivos. Você lembra? Naquela aula foram apresentadas as prováveis características das primeiras células. Dê uma olhadinha em seu livro, Volume 1!

O processo de associação de genes implica sincronia do processo de replicação, produzindo células-filhas com cópias de todos os genes. Essa replicação em sincronia dos genes reduz o escopo para competições entre os genes dentro da célula. Se os genes não estivessem associados, o controle da replicação sincronizada seria muito mais difícil, particularmente com milhares de genes.



**Figura 21.5:** Representação da evolução cromossômica em uma célula primitiva.

Tudo bem! Temos uma hipótese para a evolução desde os genes isolados até os genes associados em um cromossomo. Mas, como os cromossomos aumentaram seu número de seqüências gênicas e não-gênicas?

Hoje em dia, conhecemos diversos mecanismos que podem ter estado envolvidos no aumento do tamanho dos genomas.

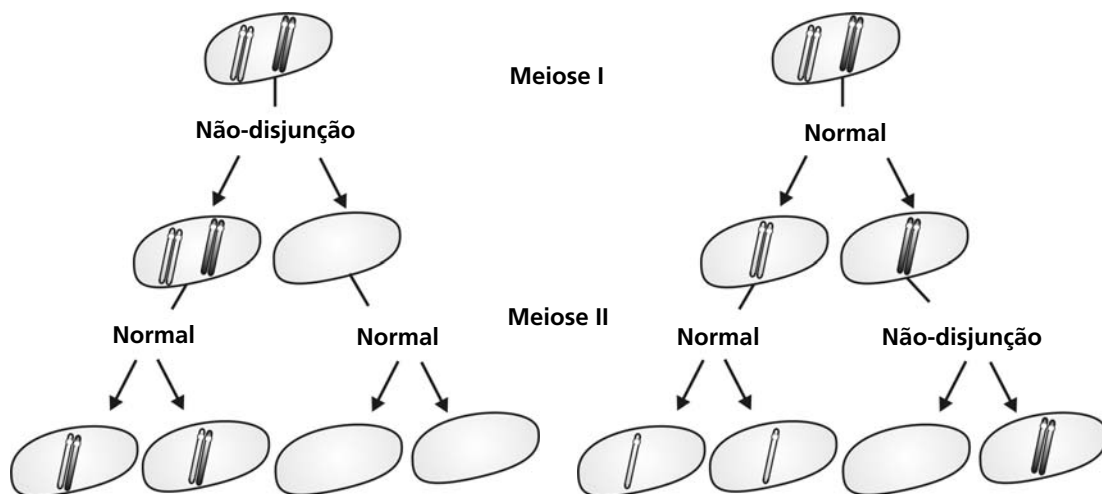
Um aumento global do genoma poderia ocorrer quando parte do cromossomo ou todo o genoma fosse duplicado, evento que chamamos de anomalias cromossômicas numéricas. Essas são de dois tipos:

1. euploidias, quando os cromossomos ocorrem em número múltiplo do número haplóide (exemplos: triplóides –  $3n$  e tetraplóides –  $4n$ ); e
2. aneuploidias, quando ocorre um número de cromossomos a mais ou a menos, não múltiplo do número haplóide (exemplos: trissomia – 3 cópias de um determinado cromossomo e monossomia – ausência de um cromossomo do par normal).



Você foi apresentado às anomalias numéricas e estruturais nas Aulas 18 e 19, Genética Básica. Neste momento, vale a pena rever o conceito de ploidia e suas alterações, assim como os conceitos de alterações estruturais.

Os mecanismos desencadeadores das anomalias cromossômicas estão relacionados à divisão celular e envolvem a não-disjunção na meiose I ou na meiose II ou, ainda, a não-disjunção na mitose.



**Figura 21.6:** Representação da não-disjunção na meiose I e na meiose II. A não-disjunção na mitose gera produtos equivalentes à não-disjunção na meiose II.

#### CROSSING-OVER

É utilizado no texto desta aula como sinônimo de recombinação ou permuta.

#### DESLIZE DE REPLICAÇÃO DO INGLÊS.

#### REPLICATION SLIPPAGE

Erro na replicação de uma sequência de DNA repetida em tandem, que resulta em a fita recentemente sintetizada ter unidades repetidas extras ou ausentes em comparação com a fita molde. Veja a Figura 21.10.

Um aumento regional do genoma ocorreria quando uma determinada sequência fosse multiplicada, resultando em duplicação de genes e éxons (famílias gênicas), aumentando a quantidade de DNA não-codificante (DNA lixo) ou gerando DNA repetitivo. Esses eventos ocorrem em nível subcromossômico, principalmente, como resultado de *CROSSING-OVER* desigual entre cromossomos homólogos, troca desigual entre cromátides irmãs ou **DESLIZE (SLIPPAGE) DE REPLICAÇÃO**. As trocas entre cromossomos ocorrem por um dos seguintes mecanismos: transposição, amplificação do DNA e várias **ANOMALIAS CROMOSSÔMICAS ESTRUTURAIS**, tais como as translocações.

#### ANOMALIAS CROMOSSÔMICAS ESTRUTURAIS

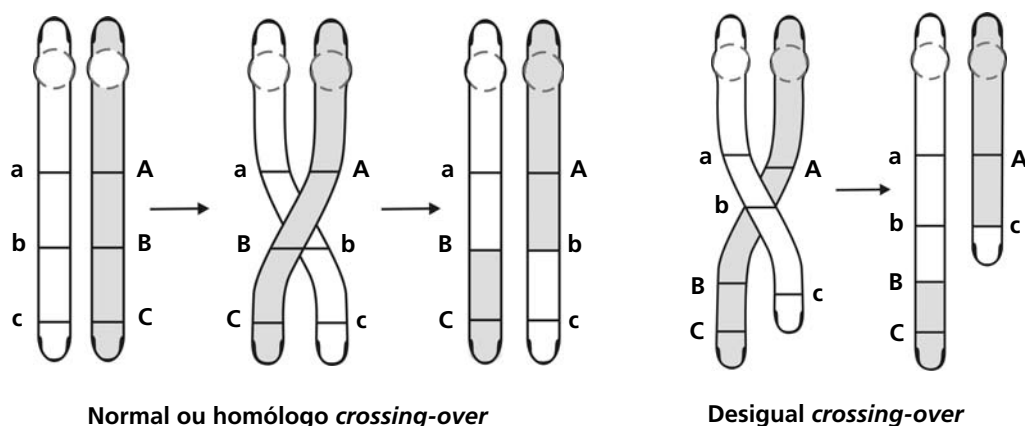
incluem deleção, inserção, duplicação, translocação (recíproca e Robertsoniana), cromossomo em anel e isocromossomo. Elas resultam de quebra cromossômica seguida de reconstituição em uma combinação anormal. Podem ser balanceadas, se o conjunto de cromossomos possuir o complemento normal de informação genética, ou não-balanceadas, se ocorrer perda ou ganho de informação genética. Revise esse assunto na Aula 19, Genética Básica.



A permuta homóloga (*crossing-over*) descreve a recombinação que ocorre na meiose ou, raramente, na mitose, entre seqüências de DNA muito semelhante ou idênticas. Ela envolve a quebra de cromátides não irmãs de um par de homólogos e a reunião dos fragmentos para gerar novas fitas recombinantes (Figura 21.7).

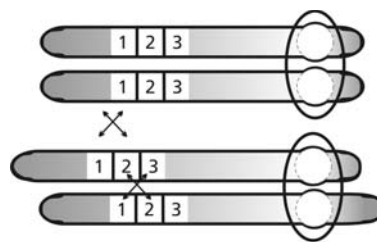
A troca entre cromátides irmãs é um tipo análogo de troca de seqüências envolvendo a quebra de cromátides irmãs individuais e a reunião dos fragmentos que, inicialmente, estavam em cromátides diferentes do mesmo cromossomo.

O *crossing-over* desigual é uma maneira de recombinação que ocorre entre seqüências não alélicas de cromátides não irmãs de um par de homólogos (Figuras 21.7 e 21.8). Frequentemente, as seqüências em que a permuta acontece mostram homologia de seqüências considerável (famílias de genes ou seqüências repetidas), o que presumivelmente estabiliza o pareamento incorreto dos cromossomos. Uma vez que a recombinação ocorre entre cromátides não irmãs incorretamente pareadas, a troca resulta em uma deleção em uma das cromátides participantes e uma inserção na outra.



**Figura 21.7:** Representação do *crossing-over* desigual entre cromossomos homólogos desalinhados durante a metáfase. Na parte esquerda da figura, vemos os produtos de um *crossing-over* homólogo ou normal, resultando na troca recíproca entre cromátides. No *crossing-over* desigual, parte direita da figura, ocorre um pareamento deslocado dos cromossomos homólogos e a troca recíproca resulta em produtos distintos: um com uma deficiência, perda de um segmento cromossômico, e outro com uma duplicação em tandem de um segmento gênico.

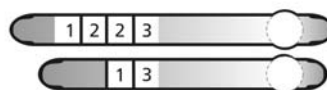
A troca desigual entre cromátides irmãs é análoga ao *crossing-over* desigual (Figura 21.8).



Produtos do **crossing-over** desigual ❶



Produtos da troca desigual entre cromátides irmãs ❷

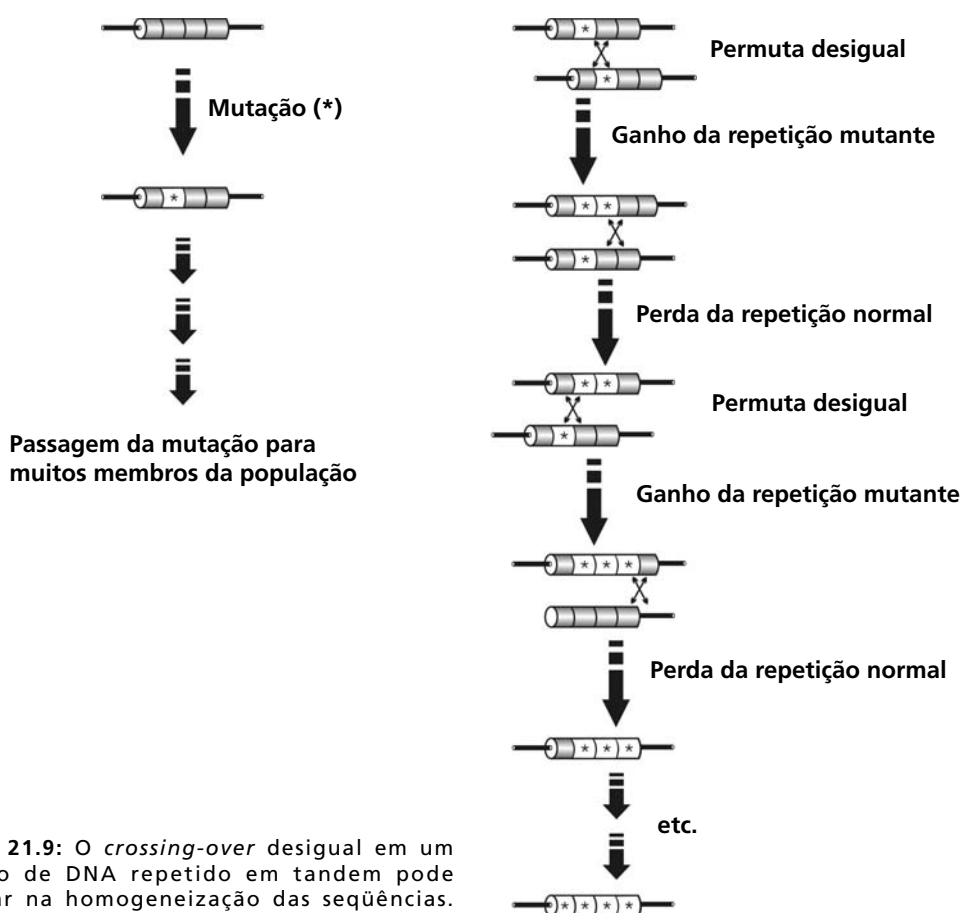


**Figura 21.8:** Em I temos a representação do *crossing-over* desigual entre cromossomos homólogos e, em II, a troca desigual entre cromátides irmãs.

Acredita-se que a troca desigual entre cromátides irmãs seja um mecanismo importante, sendo a base do polimorfismo de VNTR (minissatélites). O *crossing-over* desigual tem importância comparável na geração de repetições de DNA satélite complexas e em locos gênicos repetidos em tandem. No último caso, sabe-se que o *crossing-over* desigual pode levar à **EVOLUÇÃO EM CONCERTO** ou coincidente, ao fazer com que uma determinada variante das repetições se espalhe por meio de um arranjo de repetições em tandem, resultando na homogeneização das unidades de repetição (Figura 21.9).

### EVOLUÇÃO EM CONCERTO

Em conjunto ou coincidente (do inglês: *concerted evolution*) é o processo pelo qual membros individuais de uma família de DNA, dentro de uma espécie, são mais parecidos entre si do que com os membros do mesmo tipo de DNA em outras espécies.

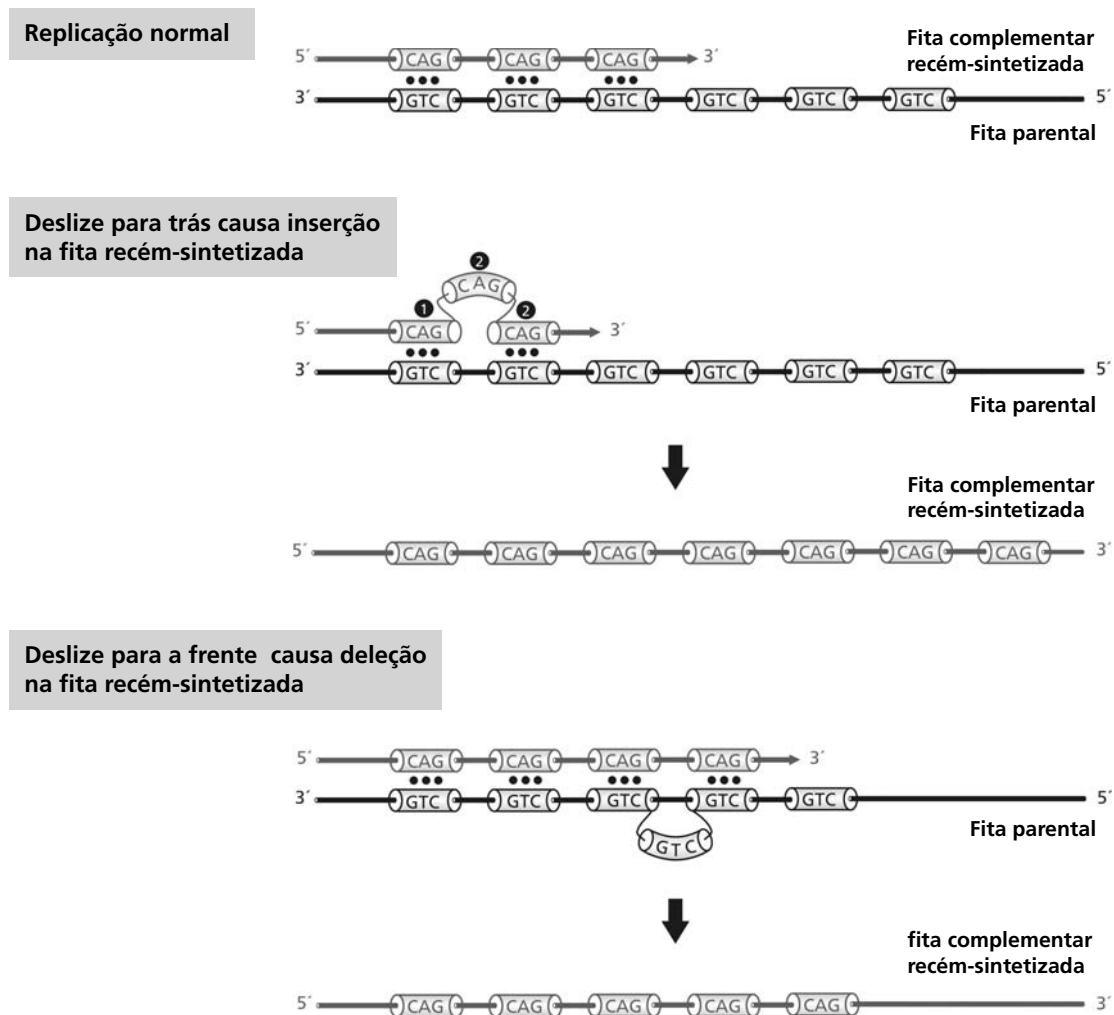


**Figura 21.9:** O *crossing-over* desigual em um arranjo de DNA repetido em tandem pode resultar na homogeneização das seqüências.

O mecanismo do deslize ou escorregão da replicação implica pareamento incorreto por deslize das fitas, isto é, o pareamento incorreto das fitas de DNA complementares de uma hélice dupla de DNA única. O resultado pode ser inserção ou deleção de unidades de repetição nas fitas novas que estão sendo sintetizadas.

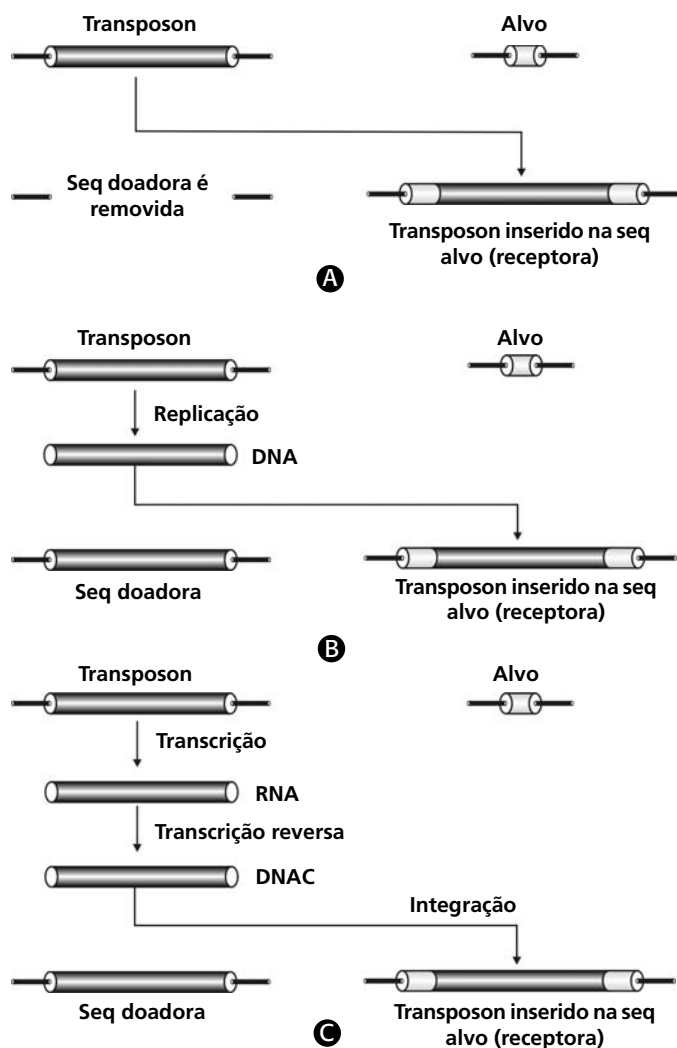
Acredita-se que as repetições curtas em tandem sejam particularmente sujeitas ao pareamento incorreto por deslize das fitas.

A **Figura 21.10** exemplifica como o pareamento das fitas pode ocorrer durante a replicação. O deslize envolve uma região de não pareamento (mostrada como uma bolha) contendo uma ou mais repetições da fita recém-sintetizada (deslize para trás) ou da fita parental (deslize para frente), causando, respectivamente, uma inserção ou uma deleção na fita recém-sintetizada.



**Figura 21.10:** O pareamento incorreto por deslize das fitas durante a replicação do DNA pode causar inserções ou deleções. A fita inferior representa a fita de DNA parental, e a fita superior, a fita complementar recém-sintetizada.

Na transposição, as seqüências de DNA, transposons, também chamados genes saltadores, podem se mover para novas posições no mesmo ou em outro cromossomo. A transposição geralmente envolve a replicação do transposon, deixando uma cópia para trás, no sítio original, e aumentando o seu número dentro do genoma. Elementos de transposição existem em genomas de procariotos e de eucariotos, constituindo 10% do genoma de *Drosophila* e 33% do genoma humano.

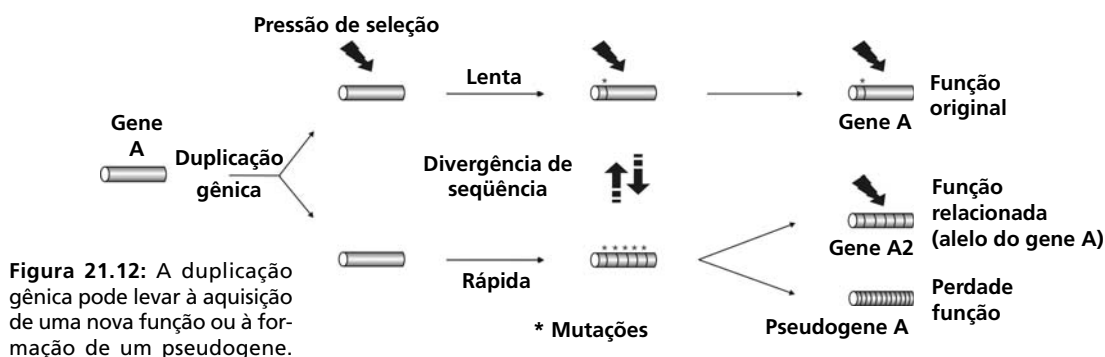


**Figura 21.11:** Três modelos de transposição: A) com remoção da sequência doadora do sítio original; B) com replicação da sequência doadora, permanecendo uma cópia no sítio original; e C) gerando um retroposon por meio de transcrição em RNA seguida de transcrição reversa em DNA complementar, sendo este elemento inserido em um novo sítio no genoma.

Finalmente, vai se tornando mais claro como os cromossomos aumentaram em número de sequências de DNA! Contudo, o aumento inicial do tamanho do genoma deve ter ocorrido sem comprometimento das funções do conjunto original de DNA. Lembre-se de que vimos em Genética Básica que genes a mais ou a menos causam desequilíbrio genético (a Síndrome de Down é causada por um cromossomo 21 a mais)!

Na verdade, a duplicação de genes, ao prover genes adicionais, faz com que mutações subsequentes causem divergência de sequências. Em cada loco gênico duplicado, um dos genes excede as necessidades,

podendo divergir rapidamente por ausência de pressão seletiva para conservar sua função. Em alguns casos, esses genes divergentes podem ter adquirido novas funções, que poderiam ser seletivamente vantajosas. Em muitos casos, porém, as seqüências gênicas adicionais podem ter adquirido mutações deletérias, degenerando em pseudogenes não funcionais (Figura 21.12).



**Figura 21.12:** A duplicação gênica pode levar à aquisição de uma nova função ou à formação de um pseudogene.

## MECANISMOS EVOLUTIVOS DOS CROMOSSOMOS

Como os cromossomos aumentaram em número? Recorde que os primeiros organismos, assim como os procariotos atuais, possuíam cromossomo único...

### POLIPLOIDIA

É a posse de mais de dois conjuntos de cromossomos. Em um organismo poliplóide existem múltiplos conjuntos de cromossomos como resultado de um evento genético anormal (geralmente, devido a uma falha na meiose, ocorre a formação de gametas diplóides em vez de gametas haplóides).

O número dos cromossomos pode ser alterado por **POLIPLOIDIA** (especialmente em plantas), por translocação e por fissão ou fusão de cromossomos. Esses são os processos fundamentais da evolução numérica dos cromossomos.

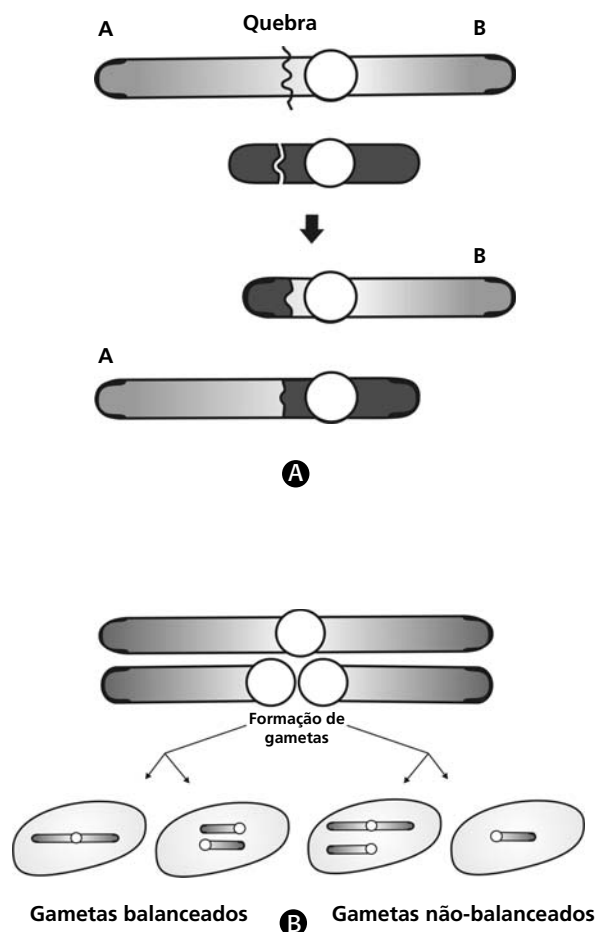
Você já estudou o processo de translocação na disciplina Genética Básica. Apenas revendo, dois cromossomos não-homólogos trocam segmentos após quebra seguida de reunião, resultando em uma translocação recíproca. Quando um organismo portando uma translocação realiza meiose, pode gerar gametas não-balanceados, com cópias a mais ou a menos do segmento translocado. A progênie resultante da união desses gametas é inviável, de forma que a fertilidade de cariótipos translocados é reduzida em 50% ou mais. Consequentemente, polimorfismos gerados por translocação são raros.

Contudo, espécies relacionadas muitas vezes diferem devido a translocações, que moveram grupos de genes de um cromossomo para outro. Por exemplo, o cromossomo Y de machos de *Drosophila miranda*

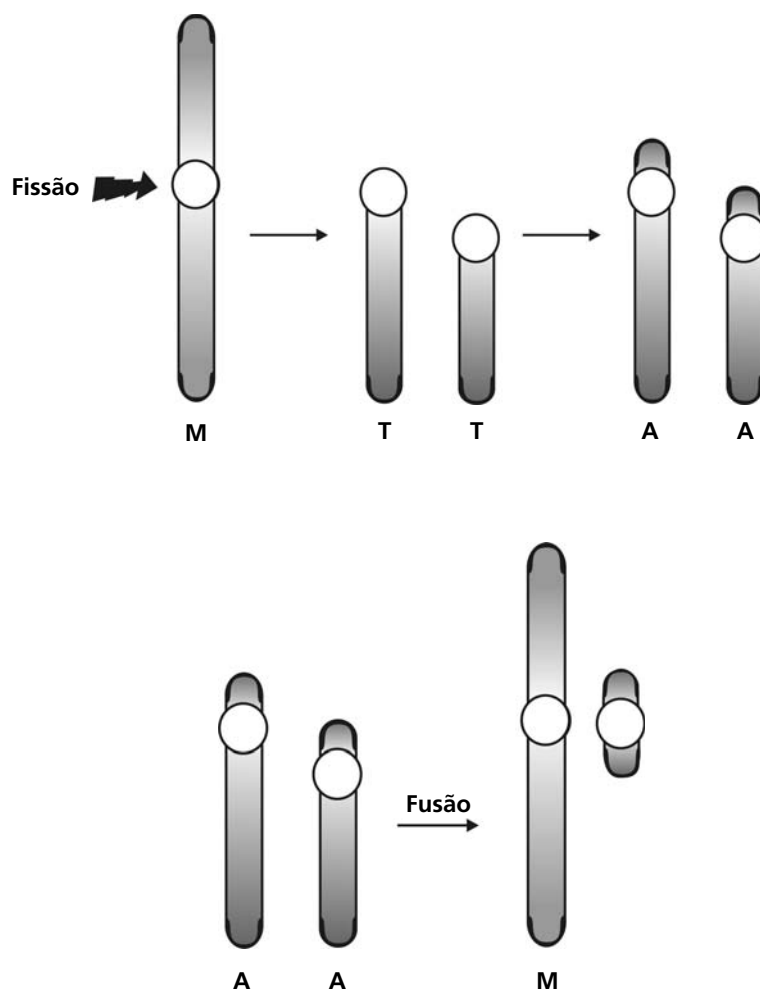
inclui um segmento que é homólogo a uma parte de um autossomo da espécie próxima *Drosophila pseudoobscura*.

## EVOLUÇÃO POR FUSÃO E POR FISSÃO

Na forma mais simples de fusão cromossômica, dois cromossomos acrocêntricos não-homólogos, nos quais os centrômeros são praticamente terminais, sofrem translocação recíproca próximo aos centrômeros; de forma que são unidos em um cromossomo metacêntrico único. De forma oposta, um cromossomo metacêntrico pode sofrer fissão, resultando em dois acrocêntricos, caso esses sofram translocação recíproca com um cromossomo pequeno doador de centrômero (Figuras 21.13 e 21.14).



**Figura 21.13:** Em A: fissão de um cromossomo metacêntrico com braços A e B, em dois cromossomos acrocêntricos, após translocação com um cromossomo pequeno doador de centrômero. Em B: segregação na meiose de um par heterozigoto (fissionado e inteiro) pode resultar em complementos balanceados e não-balanceados do material genético.



**Figura 21.14:** Fissão e fusão são eventos contrários. Na fissão, um cromossomo metacêntrico (M) gera dois cromossomos telocêntricos (T), que por adição de braços curtos de heterocromatina transformam-se em acrocêntricos (A). Na fusão, dois cromossomos acrocêntricos são fundidos em um cromossomo metacêntrico, ocorrendo, também, a formação de um cromossomo pequeno doador de centrômero.

Fusão e fissão também podem resultar em gametas aneuplóides e, conseqüentemente, redução na fertilidade e na viabilidade do zigoto. A frequência de gametas aneuplóides é aproximadamente de 5 a 25%, algumas vezes atingindo 50%. As fusões e fissões cromossômicas ocorrem na distinção de espécies relacionadas, em populações geograficamente distintas da mesma espécie e, algumas vezes, como polimorfismos dentro de populações.





### ATIVIDADE 3

Qual a diferença principal nos produtos resultantes de fusão ou fissão de cromossomos?

---

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Gente, fundir cromossomos resulta em diminuição do número total dos mesmos! Já a fissão origina um número maior de cromossomos. Por exemplo, um indivíduo com 17 cromossomos no genoma haplóide que, por ocasião da formação dos gametas, sofreu fusão entre dois de seus cromossomos, ficará no final com 16 cromossomos. Se, ao contrário, ocorrer fusão entre dois cromossomos desse mesmo indivíduo, o resultado será um gameta com 18 cromossomos... Concluindo: fusão diminui e fissão aumenta o número de cromossomos.*

## DIFERENÇAS CROMOSSÔMICAS E ISOLAMENTO REPRODUTIVO

A grande diversidade de formas de vida que existiram é consequência de histórias evolutivas independentes que ocorreram em populações separadas.

As diferenças cromossômicas entre espécies podem afetar a troca de material genético. Acredita-se que os rearranjos cromossômicos tenham um papel principal na especiação. A questão crítica é se a heterozigose para rearranjos cromossômicos causa redução de fertilidade (isolamento pós-zigótico) em híbridos. Nós vimos que a fertilidade pode ser reduzida se os heterozigotos produzirem altas proporções de gametas aneuplóides... Veremos a importância desta diversidade cromossômica na próxima aula, Aula 22, Especiação. Aguarde!

## CONCLUSÃO

Concluindo, você viu que o número dos cromossomos pode ser alterado por poliploidia, translocações, fissão e fusão. Podemos dizer que o termo evolução cromossômica pode ser utilizado em três níveis hierárquicos: 1) alterações morfológicas individuais dos cromossomos; 2) evolução do cariótipo de um indivíduo; e 3) evolução em massa de cariótipos.

O número haplóide de cromossomos varia bastante entre os organismos; por exemplo, em mamíferos varia entre 3 e 42 cromossomos e, entre insetos, de 1 em uma espécie de formiga a cerca de 220 em algumas borboletas (o maior número conhecido em animais)! Espécies relacionadas diferem sutilmente em seu cariótipo, uma exceção são duas espécies similares de pequenos antílopes, *Muntiacus reevesii* e *M. muntjac*, que possuem números haplóides de 46 e 4 cromossomos, respectivamente. Assim como para outras características, a evolução do cariótipo requer não apenas alterações (mutações), como também os efeitos das forças evolutivas: deriva gênica e seleção natural.

## RESUMO

Os genes estão associados em cromossomos. O cromossomo circular dos procariotos ocorre em uma única cópia do organismo. Cada cromossomo eucariótico é formado por uma única fita dupla de DNA empacotada e proteínas. Os cromossomos eucarióticos possuem características morfológicas distintas: centrômeros, telômeros, cromátides irmãs.

O genoma é o conjunto de seqüências de DNA de um organismo ou organela. Não existe relação direta entre o tamanho do genoma haplóide e o aumento da complexidade morfológica de um organismo. A maior parte do genoma de bactérias é de seqüências codificantes (genes). A densidade dos genes nos genomas de eucariotos é menor, sendo a maior parte composta por seqüências de DNA não-gênica.

O processo de associação de genes nos cromossomos implicou uma sincronia do processo de replicação, produzindo células-filhas com cópias de todos os genes. Se os genes não estivessem associados, o controle da replicação sincronizada seria muito mais difícil, particularmente com milhares de genes.

Um aumento global do genoma ocorreria quando parte do cromossomo ou todo o genoma é duplicado, evento que chamamos anomalias cromossômicas numéricas.

Um aumento regional do genoma ocorreria quando uma determinada seqüência fosse multiplicada, resultando em duplicação de genes e éxons, aumentando a quantidade de DNA não-codificante ou gerando DNA repetitivo. Esses eventos ocorrem, principalmente, em nível subcromossômico como resultado de *crossing-over* desigual entre cromossomos homólogos, troca desigual entre cromátides-irmãs ou deslize de replicação. As trocas entre cromossomos ocorrem por um dos seguintes mecanismos: transposição, amplificação do DNA e várias anomalias cromossômicas estruturais, tais como as translocações.

O número dos cromossomos pode ser alterado por poliploidia, por translocação e por fissão ou fusão de cromossomos. Esses são os processos fundamentais da evolução numérica dos cromossomos, também chamada de evolução do cariótipo.

### ATIVIDADES FINAIS

1. Descreva os cromossomos de organismos procariotos e eucariotos, distinguindo-os.

Dica: recorde as diferenças entre estes organismos; elas estão associadas às diferenças nos cromossomos...

---



---



---



---



---

#### RESPOSTA

*O cromossomo único dos procariotos é circular e fica localizado no nucleóide, uma região do citoplasma, sem delimitações de membranas. Os eucariotos possuem cromossomos lineares e em número constante para cada espécie, localizados no núcleo e circundados pela carioteca ou membrana nuclear. Os cromossomos dos eucariotos são compactados com ajuda de proteínas chamadas histonas. Eles podem ser autossomos ou cromossomos sexuais (determinam o sexo genético).*

2. Compare o genoma de procariotos e eucariotos quanto à densidade de genes e tamanho em pares de bases. Para você responder a esta questão, lembre-se do paradoxo do valor C! A ameba tem um genoma maior que o humano...

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*O genoma de procariotos é denso em genes e o genoma de eucariotos possui grande quantidade de DNA não-codificante. O tamanho do genoma não é um valor direto da complexidade do organismo. Mais significativo é o número total de genes. As seqüências repetidas do genoma de eucariotos contribuem apenas para o valor, em pares de bases, do tamanho do genoma.*

3. Qual a vantagem principal da associação dos genes em um cromossomo?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*A vantagem é a sincronia do processo de replicação, sem a associação dos genes em cromossomos; o controle da replicação sincronizada seria muito complicada, particularmente com muitos genes.*

4. Como a quantidade de seqüências de DNA aumentou desde o organismo primitivo até os eucariotos complexos? Quais os principais mecanismos de aumento de tamanho de genomas?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*O aumento do genoma ocorreu por duplicação de genes e aumento da quantidade de DNA não-codificante. Os mecanismos envolvidos são: crossing-over desigual entre cromossomos homólogos, troca desigual entre cromátides irmãs, deslize de replicação, transposição, translocação e outras anomalias estruturais e numéricas.*

5. Como os cromossomos aumentaram em número?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*O número dos cromossomos pode ser alterado por poliploidia, translocação e fissão de cromossomos.*

## **AUTO-AVALIAÇÃO**

Muito interessante imaginar como teria sido a evolução do material genético desde a célula primitiva até os grandes mamíferos atuais com duas ou mais dezenas de cromossomos! Você percebeu que as teorias que tentam explicar essa evolução apresentam crescente suporte científico? Na verdade, elas têm lógica! E os mecanismos genéticos que causaram o aumento das seqüências de DNA, ao longo da evolução dos organismos? Você entendeu como eles funcionam? Ainda tem dúvidas? Seria interessante revisar as aulas de Biologia Molecular. Se ainda assim restarem dúvidas, que tal uma busca na Internet, para os tópicos mais interessantes para você? Por exemplo: evolução de cariótipos, variação no número de cromossomos etc. Boa sorte!

## **INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Na próxima aula, você verá como vários polimorfismos acumulados e sob efeito das forças evolutivas culminarão no processo de especiação. Especiação é o evento da divisão de uma espécie em duas reprodutivamente isoladas. Membros de espécies diferentes possuem diferenças genéticas, ecológicas, comportamentais e morfológicas. O evento crucial é o isolamento reprodutivo que, uma vez atingido, fará um sistema biológico evoluir, independentemente de outros semelhantes.

**Meta da aula**

Definir e comparar os processos de especiação.

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

- Diferenciar o processo de especiação alopátrica de simpátrica.
- Conhecer algumas das definições de espécie.

**Pré-requisitos**

Para a discussão sobre os conceitos de espécies, é muito importante que você tenha entendido bem os conteúdos de Introdução à Zoologia. Também são importantes muitos dos conteúdos que você já estudou em Evolução (Aulas 1 a 4, 16, 18 e 21). Por fim, reveja a Aula 9 (Ação da Seleção Natural) da disciplina Grandes Temas em Biologia; lá você encontra uma introdução rápida da história que estaremos contando aqui.

## INTRODUÇÃO

Darwin intitulou de *A origem das espécies* o seu principal livro. Isso, certamente, não foi por acaso, já que ele tinha consciência de que o problema fundamental com o qual uma teoria evolutiva deveria lidar seria o processo de formação de novas espécies: a especiação. Ele não resolveu de maneira definitiva a questão, mas formulou e fundamentou sua hipótese. Contudo, mais importante do que isso, Darwin nos legou uma visão inteiramente nova do mundo vivo: a perspectiva materialista da variação (Aula 3: Histórico do Estudo da Evolução). Com isso, a especiação passou a ser entendida, de maneira simples, como um processo de fracionamento da variação intrapopulacional em variação interpopulacional. A natureza das diferenças entre as espécies deixava de ser uma essência imaterial e tornava-se igual à das diferenças entre os indivíduos dentro da mesma espécie (Aula 4: A Nova Síntese Evolutiva).

Embora Darwin tenha se debruçado sobre o problema da especiação, ele não meteu a mão numa cumbuca igualmente complicada: como se poderia definir uma espécie? Hoje, quase 150 anos depois da publicação de *A origem das espécies*, a definição de espécie ainda é um problema.

Nesta aula, faremos um breve histórico do conceito de espécie e discutiremos quatro dos mais de 20 conceitos atuais para exemplificar as dificuldades de uma definição de espécie que seja, ao mesmo tempo, universal, operacional e com sentido biológico. Após essa discussão, estudaremos os modelos de especiação alopátrica e simpátrica, que são os mais debatidos na área de Evolução.

## CONCEITOS DE ESPÉCIE

### Histórico

O problema da definição de espécie pode ser resumido como uma busca da síntese entre a oposição Diversidade e Ordem da realidade biológica (mais uma vez, o problema da contradição e da síntese no estudo da evolução; veja a dialética na Aula 16: Controvérsias Evolutivas). O mundo vivo apresenta um caleidoscópio de cores, formas e tamanhos; esta miríade biológica não é um caos, pois parece que existe uma ordem por trás disso tudo. Foi acreditando nisso que muitos filósofos se dedicaram a tentar entender essa ordem.

Na Idade Antiga ou Antigüidade (mais de 400 a.C.), entender o que seria uma espécie estava diretamente relacionado com a capacidade de entender a Essência das coisas (ver Aula 3: Histórico do Estudo da Evolução). Para Platão, por exemplo, a espécie podia ser definida por um



conjunto de caracteres adquiridos no processo de degeneração da Idéia no mundo. Para Aristóteles, por outro lado, não havia o transformismo defendido por Platão: as espécies vivas eram fixas, e a diversidade biológica representava uma ordem predeterminada do Universo. Em ambos os casos, contudo, a seleção dos caracteres para definição de uma espécie não dependia da comparação entre os seres, mas da concepção de ordem do mundo que o estudioso tinha. Dessa forma, a classificação não atendia a princípios naturais, mas estava interessada em representar a Essência, a Idéia, a Ordem, ou seja, a Criação!

A classificação dos organismos em grupos seguia uma técnica puramente fenética (ver Aula 2: Biologia Comparada e Escolas Sistemáticas, da disciplina Introdução à Zoologia), na qual os organismos eram agrupados por redes de semelhanças. Grandes grupos eram identificados e, a partir deles, subdivisões em unidades menores eram realizadas até que tal processo não fosse mais possível. Por assumir que as espécies eram fixas e, portanto, não relacionadas, o sistema de classificação enfrentava sérias complicações. No entanto, estas idéias perduraram até o Renascimento, no século XVI.

Na Idade Clássica (séculos XVII-XVIII), **LINEU** advogou que a classificação devia ser baseada numa rede de comparações entre os seres. O estudioso não devia partir de um *a priori* a respeito do mundo, mas descobrir a ordem natural do mundo vivo por meio da observação cuidadosa dos organismos. O estudo da Natureza deixava de ser função de filósofos querendo decifrar a criação e passava a ser o ofício de naturalistas, que sabiam observar. Esta atividade passou a ser realizada de maneira mais minuciosa, decompondo-se os organismos em partes (linhas, superfícies, volumes etc.). Era preciso evitar os enganos da aparência, deixar a superfície das coisas e mergulhar na profundidade das espécies. É deste período, também, o primeiro conceito de espécie propriamente dito, que incluía, além da simples semelhança (superficial ou profunda), a idéia de continuidade através de gerações.

A história do conceito de espécie refletia, até aqui, a contradição entre duas estratégias de busca da ordem natural do mundo vivo. A primeira estratégia representava uma visão **METAFÍSICA**, em que a ordem era um conjunto de signos que deviam ser decifrados por uma mente pura na sua atividade de perscrutação do Universo. Esta visão favorecia uma lógica dedutiva: era a razão que impunha, *a priori*, a sua ordem aos



**CAROLUS LINNAEUS**

Linnaeus (Lineu na escrita aportuguesada), botânico sueco, considerado pai da Taxonomia, nasceu em 1707 e morreu em 1778. Em 1735, publicou *Systema naturae*, com sua classificação dos seres vivos.

### **METAFÍSICA**

Para além da Física. Diz respeito ao conhecimento das causas primeiras e dos primeiros princípios, ou seja, a essência das coisas.

**EMPIRISMO**

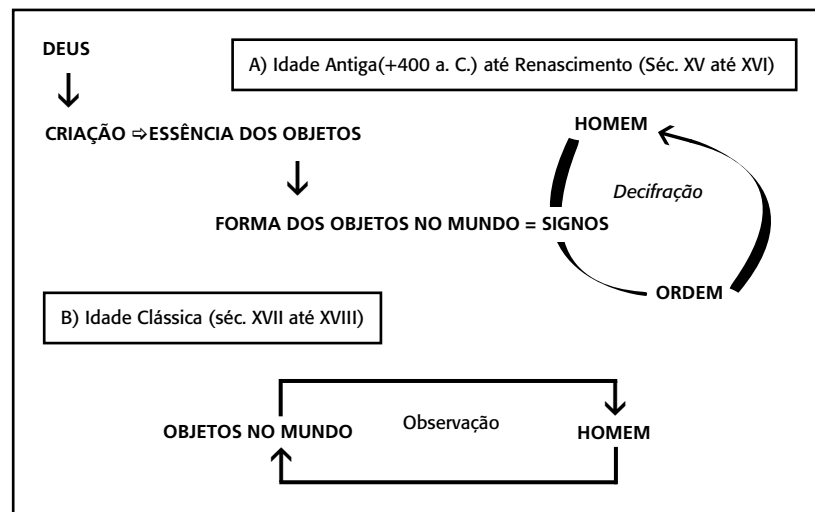
Doutrina que se baseia exclusivamente na experiência, tida como única fonte do conhecimento.

**LÓGICA DEDUTIVA E INDUTIVA**

Na lógica dedutiva, as conclusões resultam de um raciocínio. Na lógica indutiva, são tiradas conclusões gerais, a partir de fatos particulares.

seres vivos. A segunda estratégia era **EMPIRISTA**, buscando no método o caminho para entender a ordem que está no mundo. Neste caso, a **LÓGICA** era **INDUTIVA**, pois a observação descobria a ordem. Em ambos os casos, contudo, existia uma busca pelo essencial das espécies ou tipo, que só poderia ser obtido pela pureza, ora da razão, ora da observação.

Analise a **Figura 22.1**: ela representa o que acabamos de descrever a respeito da perspectiva dominante em cada um dos períodos históricos que analisamos. Essas perspectivas determinavam diferentes visões a respeito do que vinha a ser uma espécie e a forma de se obter conhecimento delas.



**Figura 22.1:** Esquema representando a visão de mundo corrente da Idade Antiga até o Renascimento (A) e na Idade Clássica (B).

Foi somente no século XIX que as idéias evolutivas passaram a integrar as concepções a respeito das espécies. Primeiramente, com as idéias de Lamarck, e posteriormente, com Darwin, é que a Taxonomia e a Sistemática passaram a ter responsabilidade em refletir a Filogenia em suas classificações (ver Aula 2: Biologia Comparada e Escolas Sistemáticas, da disciplina Introdução à Zoologia). Mais ainda, foi só neste período que a espécie passou a ser uma unidade evolutiva. Contudo, a enunciação e a utilização consistente do conceito biológico de espécie (CBE) só aconteceram entre as décadas de 1920 e 1940, já no século XX. Esse conceito, talvez o mais popular já definido até hoje, é baseado, principalmente, no fato de que espécies são populações (ou grupos de populações) e não tipos, e devem ser definidas pelo seu isolamento reprodutivo em vez de pelas suas semelhanças ou diferenças.



### ATIVIDADE 1

Marque IAR para os itens que dizem respeito ao período que vai da Antiguidade até o Renascimento e ICL para aqueles que dizem respeito à Idade Clássica.

- ( ) Platão
- ( ) Lógica Dedutiva
- ( ) Lineu
- ( ) Empirismo
- ( ) Decifração
- ( ) Criação, essência, signos
- ( ) Observação
- ( ) Lógica Indutiva
- ( ) Contar, medir, dissecar
- ( ) Aristóteles

### RESPOSTA

- (IAR) Platão
- (IAR) Lógica Dedutiva
- (ICL) Lineu
- (ICL) Empirismo
- (IAR) Decifração
- (IAR) Criação, essência, signos
- (ICL) Observação
- (ICL) Lógica Indutiva
- (ICL) Contar, medir, dissecar
- (IAR) Aristóteles

### COMENTÁRIO

*Você não deve ter encontrado nenhuma dificuldade na resolução dessa atividade; ela foi muito simples! O objetivo era começar a familiarizá-lo com as idéias de cada período. Se você encontrou alguma dificuldade, é preciso ler com um pouco mais de atenção as informações que foram apresentadas.*

## ALGUNS CONCEITOS DE ESPÉCIE

Atualmente, como dissemos no início desta aula, existem mais de 20 conceitos de espécie, todos eles com suas vantagens e desvantagens. A análise de um conceito de espécie envolve critérios, tais como universalidade (se é aplicável a todos os tipos de espécie: sexuadas ou assexuadas, fósseis ou ainda vivas etc.), operacionalidade (aplicabilidade prática do conceito no dia-a-dia do sistemata) e significado biológico (o quanto o conceito é

coerente com aquilo que entendemos do processo de especiação). Com o uso desses critérios, estudaremos os conceitos biológico, filogenético, de reconhecimento e coesão de espécies, e tentaremos entender algumas das dificuldades para se obter um conceito de espécie de uso geral e amplamente aceito.

O conceito biológico de espécie (CBE) é, sem dúvida, o mais popular e influente. Mayr, em seu livro *Populações, espécies e evolução*, definiu-o da seguinte maneira: “Espécies são grupos de populações naturais inter cruzantes que são isoladas reprodutivamente de outros grupos inter cruzantes de populações.” A idéia central no CBE é o isolamento reprodutivo, que deve ser biológico, e não geográfico: as espécies não podem se reproduzir porque apresentam uma incompatibilidade genética, e não porque estejam separadas por alguma barreira geográfica. Nesse caso, as espécies são vistas como sistemas fechados, ou seja, sem fluxo gênico. Este conceito é também conhecido como conceito de isolamento de espécie (CIE). Embora popular e influente, o CBE possui grandes limitações e, por isto mesmo, tem sofrido muitas críticas ao longo dos anos.

A mais antiga crítica ao CBE diz respeito à sua operacionalidade. Embora este conceito defina espécies pelo seu isolamento reprodutivo, a capacidade de inter cruzamento da grande maioria das espécies é desconhecida. Por isto mesmo, na prática, a taxonomia baseada no CBE continua sendo feita com base na morfologia, ou seja, utilizando um conceito morfológico de espécie (CME). Do mesmo modo, o isolamento reprodutivo não é um critério universal, já que não se aplica para classificação de espécies com reprodução assexuada ou fósseis. Pelo CBE, espécies, por definição, não hibridizam. Todavia, um grande número de “boas” espécies (aquelas facilmente identificáveis e aceitas pelos sistematas como tal) inter cruzam-se na Natureza como, por exemplo, as espécies de corvos europeus *Corvus corone* e *C. cornix*, várias espécies de *Drosophila*, espécies de caranguejo *Menippe mercenaria* e *M. adina* dos EUA, entre muitas outras.

O CBE é assumidamente um conceito que pretende informar sobre o processo de especiação; contudo, as espécies são definidas segundo mecanismos de isolamento reprodutivo, que são resultantes (ou não) do processo de diferenciação genética, e não dos mecanismos causais do processo de especiação. Do mesmo modo, a compatibilidade reprodutiva não garante monofiletismo, já que duas espécies podem ser

reprodutivamente compatíveis e, no entanto, não partilharem do mesmo ancestral (veja Introdução à Zoologia). Um bom exemplo de espécie biológica em que isolamento reprodutivo e unidade histórica não são congruentes é o pequeno mamífero *Thomomys umbrinus*, do México. Nessa espécie, raças cromossômicas ( $2N=76$  e  $2N=78$ ) apresentam populações em que as relações filogenéticas são mais próximas entre os diferentes grupos cariotípicos que apresentam isolamento reprodutivo do que para o mesmo grupo cariotípico em que existe compatibilidade reprodutiva entre as populações. Logo, relações evolutivas equivocadas podem ser construídas a partir do CBE.

Devido às grandes dificuldades enfrentadas pelo CBE, diversos conceitos alternativos de espécie têm sido propostos. As diferentes formas do conceito filogenético de espécie (CFE) são uma dessas alternativas. Segundo uma das definições desse conceito, proposta originalmente por **JOEL CRACRAFT**, em 1983, espécies seriam: “Um grupo irredutível de organismos que pode ser distinguido de outros grupos e dentro do qual existe um padrão de parentesco do tipo ancestral e descendente”. Para o CFE as espécies devem representar linhagens evolutivas discretas, o que significa dizer que espécies representam grupos monofiléticos. O *status* de espécie é decidido principalmente com base na coesão fenotípica dentro dos grupos contra a descontinuidade fenotípica entre os grupos. Portanto, o CFE dá ênfase ao aspecto mais geral da diversidade biológica, o processo de diferenciação, não importando se este é seguido ou não de isolamento reprodutivo entre os grupos. A maior vantagem desse conceito é a sua universalidade, podendo ser ele usado sem problemas para espécies de reprodução assexuada e fósseis. Espécies que sofrem hibridização também são compatíveis com o CFE. Do ponto de vista teórico, a grande vantagem desse conceito é a introdução do tempo como um elemento na definição de espécie, ou seja, as espécies passam a representar a história de linhagens de ancestral e descendente independentes.

O CFE define espécies com base em caracteres morfológicos, porém não oferece nenhuma pista relativa a eles que sejam importantes. Isso significa que a variação fenotípica dentro de grupos pode ser interpretada de maneira diversa, sendo, portanto, subjetiva a decisão sobre o que é importante ou não. Além disso, o número de espécies reconhecidas pode ser dependente apenas dos métodos usados e de seu poder de resolução para identificar os caracteres. Por exemplo, grupos taxonômicos como

#### JOEL CRACRAFT

Curador do Departamento de Ornitologia do Museu Americano de História Natural (*American Museum of Natural History*). Recebeu seu doutoramento na Universidade de Columbia em 1969. Seu trabalho de pesquisa se concentra em Sistemática, Biodiversidade e Biogeografia.

**JUGO E. H. PATERSON**

Entomólogo, professor da Universidade de Queensland, Austrália. Uma história do desenvolvimento do seu conceito de espécie e suas principais idéias sobre a especiação podem ser encontradas no livro: Paterson, H. E.H. & S.F. McEvey (eds). 1993. *Evolution and the Recognition Concept of Species: Collected Writings*. 1<sup>st</sup> ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.

**ALAN TEMPLETON**

Professor de Genética na Universidade de Washington, em St. Louis. Seu trabalho envolve a aplicação das técnicas de Biologia Molecular e da teoria da Genética de Populações no estudo de problemas evolutivos, entre eles o conceito e significado das espécies biológicas. Seus interesses envolvem, ainda, Biologia da Conservação e Evolução Humana.

algas, esponjas e corais apresentam um número restrito de caracteres pelos quais podem ser classificados. Como consequência, grande número de espécies nesses grupos foram definidas, no passado, como cosmopolitas (com extensa distribuição geográfica e ecológica). Atualmente, com o desenvolvimento das técnicas de observação, estas classificações vêm sendo revistas.

Além da universalidade, um conceito de espécie deve oferecer explicação sobre os mecanismos evolutivos causais da especiação. O CFE não faz isto, passando à margem de toda a discussão a respeito do processo de especiação. Essa é outra limitação deste conceito.

Na tentativa de superar as restrições dos conceitos anteriores, o conceito por reconhecimento de espécie (CRE) foi proposto por **PATERSON**, em 1985, e define espécies como: “O grupo populacional mais inclusivo composto de indivíduos biparentais que partilham um sistema de fertilização comum.” Esse sistema de fertilização comum inclui todos os mecanismos de reconhecimento do parceiro sexual, como, por exemplo, comportamento de corte, período reprodutivo, coloração, compatibilidade gamética etc. De fato, os componentes responsáveis pelo sucesso reprodutivo da espécie. Todas as barreiras ao fluxo gênico que agem depois da fertilização (inviabilidade e esterilidade dos híbridos, por exemplo) são excluídas da definição. O CRE vê o processo de especiação como uma ação da seleção direcional para maximizar a reprodução entre os indivíduos de uma população. O CRE e o CBE partilham sua ênfase na reprodução e no fluxo gênico; no entanto, o CRE faz isto chamando atenção para os mecanismos que propiciam a reprodução, o que evolutivamente faz mais sentido.

Embora faça mais sentido do ponto de vista biológico e evolutivo, o CRE, com sua ênfase na reprodução, sofre dos mesmos problemas e está sujeito às mesmas críticas feitas ao CBE.

O último conceito de espécie que será discutido aqui é o conceito de coesão de espécie (CCE), proposto por **TEMPLETON** em 1989. Nesse, as espécies são: “A população mais inclusiva de indivíduos que possuem o potencial de coesão fenotípica, dado através de mecanismos intrínsecos de coesão.” Esses mecanismos de coesão incluem o fluxo gênico, isolamento reprodutivo, seleção natural estabilizadora, sistema de desenvolvimento, fisiologia e ecologia, entre outros. A principal vantagem do CCE é a sua universalidade, podendo incluir, por exemplo, taxa de reprodução

assexuada. Do mesmo modo, inclui na definição um grande número de mecanismos evolutivos que promovem a especiação e que estavam ausentes nos outros conceitos de espécie. Entretanto, o CCE sofre das mesmas dificuldades operacionais do CRE e do CBE.

Uma tendência dos modernos conceitos de espécie tem sido mudar da visão de espécie como sistema fechado (CBE) para uma visão mais flexível, em que as espécies sejam vistas como produtos da interação entre inúmeras forças evolutivas (CCE). Esta tendência reflete uma mudança de interesse: da simples ordenação da biodiversidade para o entendimento do processo de especiação.



### ATIVIDADE 2

Você encontrará a seguir uma lista de características que marcam a ênfase de cada um dos conceitos de espécie discutidos. Marque CBE, CFE, CRE ou CCE, conforme a característica diga respeito aos conceitos biológico, filogenético, de reconhecimento ou coesão de espécies.

- ( ) Monofilia
- ( ) Isolamento reprodutivo
- ( ) Sistema de fertilização comum
- ( ) Mecanismos de coesão

### RESPOSTA

(CFE) Monofilia  
 (CBE) Isolamento reprodutivo  
 (CRE) Sistema de fertilização comum  
 (CCE) Mecanismos de coesão

### COMENTÁRIO

*Como na Atividade 1, você não dever ter encontrado muita dificuldade para resolver essa questão; ela também era óbvia! É com um passo de cada vez que toda a informação desta aula vai ficando assim... óbvia para você!*

## O PROCESSO DE ESPECIAÇÃO

### Especiação alopátrica

A grande revolução da teoria darwiniana, no que diz respeito à concepção de espécie, foi a mudança de uma perspectiva tipológica para uma concepção populacional. A espécie não é mais um tipo, mas um grupo (ou grupos) de indivíduos que partilham caracteres e têm continuidade

histórica a partir da reprodução. Nesta perspectiva, o processo de especiação é a conversão da variação entre os indivíduos dentro de uma população em variação entre populações no tempo e no espaço. Geneticamente, esse processo pode ocorrer pela ação da:

a) seleção natural disruptiva, produzindo divergência na composição genotípica de populações geográficas que, conseqüentemente, ficam mais homogêneas dentro de cada região enquanto sofrem diferenciação entre as regiões (ver Aula 13: Seleção Natural 1) e

b) deriva genética, sob a qual as populações geográficas sofrem perda de variação gênica; mas, como o processo é estocástico, diferentes populações terão diferentes genótipos fixados (ou com frequências estatisticamente diferentes) (ver Aula 11: Deriva Gênica).

O processo de diferenciação depende, no entanto, de a migração entre as populações ser limitada o suficiente para prevenir a homogeneização devido ao fluxo gênico. Por isso, o processo é definido como alopátrico, ou seja, depende do isolamento geográfico entre as populações. Barreiras geográficas, tais como rios ou montanhas, funcionam como impedimento ao fluxo gênico.

Este processo de diferenciação pode manter, em diferentes regiões geográficas, populações nas quais a frequência gênica de determinados alelos é significativamente diferente, sendo elas assim referidas como raças. Se esse processo resulta em diferenciação mais extrema, em que as populações geográficas (raças) apresentam, por exemplo, a fixação de alelos alternativos de modo que indivíduos de procedência anônima possam ser identificados como característicos de uma região ou outra, as populações podem ser referidas, então, como subespécies. O processo de especiação estará completo quando populações geográficas apresentarem nível de diferenciação suficiente para que possam exibir isolamento reprodutivo em simpatria (CBE), constituírem-se como linhagens evolutivas independentes (CFE) ou partilharem o mesmo sistema de reconhecimento ou coesão independente das demais populações (CRE e CCE). Observe a **Figura 22.2** para visualizar o que estamos descrevendo.



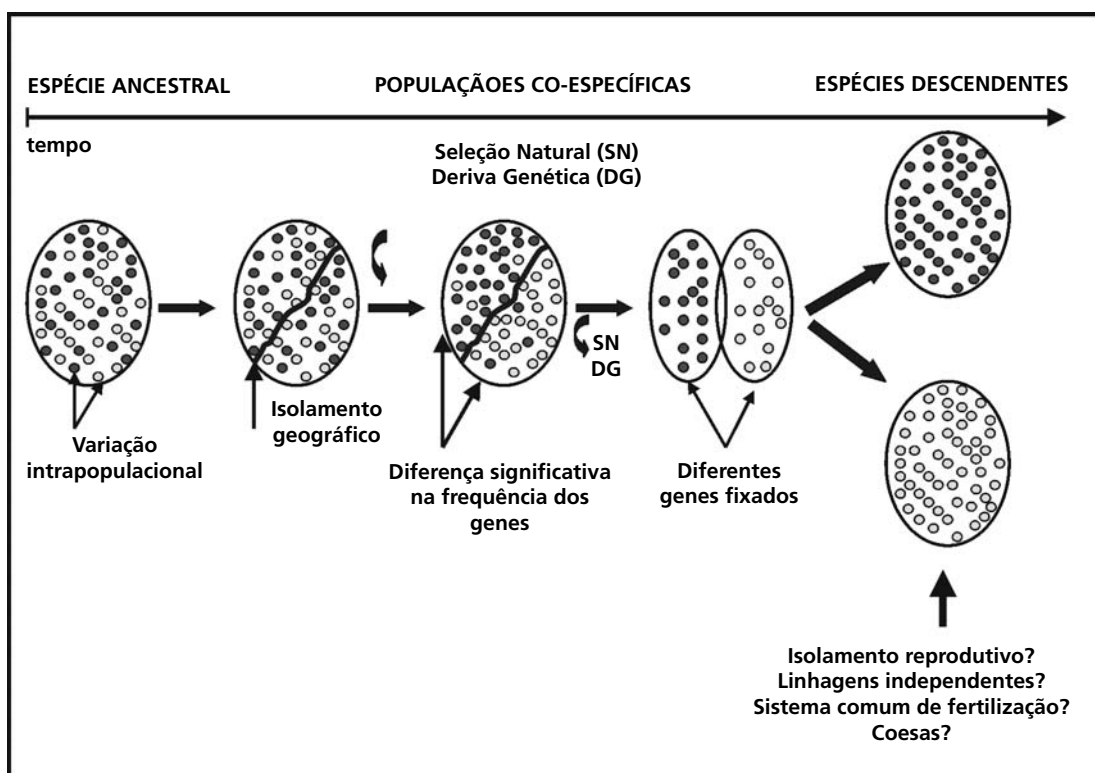


Figura 22.2: Esquema representando o processo de especiação alopátrica.

Mas, qual é o nível de diferenciação genética necessário para determinar a especiação? Não existe uma resposta simples para essa questão. As diferenças entre espécies são, geralmente, poligenicamente controladas; algumas vezes são causadas por poucos genes, mas com forte interação epistática entre eles. Em alguns casos, especialmente em plantas, as diferenças entre as espécies podem ser determinadas por um ou dois genes apenas.

Outra questão relevante é a natureza da diferença genética que influencia o processo de especiação. Em alguns casos, o isolamento reprodutivo pode originar-se de uma interação entre genes cromossômicos e fatores citoplasmáticos transmitidos através do ovo, como em mosquitos do gênero *Culex*. Alguns estudos têm demonstrado, também, que os rearranjos cromossômicos podem ter um papel relevante no processo de especiação. Por exemplo, duas espécies de planta da Califórnia, *Clarkia lingulata* e *C. biloba*, são praticamente idênticas do ponto de vista morfológico; contudo, diferem por uma translocação, duas inversões pericêntricas e fissão de um cromossomo, o que torna estéreis os híbridos dessas duas espécies.

O processo de especiação alopátrica que acabamos de estudar é, provavelmente, o principal mecanismo de especiação em animais e, certamente, o mais bem entendido entre os mecanismos de especiação. Não sendo o único, o processo de especiação simpátrica é um mecanismo alternativo.

### Especiação simpátrica

A visão darwinista ortodoxa admite que espécies irmãs de reprodução sexuada e que ocupam a mesma distribuição geográfica resultaram de especiação alopátrica no passado, sendo a distribuição geográfica atual um evento ocorrido após o processo de especiação em isolamento geográfico. Contudo, eventos de especiação em simpatria (ou seja, formação de novas espécies sem a necessidade de barreiras geográficas) também têm sido propostos. Para estes modelos, a chance de reprodução entre dois indivíduos não estaria na dependência de barreiras físicas, mas de seus genótipos.

Os estudos para demonstrar a possibilidade de especiação simpátrica na Natureza incluem aqueles que tentam a caracterização de polimorfismos genéticos responsáveis pela escolha ou uso do habitat. Nesse caso, o elemento fundamental para iniciar o processo de especiação seria a aquisição de alelos, por alguns indivíduos dentro de uma população, que conferissem a eles vantagem adaptativa em novos habitat. Esses novos alelos poderiam conduzir a reprodução preferencial destes indivíduos nesses habitat, o que produziria um processo de divergência na população, formando raças que, ao longo do tempo, evoluiriam para formar espécies distintas.

Os polimorfismos genéticos relacionados com preferência por habitat existem na Natureza, sendo inclusive associados a mudanças importantes no fenótipo. Um bom exemplo desse tipo de polimorfismo ocorre entre os peixes ciclídeos *Perissodus microlepis*, do lago Tanganica. Nesses peixes, alelos distintos em apenas um loco promovem mudanças no hábito alimentar que conferem vantagem adaptativa aos seus portadores, bem como modificam o tipo de boca dos indivíduos, que são, desta forma, facilmente identificáveis no campo.

O modelo de especiação simpátrica mais bem estabelecido é o de especiação instantânea, por poliploidia, que ocorre em plantas. Por exemplo, se houver a formação de um híbrido tetraplóide a partir de duas espécies diplóides, este estará isolado reprodutivamente das duas

espécies ancestrais, uma vez que o retrocruzamento terá como resultado a formação de inúmeros gametas desbalanceados. Contudo, essa espécie pode se reproduzir assexuadamente. No caso de acontecer uma duplicação do número de cromossomos desse híbrido (alopoliploidia), uma quarta espécie pode ser formada, agora com a possibilidade de reprodução sexuada, já que os cromossomos, pela duplicação, estão outra vez balanceados. Tais complexos poliplóides têm sido descritos para muitos gêneros de plantas.



### ATIVIDADE 3

Marque ALO ou SIM, conforme se refira, respectivamente, aos processos de especiação alopátrica ou simpátrica.

- ( ) A chance de reprodução entre indivíduos está na dependência da região geográfica.
- ( ) A chance de reprodução entre indivíduos está na dependência dos genótipos.
- ( ) Alopolidiploidia
- ( ) Seleção natural disruptiva

### RESPOSTA

(ALO) A chance de reprodução entre indivíduos está na dependência da região geográfica.

(SIM) A chance de reprodução entre indivíduos está na dependência dos genótipos.

(SIM) Alopolidiploidia.

### COMENTÁRIO

Mais uma atividade simples! Se encontrar problemas para resolvê-la, você, certamente, precisa estudar esta aula com mais seriedade, antes que cheguem as atividades finais.

## CONCLUSÃO

Tanto os modelos de especiação alopátrica quanto os modelos de especiação simpátrica são incapazes de fornecer um mecanismo geral para o processo de especiação ou de produzir um consenso ou uma definição entre os vários conceitos de espécie que nós estudamos. Esta dificuldade reflete algumas características da discussão sobre conceitos de espécie e estudo do processo de especiação.

Em primeiro lugar, os diversos conceitos de espécie lidam com uma contradição de objetivos. São eles:

a) Definir espécies como unidades taxonômicas. Nesse caso, o interesse é ter um conceito que seja útil à descrição e catalogação da biodiversidade. O melhor exemplo dessa estratégia é o CFE.

b) Definir espécies como unidade e produto do processo evolutivo. Conceitos desse tipo estão interessados em informar a respeito do processo de especiação, em traçar um programa de pesquisas em genética evolutiva ou simplesmente incorporar aquilo que a genética evolutiva nos informa sobre as espécies. O CRE e o CCE se enquadram nesta estratégia.

O CBE, por sua vez, é uma tentativa de satisfazer a ambos os objetivos; contudo, como já foi discutido anteriormente, este conceito não satisfaz o primeiro objetivo basicamente por não ser operacional e, ao mesmo tempo, ao assumir as espécies como entidades fechadas, confunde mecanismos causais (forças evolutivas) com efeitos possíveis (mecanismos de isolamento), mas não obrigatórios, do processo de especiação.

Se os objetivos são diversos nos conceitos de espécie, no estudo do processo de especiação, é o objeto que é diverso. Para a pergunta sobre o que é especiação, pelo menos duas respostas são possíveis:

- a) Estudo da evolução do isolamento reprodutivo e
- b) Estudo da evolução da diversidade biológica.

Como se vê, esta diversidade de objeto está diretamente ligada ao conceito de espécie assumido. Dito de outra forma, o estudo da especiação é, de certa forma, direcionado pelo conceito de espécie. Do mesmo modo, o conceito de espécie reflete, em muito, aquilo que é admitido como importante para o processo de especiação.

**RESUMO**

Existem mais de 20 conceitos de espécie. Isso se deve, principalmente, ao fato de que a definição de espécie tenta atender a dois objetivos diversos: ser uma ferramenta para classificar e ordenar o mundo vivo e, ao mesmo tempo, ser uma interpretação das espécies como unidades do processo evolutivo. As primeiras idéias a respeito das espécies datam da Antigüidade; contudo, até a Idade Clássica, entender o que vinha a ser uma espécie estava sempre relacionado à busca de uma essência metafísica. Foi somente no século XIX que as idéias evolutivas passaram a integrar as concepções a respeito de espécies. Primeiramente, com a teoria de Lamarck, e posteriormente, com Darwin, é que a Taxonomia e a Sistemática passaram a ter responsabilidade de representar a filogenia em suas classificações.

A análise de um conceito de espécie envolve critérios tais como universalidade, operacionalidade e significado biológico. É muito difícil encontrar um conceito de espécie que se adeque a todos esses critérios. Já que os conceitos biológico, filogenético, de reconhecimento e coesão de espécies, ora atendem a um, ora a outro dos critérios utilizados. Contudo, uma tendência geral dos conceitos mais modernos é passar a encarar as espécies como produtos da interação entre inúmeras forças evolutivas, o que reflete uma mudança de interesse: da simples ordenação da biodiversidade para o entendimento do processo de especiação.

Mas como se dá a especiação? Existem dois modelos principais que tentam explicar esse processo: alopatria e simpatria. No primeiro caso, o processo de diferenciação depende do isolamento geográfico entre as populações, que vão acumulando diferenças genéticas. Esse processo é, provavelmente, o principal mecanismo de especiação em animais. Na especiação simpátrica, a chance de reprodução entre dois indivíduos não está na dependência de barreiras físicas, mas na dos genótipos dos indivíduos. Nesse caso, polimorfismos genéticos podem determinar a escolha ou uso do habitat. Contudo, o modelo de especiação simpátrica mais bem estabelecido é o de especiação instantânea, por poliploidia, que já foi descrito para muitos gêneros de plantas.

O estudo e a compreensão do processo de especiação é, de certa forma, informado pela definição de espécie que está sendo utilizada. Do mesmo modo, os diferentes conceitos de espécie refletem, também, aquilo que é considerado importante para o processo de especiação.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Explique por que até o Renascimento a definição de espécie era baseada numa decifração do mundo vivo e, a partir de Lineu, ela passa a estar na dependência de uma observação cuidadosa.

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Porque até o Renascimento acreditava-se que conhecer uma espécie era entender a sua essência. Para tanto, era necessário decifrar a criação a partir dos signos deixados por Deus na forma das coisas presentes no mundo. Era usada uma lógica dedutiva. A partir de Lineu, a perspectiva passa a ser empirista, ou seja, o conhecimento das espécies estava ligado a um método indutivo; portanto, era preciso observar os seres vivos de maneira cuidadosa. Para tanto, era necessário contar, medir, dissecar etc.*

### COMENTÁRIO

*Esta questão demanda de você uma boa compreensão da discussão que fizemos sobre o histórico do conceito de espécie. Caso não tenha conseguido responder a esta atividade corretamente, é bom reler toda a discussão.*

2. Qual a mudança fundamental das concepções a respeito de espécie com a entrada em cena das idéias evolutivas?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*As idéias evolutivas determinaram que os conceitos de espécie passassem a refletir a filogenia (ancestralidade comum), a perspectiva populacional e a continuidade das espécies na reprodução.*

**COMENTÁRIO**

*Como na questão anterior, aqui também é preciso que você tenha compreendido bem a discussão sobre os conceitos de espécie.*

3. A que se deve a existência de tantos conceitos de espécie?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*Se deve à dificuldade de compatibilizar objetivos como a ordenação da biodiversidade a partir da classificação biológica e, ao mesmo tempo, refletir o processo evolutivo. Para a Sistemática e a Taxonomia, as espécies devem ser sistemas fechados e estanques, enquanto evolutivamente as espécies são sistemas dinâmicos sob a ação das forças evolutivas.*

**COMENTÁRIO**

*Como você já deve ter percebido, as atividades finais desta aula exigem de você mais do que simplesmente o domínio das informações; é preciso que você saiba utilizar essas informações de maneira crítica.*

4. Em que sentido *A origem das espécies*, de Charles Darwin, é, ainda, um texto atual em relação ao problema da especiação?

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*No sentido de que é a partir de A origem das espécies que a especiação é entendida como um processo de transformação de variação intrapopulacional em variação interpopulacional.*

**COMENTÁRIO**

*Se você acertou a resposta, então, a sua compreensão e o seu poder de síntese estão adequados para os objetivos desta aula. Caso contrário, é importante que você, além desta aula, reveja também a Aula 3: Histórico do Estudo da Evolução.*

## AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula envolveu três momentos: uma perspectiva histórica, uma discussão e a apresentação de modelos. Nesse sentido, ela não foi exatamente uma aula simples, mas esperamos que tenha sido clara o suficiente. As atividades finais podem ser um bom termômetro da sua compreensão. Caso tenha enfrentado dificuldades para resolvê-las, aconselhamos uma nova leitura integral da aula que, agora, deve fluir melhor.

## INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai ser informado a respeito das evidências moleculares da relação evolutiva entre os grandes grupos de seres vivos. Para além da especiação, estaremos estudando a Macroevolução!



## Evidências da evolução: filogenia molecular

# AULA 23

### Meta da aula

Apresentar e desenvolver os conceitos e métodos utilizados na filogenia molecular.

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

- Definir filogenia e sistemática molecular.
- Listar métodos para inferir relações de ancestralidade entre um grupo de seqüências alinhadas.

### Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula, é importante que você reveja os conceitos de Filogenia, Taxonomia e Biogeografia (Aulas 3, 4 e 17 da disciplina Diversidade dos Seres Vivos); estude novamente o impacto da Sistemática Filogenética (Aula 13 da disciplina Grandes Temas em Biologia); e, principalmente, releia as Aulas de 2 a 11 da disciplina Introdução à Zoologia.

## INTRODUÇÃO

Nesta aula, vamos falar sobre as interações entre as disciplinas Evolução, Biologia Molecular, Genética de Populações e Filogenia Molecular. Você vai aprender a utilizar seqüências de nucleotídeos ou aminoácidos como caracteres para estimar relações entre organismos, ou em outras palavras, para construir filogenias.

## A LIGAÇÃO ENTRE SISTEMÁTICA MOLECULAR, FILOGENIA MOLECULAR E EVOLUÇÃO

### SISTEMÁTICA MOLECULAR

É a detecção, descrição e explicação da diversidade biológica em nível molecular; ela analisa tanto a variação que ocorre entre as espécies quanto a que ocorre dentro das espécies.

### MARCADOR GENÉTICO OU MARCADOR MOLECULAR

É um DNA polimórfico ou a seqüência de uma proteína derivada de uma única localização cromossômica (loco), usado no mapeamento genético e na identificação individual ou de determinado táxon.

### FILOGENIA

É a história evolutiva de populações de organismos relacionados.

A **SISTEMÁTICA MOLECULAR** é uma disciplina que utiliza **MARCADORES GENÉTICOS** para inferir processos e **FILOGENIAS** populacionais.



Volte à Aula 8 desta disciplina e reveja com detalhes o papel dos marcadores moleculares no estudo da evolução!

O estudo da Evolução Molecular envolve duas grandes áreas:

- Área 1 = Evolução das macromoléculas. Investiga as taxas e padrões de mudança do material genético (seqüências de DNA) e dos produtos por ele codificados (proteínas) no tempo evolutivo, além dos mecanismos responsáveis por essas mudanças;
- Área 2 = Reconstrução da história evolutiva dos genes e organismos, Filogenia Molecular ou Filogenética Molecular. Investiga a história evolutiva dos organismos e das macromoléculas, segundo inferência a partir de dados moleculares.

As áreas 1 e 2 são fortemente relacionadas: o conhecimento filogenético é essencial para a determinação da ordem das mudanças nos caracteres moleculares estudados, o que caracteriza, geralmente, o primeiro passo na inferência causal da mudança; o conhecimento acerca do padrão e da taxa de mudança de uma dada molécula é crucial para as tentativas de reconstrução da história evolutiva de um grupo de organismos.

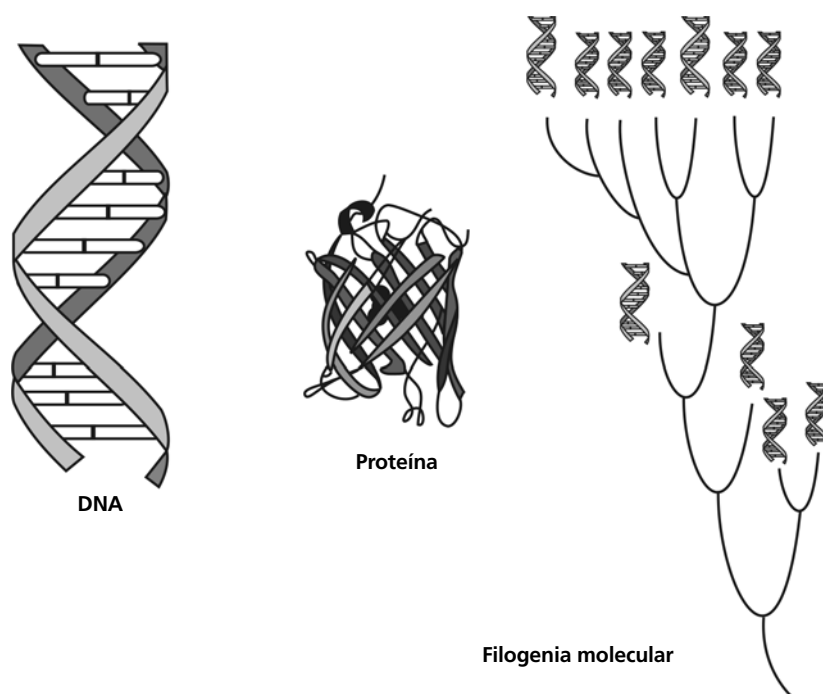


Figura 23.1: Moléculas utilizadas na construção de filogenias moleculares e exemplo de uma árvore filogenética.



Árvore filogenética. A representação gráfica de reconstrução filogenética geralmente é constituída em forma de "árvore", com uma topologia específica, seja ela enraizada ou não. Você já viu o conceito de árvore filogenética em diversos momentos do seu curso de Biologia! A primeira vez foi na Aula 11 de Grandes Temas em Biologia. Volte à Aula 2 desta disciplina e reveja, também, a Aula 17 de Diversidade dos Seres Vivos. As características gerais de uma árvore filogenética serão apresentadas a seguir.

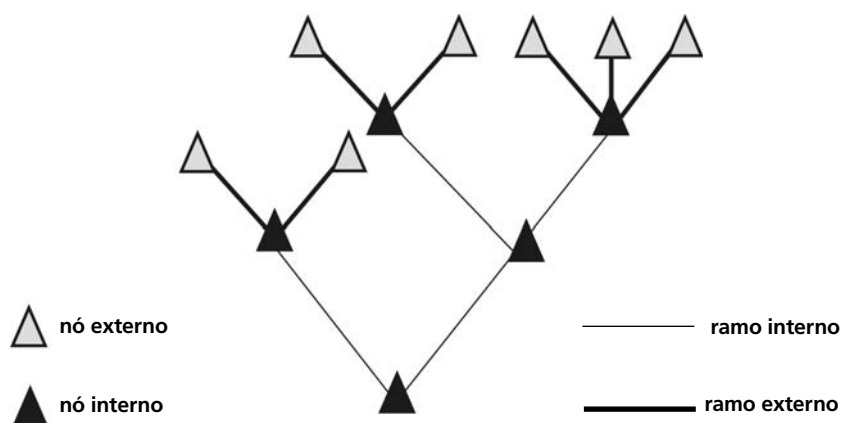


Figura 23.2: Componentes de uma árvore filogenética.

A disciplina Evolução Molecular soma os dados empíricos gerados pelas técnicas de Biologia Molecular com a fundamentação teórica da disciplina Genética de Populações.

A análise das moléculas, principalmente DNA e proteínas, cria um substancial banco de dados comparativos que constitui a matéria-prima para os estudos da disciplina Evolução Molecular. Esta matéria é responsável por avaliar taxas, processos e limitações da mudança molecular através do tempo.

A Sistemática Molecular inclui ambas as variações intraespecíficas, que constitui o campo de trabalho da Genética de Populações; e a diversidade interespecífica, que é, tradicionalmente, o campo de trabalho da Filogenética.

O uso de genealogias alélicas, baseado na taxa de substituição de nucleotídeos, torna possível prever os efeitos da deriva genética, mutação, migração e seleção, em tempos predeterminados, como na ancestralidade comum de determinados alelos.

#### ATIVIDADE 1



##### CARÁTER E CARACTERES (PLURAL)

Ao longo desta aula, vamos utilizar este termo para os traços distintivos gerados no estudo de filogenias. Na verdade, essa palavra é traduzida do inglês *character* e é bastante utilizada na literatura especializada, em português.

Em que se diferencia a Filogenética da Filogenética Molecular?

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

##### RESPOSTA COMENTADA

*Ambas as disciplinas utilizam caracteres para inferir relações de ancestralidade entre táxons. A Filogenética Molecular difere apenas quanto ao tipo de caracteres que utiliza, ou seja, ela dispõe de dados gerados pela análise de moléculas de proteínas e ácidos nucleicos. A Filogenética clássica utiliza caracteres morfológicos, ecológicos, embriológicos etc.*

## HISTÓRICO E EVOLUÇÃO DA SISTEMÁTICA MOLECULAR E DA BIOLOGIA MOLECULAR

No século XVIII, Carolus Linnaeus ou Carl Linné (veja a Aula 9, Introdução à Zoologia) estabeleceu um critério para a descrição e categorização da diversidade biológica. Esse sistema hierárquico era inicialmente independente da Teoria Evolutiva; alguns dos primeiros evolucionistas, como George-Louis Leclerc, o Comte de Buffon (veja a Aula 13, Introdução à Zoologia), se opunham ao Sistema Lineano e ao essencialismo aristoteliano nele embutido. No entanto, o Sistema de Linnaeus prevaleceu e os evolucionistas posteriores, como Jean-Baptiste Lamarck, Charles Darwin (veja a Aula 3, Evolução) e Ernst Heinrich Haeckel (veja a Aula 7, Introdução à Zoologia), simplesmente adaptaram o sistema para produzir uma classificação baseada nas relações filogenéticas.

Os primeiros esforços para reconstruir a história filogenética eram baseados em poucos critérios objetivos, e as estimativas de filogenia eram pouco mais que suposições plausíveis, geradas por peritos em grupos taxonômicos particulares. Durante a maior parte da primeira metade do século XX, os sistematas estavam mais envolvidos com problemas de espécies, especiação e variação geográfica do que com problemas de filogenia.

Essa situação começou a mudar durante as décadas de 1930, 1940 e 1950, por meio do esforço de pesquisadores, como o botânico Walter Zimmermann e o zoólogo Willi Hennig (veja a Aula 2, Introdução à Zoologia). Eles começaram a definir métodos objetivos para a reconstrução da história evolutiva, com base em caracteres compartilhados por organismos vivos e fósseis.

Na década de 1960, esses métodos foram refinados e transformados em critérios explícitos para a estimativa de filogenias. Vários algoritmos baseados nesses critérios foram implementados em programas de computador, o que permitiu a análise de um grande e complexo conjunto de dados. Os últimos 30 anos continuaram a representar avanços conceituais e operacionais na estimativa de filogenias, assim como na análise de mudanças microevolutivas; agora, os estudos de filogenia não mais se limitam a aplicações na classificação biológica. Na verdade, estudos de filogenia permearam quase todas as subdisciplinas da Biologia, e biólogos comparativos de todos os tipos reconhecem a importância de métodos filogenéticos na interpretação de padrões e processos biológicos.

O século XX teve duas grandes eras em relação às moléculas: a Era das Proteínas e a Era do DNA. A Era das Proteínas teve seu clímax na década de 1960, enquanto a Era do DNA viveu o apogeu nas décadas de 1980 e 1990. Mais recentemente, temos vivido, na Biologia Molecular, as Eras da Genômica e da Proteômica.

Na década de 1950, os estudos evolutivos incorporaram os métodos do seqüenciamento de proteínas, análise de padrões de fragmentos tripticos, eletroforese em gel de amido e técnicas imunológicas mais apuradas. Poucos anos depois, Frederick Sanger e colaboradores (1953) determinaram a primeira seqüência completa da proteína insulina.

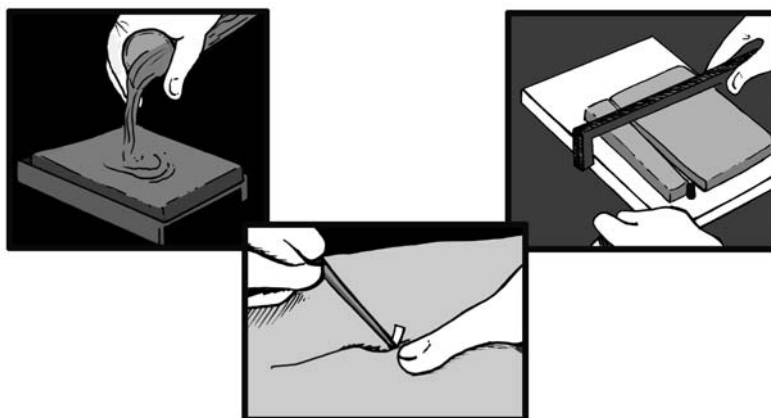


#### Eletroforese em gel de amido

Desde a origem do gel de eletroforese de amido, da visualização histoquímica das enzimas nos géis e dos estudos clássicos de H. Harris, J. L. Hubby e R. C. Lewontin (veja Aula 8, Evolução), uma importante revolução ocorreu no entendimento de processos micro e macroevolutivos. A eletroforese de proteínas – migração de proteínas sob influência de um campo elétrico – é um dos métodos mais baratos e eficazes na investigação de fenômenos genéticos no nível molecular.

Várias investigações de variabilidade genética em populações naturais, fluxo gênico, hibridização entre espécies, reconhecimento de limites entre espécies e relações filogenéticas utilizaram e utilizam proteínas e enzimas. A principal suposição que os biólogos evolutivos fazem no uso de dados de isozimas é a de que mudanças na mobilidade das enzimas sob um campo elétrico refletem alterações na seqüência de DNA que as codifica. Assim, se o padrão de bandas de dois indivíduos é diferente, supõem-se que essas diferenças possuem base genética e são herdáveis.

Apesar de consideravelmente menos precisa que o seqüenciamento de proteínas, a eletroforese dessas macromoléculas consome muito menos tempo, e foi amplamente utilizada no estudo de relações filogenéticas entre populações ou espécies relativamente próximas evolutivamente. O uso da eletroforese desencadeou o desenvolvimento de medidas de distância genética, e o Índice de Nei (NEI, 1972) facilitou muito o estudo das relações evolutivas entre populações ou espécies próximas evolutivamente. Adicionalmente, foram também extensamente utilizadas técnicas de imunossistemática, tais como a fixação de microcomplementos e de hibridização de DNA.



**Figura 23.3:** Eletroforese em gel de amido: preparo do gel; aplicação, em um corte na origem do gel, de pequenos recortes de papel-filtro embebidos nas amostras; após a corrida, corte do gel em fatias para ensaio enzimático.

Já se sabia, em 1956, que as substituições de aminoácidos ocorriam de maneira não aleatória entre as diferentes partes de uma proteína (comparando-se a insulina de boi, ovelha, porco, cavalo e baleia, constatava-se que as mudanças só ocorriam nas posições de 8 a 10 da cadeia alfa); sabia-se também que a maioria das substituições de aminoácidos das mesmas proteínas, embora de espécies diferentes, parecia não ter efeito notório em sua atividade biológica. Por outro lado, pequeno número de substituições de aminoácidos podia causar considerável diferença na atividade biológica de proteínas diferentes, porém relacionadas (por exemplo: a vasopressina e a oxitocina do boi diferem em apenas dois aminoácidos).

Nas décadas de 1960 e 1970, o acúmulo de seqüências de proteínas (na época, mais fáceis de analisar do que os ácidos nucleicos) forneceu, pela primeira vez, dados adequados para o estudo de evolução, especialmente o das relações evolutivas entre ordens, classes, filos e reinos. Esses dados estimularam a construção de árvores filogenéticas e o desenvolvimento de diversos métodos para a construção dessas árvores.

A árvore construída a partir de seqüências de uma única proteína, o citocromo c, era similar à árvore conhecida, baseada em caracteres não- moleculares (morfológicos, ecológicos, reprodutivos, ontogenéticos etc.) para diversas espécies de vertebrados e invertebrados; isso revelou o potencial da filogenética molecular. Tal acúmulo de dados gerou também grande interesse na metodologia de alinhamento de seqüências.

E. Zuckerkandl e L. Pauling propuseram, em 1965, a **TEORIA DO RELÓGIO MOLECULAR** com base em dados conhecidos para hemoglobinas e citocromo c – a taxa de substituição de aminoácidos nessas proteínas era, aproximadamente, a mesma dentre diversas linhagens de mamíferos. Essa teoria suscitou grande interesse no uso de macromoléculas em estudos evolutivos (se proteínas evoluem a taxas constantes, elas podem ser utilizadas para a determinação do tempo de divergência entre espécies e para a reconstrução das relações filogenéticas entre organismos). O Relógio Molecular gerou muita controvérsia, pois nos níveis morfológico e fisiológico as taxas evolutivas pareciam ser bem mais erráticas (sem rumo).

O advento de várias técnicas para estudos de DNA, a partir de 1970, tais como análise de restrição, clonagem de genes, Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) e técnicas de seqüenciamento, acarretou uma explosão de conhecimento em Biologia Molecular e o estabelecimento de uma nova era no estudo da Evolução Molecular.

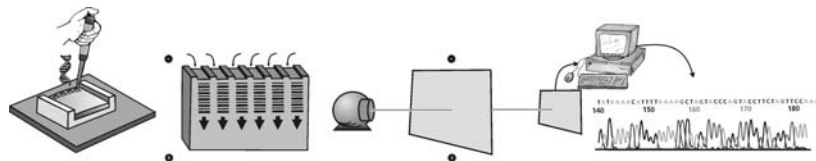
#### TEORIA DO RELÓGIO MOLECULAR

Decorre da regularidade, como em um relógio, da mudança ocorrida em uma molécula ou em um genótipo através do tempo geológico. É a teoria de que as moléculas evoluem em proporção direta ao tempo, de forma que diferenças entre seqüências homólogas de DNA ou proteínas podem ser usadas para estimar o tempo decorrido, desde a última vez em que as duas moléculas (ou os táxons que as contêm) possuíram um ancestral comum.

### TÉCNICAS DE DNA RECOMBINANTE

No início da década de 1970, uma nova maneira de explorar as principais moléculas constituintes de uma célula começou a ser posta em prática. Essas metodologias inovadoras foram coletivamente chamadas “Tecnologia do DNA Recombinante”, “Técnicas de Clonagem Molecular” ou de “Engenharia Genética”. O DNA era considerado o componente celular mais difícil de ser isolado e analisado, devido a seu tamanho (os genes são parte de uma enorme molécula de DNA condensada no cromossomo) e constituição quimicamente monótona (quatro tipos de nucleotídeos). Graças às novas técnicas, genes específicos podem ser isolados em quantidade, redesenhados e devolvidos às células e organismos.

As **TÉCNICAS DE DNA RECOMBINANTE** e de clonagem gênica permitem que os cientistas isolem e caracterizem qualquer gene ou outra sequência de qualquer organismo. Essas técnicas tornaram-se viáveis com a descoberta das enzimas de restrição, que reconhecem e quebram sequências específicas no DNA. Sequências de DNA de interesse são inseridas em pequenas moléculas de DNA auto-replicas, chamadas vetores de clonagem. Tais moléculas recombinantes são amplificadas por meio de replicação *in vivo*, após serem introduzidas por transformação em bactérias. Bibliotecas genômicas podem ser construídas em vetores contendo um jogo completo de sequências de DNA genômico ou cópias de DNA feitas em um organismo, a partir do RNAm (cDNA – DNA complementar ao RNA mensageiro, ou seja, sem os íntrons). Genes específicos podem ser isolados dessas bibliotecas por complementação genética e por hibridização com sondas de ácidos nucleicos, marcados radiativamente e contendo sequências de DNA de função conhecida.



**Figura 23.4:** A técnica de sequenciamento de nucleotídeos do DNA revolucionou o estudo da Evolução.

O acelerado progresso no Estudo da Evolução molecular foi grandemente facilitado pelo desenvolvimento de computadores de alta velocidade; cada vez mais, sua rapidez e baixo custo permitem o uso por número crescente de pesquisadores de métodos progressivamente sofisticados.

Junto aos avanços da biotecnologia, ocorreram melhorias na análise da variação molecular dentro de uma mesma espécie e entre espécies diferentes. A habilidade para se obter árvores gênicas dentro de uma mesma espécie encorajou o desenvolvimento da **TEORIA COALESCENTE** (HUDSON, 1991) e da análise da Filogeografia (AVISE, 1994). Novos

### TEORIA COALESCENTE OU DA COALESCÊNCIA

Teoria baseada em velocidades de divergência, determinadas pelo Relógio Molecular, para inferir o tempo de separação de dois táxons relacionados desde a linhagem do seu ancestral comum; processo evolutivo que é observado voltando no tempo, de modo que a diversidade alélica é acompanhada através das mutações até os alelos ancestrais. Essa teoria pode ser utilizada para fazer previsões sobre o tamanho efetivo das populações, idades e frequência dos alelos, seleção, velocidade de mutação ou tempo decorrido até que se identifique o ancestral comum.



métodos de análise relacionam não somente a geração de hipóteses filogenéticas, mas também o teste de hipóteses sobre Biogeografia, Ecologia, comportamento, Fisiologia, desenvolvimento, Epidemiologia e praticamente todo e qualquer aspecto da Biologia. Mais sofisticação na análise de dados evolutivos melhorou nossa habilidade de investigar as particularidades dos caracteres moleculares em relação aos modelos e processos de evolução.



### Filogeografia

O termo “filogeografia” foi criado, em 1987, por John C. Avise e colaboradores (AVISE *et al.*, 1987). Nos primeiros grandes levantamentos moleculares de linhagens de DNA mitocondrial (mtDNA ou DNAMit) em populações naturais, frases complicadas foram empregadas para resumir uma observação direta: os ramos de árvores gênicas intraespecíficas apresentam, comumente, um padrão geográfico. Em outras palavras, o componente genealógico tipifica a distribuição espacial dos genótipos dentro de organismos relacionados e entre eles.

Após a criação do termo filogeografia, várias relações entre genealogias gênicas e geografia puderam ser descritas simplesmente como padrões filogeográficos. Os estudos filogeográficos podem ser relacionados com a demografia de populações e a Teoria da Coalescência. O que nasceu como um mero termo útil tornou-se uma disciplina “adolescente” com ricas conexões com a Biologia, a Paleontologia e a Geografia Histórica. As perspectivas filogeográficas revolucionaram conceitual e empiricamente as interpretações dos processos microevolutivos na Natureza.

Simplificando, podemos dizer que a Filogeografia é a disciplina que relaciona as genealogias gênicas com a Filogenética e a Geografia.

A análise e a interpretação da distribuição das linhagens requerem usualmente importação de dados oriundos da Genética Molecular, da Genética de Populações, da Etologia, da Demografia, da Biologia Filogenética, da Paleontologia, da Geologia e da Geografia Histórica. Assim, a Filogeografia é um esforço integrativo que atua no entroncamento de diversas disciplinas nas áreas de micro e macroevolução.

### FILOGEOGRAFIA

É o estudo da Biogeografia revelado pela comparação de filogenias de populações ou espécies com sua distribuição geográfica. É também o campo de estudo dos princípios e processos que governam a distribuição geográfica de linhagens genealógicas dentro das espécies, com ênfase em fatores históricos, integrando conhecimentos de Genética Molecular, Genética de Populações, Filogenética, Demografia e Geografia Histórica.

## ATIVIDADE 2



Qual foi a molécula pioneira na história da Biologia Molecular?

---



---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

*A molécula pioneira foi a proteína. O seqüenciamento de aminoácidos e a eletroforese de alozimas (reveja este termo nas Aulas 8 e 21, de Evolução) foram a base da Teoria do Relógio Molecular e de todas as filogenias geradas nas décadas de 1950 a 1980.*

## INFERÊNCIAS EVOLUTIVAS INTRA-ESPECÍFICAS OU INFERÊNCIAS GENEALÓGICAS

Quando trabalhamos com populações de uma dada espécie, estamos de fato abordando as metas gerais da Genética de Populações, as quais procuram caracterizar e explicar a variação genética intra-especificamente. Essa variação é a matéria bruta para futuras mudanças evolutivas, e os diferentes níveis de variação em populações atuais distintas podem evidenciar mudanças evolutivas ocorridas no passado.

A análise de variações alélicas intra-específicas, mais do que fornecer a possibilidade de propormos uma genealogia (ou árvore de genes e/ou alelos), permite uma série de análises estatísticas, englobando fluxo gênico, tamanho populacional, tamanho efetivo da população, divergências populacionais, histórias demográfica e mutacionais, frequências alélicas, genotípicas e fenotípicas.

## GENÉTICA MOLECULAR DE POPULAÇÕES

Em tempos passados, a genética de populações era um assunto puramente teórico. Seu foco constituía relações entre estrutura de populações, sistemas de acasalamento, mutação, migração, seleção e deriva genética, desde que estes pudessem ser deduzidos *a priori* de dados de herança mendeliana e processos darwinianos.

As frequências alélicas eram as variáveis fundamentais da genética de populações, mas nenhum método experimental de utilização geral estava disponível para detectar diferenças de alelos entre organismos presentes em populações naturais.

Não existem dados de frequências alélicas disponíveis para aplicar as teorias de genética de populações, com exceção de alguns casos especiais, como, por exemplo, as inversões cromossômicas em *Drosophila*, que podem ser estudadas citologicamente.

A genética de populações é mais importante hoje do que foi em qualquer outro tempo. Essa importância se deve à descoberta das diferenças genéticas (polimorfismos) entre organismos, o que tornou obsoleto o estudo genético focado em organismos mutantes que manifestam diferenças fenotípicas visíveis, como ervilhas, que são lisas ou enrugadas, ou moscas-de-fruta, com olhos vermelhos ou brancos e os cruzamentos controlados.

A genética de populações estuda as diferenças que ocorrem naturalmente entre os organismos. As diferenças da mesma espécie são chamadas polimorfismos genéticos. Divergências genéticas são as diferenças que se acumulam entre espécies. Define-se genética de populações como o estudo de polimorfismos e divergências.

O estudo direto de genes e seus produtos (proteínas), sem necessidade dos cruzamentos, significa que a análise genética detalhada não está mais restrita a animais domésticos, plantas cultiváveis e ao pequeno número de organismos experimentais que podem ser cultivados em laboratório. A análise genética é possível para qualquer organismo.

## **POLIMORFISMOS MOLECULARES**

Um dos atributos universais das populações naturais é a diversidade fenotípica. Entre os indivíduos de qualquer população, muitos diferentes fenótipos podem ser encontrados para a maior parte dos caracteres. Variação genética, na forma de alelos múltiplos de vários genes, existe na maioria das populações naturais.

Atualmente, dados sobre as diferenças genéticas entre organismos são obtidos pela análise direta de moléculas de DNA ou proteínas.

O estudo de polimorfismos moleculares é baseado em seqüências de nucleotídeos ou aminoácidos. Os resultados consistem na forma de seqüências alinhadas, ou seja, arrumadas umas em relação às outras, de forma que cada posição corresponda à mesma posição na molécula do ancestral comum, a partir do qual todas as seqüências evoluíram. As seqüências podem derivar de indivíduos dentro de uma mesma espécie ou de indivíduos representando duas ou mais espécies.

## **POLIMORFISMOS DE DNA**

Os métodos de manipulação do DNA (digestão com enzimas de restrição, hibridização com sondas, amplificação por PCR, eletroforese) podem ser usados em várias combinações para analisar o DNA de genomas amostrados a partir de populações naturais.

A literatura moderna apresenta grande quantidade de métodos de detecção da variabilidade genética. Cada abordagem possui vantagens e limitações. Os mais importantes tipos de métodos de análise das variações em nível de DNA foram descritos na Aula 8 desta disciplina.

### SUBSTITUIÇÕES NÃO-SINÔNIMAS

São trocas de nucleotídeos no DNA codificante (ou gênico) que resultam em um novo códon que especifica um aminoácido diferente. Por exemplo: o códon GCA, que corresponde ao aminoácido alanina, sofre mutação, em que o G é alterado para C, formando o códon CCA, que corresponde ao aminoácido prolina. Essas mutações são ditas conservativas quando resultam na substituição de um aminoácido por outro quimicamente semelhante; e não-conservativas, quando o novo aminoácido possui cadeia lateral diferente. Substituições sinônimas ou silenciosas são trocas de nucleotídeos no DNA gênico que resultam em um novo códon que especifica o mesmo aminoácido. Por exemplo: o códon GCA, que corresponde ao aminoácido alanina, sofre mutação, em que o A é alterado para U, formando o códon GCU, que corresponde ao mesmo aminoácido alanina. Tais substituições freqüentemente ocorrem na posição da terceira base de um códon que, devido à degeneração do código genético, muitas vezes não implica alteração do aminoácido. Reveja a Aula 26 de Biologia Molecular em que foram apresentadas detalhadamente as características do código genético.

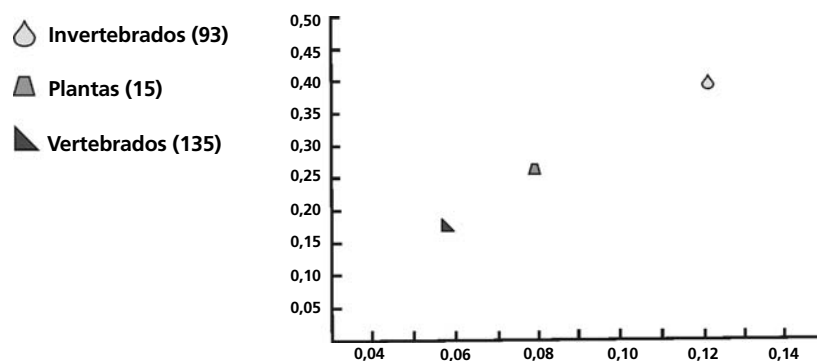
## POLIMORFISMOS DE PROTEÍNA

As moléculas de proteínas podem ser separadas por eletroforese. Na técnica de eletroforese de isozimas, a posição da migração de uma enzima em uma matriz de eletroforese é identificada por meio da reação com um substrato específico acoplado a um corante que se precipita no local. Desta forma, a posição de uma enzima no gel é marcada pelo surgimento de uma banda escura.

A eletroforese de enzimas identifica um grupo de **SUBSTITUIÇÕES NÃO-SINÔNIMAS** de nucleotídeos, já que a troca de aminoácidos vai refletir em uma alteração na carga da molécula e, conseqüentemente, na migração da molécula no gel.

Polimorfismos desse tipo são chamados de alozimas. Existe menor quantidade de polimorfismos de proteínas do que de DNA, visto que a detecção do polimorfismo de alozimas requer diferença na seqüência de aminoácidos.

O polimorfismo de alozimas é demonstrado na **Figura 23.5**, que resume os resultados de experimentos de eletroforese em populações de 243 espécies. Os números entre parênteses constituem a quantidade de espécies examinadas em cada tipo de organismo. “Polimorfismo ou P” refere-se à proporção estimada de genes que são polimórficos; “Heterozigosidade ou H” refere-se à proporção estimada de genes codificantes de enzimas que se espera encontrar em heterozigose em um indivíduo médio.



**Figura 23.5:** Níveis estimados de Heterozigosidade e Proporção de locos polimórficos derivados de estudos de alozimas para vários grupos de plantas e animais. Entre parênteses está o número de espécies estudadas.

Note, na **Figura 23.5**, que os invertebrados apresentam valores mais altos de genes polimórficos e de heterozigosidade do que as plantas e os vertebrados. Uma possível explicação para essa distribuição de valores seriam as limitações introduzidas nos sistemas orgânicos mais complexos pelos processos evolutivos, impedindo nesses organismos o acúmulo de mutações. Em outras palavras, quanto mais complexo o organismo, mais conservadas, menos variável ou polimórficas seriam suas proteínas.



### ATIVIDADE 3

Qual a importância das técnicas da Biologia Molecular no estudo dos polimorfismos genéticos?

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*As técnicas de Biologia Molecular permitiram o estudo de polimorfismos genéticos em qualquer organismo, desde bactérias até baleias jubarte. Antes do advento da Biologia Molecular, só era possível estudar plantas cultiváveis, animais domésticos e organismos com tempos de geração pequenos (como camundongos, *Drosophila* e leveduras).*

## O CONTEÚDO INFORMATIVO DAS SEQUÊNCIAS MOLECULARES

As sequências podem fornecer muita informação. Para isso, devemos analisar alguns conceitos-chave que podem ser ilustrados com um exemplo. Os resultados da tabela a seguir compreendem 500 pares de bases (pb) da sequência codificante de cinco alelos que ocorrem naturalmente no gene da rodopsina 3 (Rh3) de *Drosophila simulans*. Note que somente os sítios variáveis (polimórficos) estão apresentados no **Quadro 23.1**.

**Quadro 23.1:** Sítios polimórficos no gene da rodopsina 3 (Rh3) de *Drosophila simulans*

Sítios polimórficos (ocorrem outros 484 sítios monomórficos)																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
f	T	C	T	A	C	C	T	C	C	T	C	G	G	T	T	A
g	T	C	C	T	A	C	C	T	C	C	T	G	G	T	T	T
h	C	T	C	C	C	C	C	T	C	T	T	T	G	C	T	A
i	C	T	C	C	C	C	C	T	T	C	T	G	A	C	T	T
j	C	T	C	C	C	T	C	T	T	T	T	G	G	C	C	A
<b>Diferença pareada</b>																
	6	6	4	7	4	4	4	4	6	6	4	4	4	6	4	6
<b>Configuração amostral</b>																
	(3,2)	(3,2)	(4,1)	(3,1)	(4,1)	(4,1)	(4,1)	(3,2)	(3,2)	(4,1)	(4,1)	(4,1)	(3,2)	(4,1)	(3,2)	
<b>Sítios filogeneticamente informativos, onde S = sim e N = não</b>																
	S	S	N	N	N	N	N	N	S	S	N	N	N	S	N	S

Vários tipos de sítios de nucleotídeos podem ser distinguidos:

1) Sítio segregante constitui uma posição que é polimórfica na amostra. Neste exemplo, são os 16 sítios apresentados. Eles estão numerados em sequência, mas na realidade encontram-se espalhados ao longo dos 500pb, separados por distâncias que variam entre 2 e 104pb. A amostra contém 484pb que não variam, sítios monomórficos ou não-segregantes. A proporção de sítios segregantes (S) é de 16 dividido por 500 = 0.0320.

2) Diferença de pares ou pareada entre quaisquer duas amostras é um sítio no qual a sequência difere. A proporção ou diferença pareada em uma amostra é obtida pela comparação das sequências em todos os possíveis pares, fazendo a média do número das diferenças. No exemplo do gene Rh3, existem 5 sequências que podem ser pareadas de 10 diferentes maneiras. Em n sequências existem  $n(n-1)/2$  possíveis comparações de pares. O número de diferenças de pares em cada sítio polimórfico está listado na parte inferior da tabela. Por exemplo, o sítio 1 possui 2 T e 3 C, de forma que  $2 \times 3 = 6$  combinações em comparação de pares. Outro exemplo é o sítio 4, que possui 1 A, 1 T e 3 C, de forma que  $(1 \times 3) + (1 \times 3) + (1 \times 1) = 7$  combinações em comparação de pares.

3) A configuração amostral de um sítio é o conjunto de números fornecendo, em ordem decrescente, quantos elementos de cada tipo diferente estão presentes em um determinado sítio da amostra. O sítio 1, dos dados do gene Rh3, possui a configuração (3, 2, 0, 0), mas normalmente os zeros

são omitidos e a configuração é escrita (3, 2). A representação (3, 2) significa que o sítio amostrado inclui 3 seqüências com um nucleotídeo majoritário (neste exemplo o C) e 2 seqüências com um nucleotídeo diferente (neste caso, o T). O sítio 2 também possui configuração amostral (3, 2), embora, neste caso, os nucleotídeos majoritário e minoritário estejam invertidos. Isso significa que a configuração amostral é indiferente à identidade do nucleotídeo em um sítio, dependendo exclusivamente dos números relativos de tipos. Quando ocorre um empate, ambos os números são listados. Por exemplo, o sítio 4 tem configuração (3, 1, 1), em que cada 1 representa um *singleton*, tipo que ocorre uma única vez no sítio. Todos os 484 sítios monomórficos possuem a configuração (5), mas normalmente escrevemos (5, 0) para enfatizar que os sítios são invariáveis.

4) Uma amostra de seqüências alinhadas também contém sítios que fornecem informações sobre a genealogia ou relações de ancestralidade entre essas seqüências. Um sítio polimórfico de nucleotídeos é dito filogeneticamente informativo se ao menos uma minoria de nucleotídeos não forem *singletons*. Esses sítios permitem que as seqüências sejam divididas em dois grupos, cada qual contendo dois ou mais membros, sendo os membros de cada grupo mais similares entre si do que a membros de qualquer outro grupo. Por exemplo, o sítio 1 nos dados do gene Rh3 é filogeneticamente informativo, porque a configuração (3, 2) separa a amostra em dois grupos: o primeiro possuindo C no sítio e tendo três membros e o segundo possuindo T no sítio e tendo dois membros. A implicação é a de que em um tempo anterior, na história evolutiva, esse sítio devia ter sido monomórfico para C ou T, e uma substituição de nucleotídeos criou uma segunda linhagem com o sítio ocupado pelo nucleotídeo alternativo. Tal suposição é justificada desde que cada tipo de substituição de nucleotídeo em um sítio possa acontecer apenas uma vez e que não ocorra mutação reversa que possa restaurar o nucleotídeo original.

## O ALINHAMENTO DE MACROMOLÉCULAS

Aqui chegamos a uma etapa da mais extrema importância em análises de sistemática molecular: o alinhamento das seqüências. Evidentemente, um alinhamento errado vai comprometer todo o resto

das análises. O mais comum é colocar as macromoléculas sequenciadas no computador e deixar que um dos inúmeros programas feitos para alinhamento faça o resto.



Quase nunca as seqüências são corretamente alinhadas pelo computador. Claro que esses programas podem constituir um passo inicial, mas a forma mais correta e segura de alinhamento é manual!

Um programa computacional simplesmente procura “juntar igual com igual”, sem qualquer “preocupação” com os processos biológicos. Para isso, é importante que, após uma primeira alternativa de alinhamento “proposta” pelo computador, olhemos para cada uma das bases e procuremos arranjá-las, utilizando os nossos conhecimentos.

Para tal, preciso conhecer os diferentes tipos de mutações e de substituições.

**Quadro 23.2:** Tipos de mutações possíveis

<b>AAATCGATCCGATTA</b> <b>GAACCGATTCAATTA</b>	seqüência original transições
<b>AAATCGATCCGATTA</b> <b>TAAAGTATACCACTC</b>	seqüência original transversões
<b>AAATCGATCCGATTA</b> <b>AAAT/CCGATTA</b>	seqüência original deleção CGAT
<b>AAATCGATCCGATTA</b> <b>AAATCGATCTCCTACGATTA</b>	seqüência original inserção
<b>AAATCGATCCGATTA</b> <b>AAATCCGATCGATTA</b>	seqüência original inversão



#### Tipos de mutações

Você viu na aula de mutação e reparo de DNA (Aula 13 de Biologia Molecular) e reviu na Aula 9 de Evolução que as mutações de ponto podem ser classificadas como: (1) transições, quando ocorrem substituições de nucleotídeos de purina (dois anéis químicos) por purina ou de pirimidina (um anel químico) por pirimidina; e (2) transversões, quando ocorrem substituições de purina por pirimidina ou de pirimidina por purina (um anel químico por dois e vice-versa). Quando a mutação não é pontual, pode envolver deleção (perda) ou inserção (ganho) de vários nucleotídeos ou, ainda, a inversão da ordem de vários nucleotídeos no cromossomo (recorde as alterações estruturais dos cromossomos – Aula 19, Genética Básica).



Quadro 23.3: Tipos de mutações possíveis

Seqüência original	
ATA AAG GCA CTG GTC CTG	
Ile Lys Ala Leu Val Leu	
Sinônima	
ATA AAG GCA CTG GTA CTG	
Ile Lys Ala Leu Val Leu	
Não-sinônima	
ATA AAG CCA CTG GTC CTG	
Ile Lys Pro Leu Val Leu	
Sem sentido	
ATA TAG GCA CTG GTA CTG	
Ile parada	



#### Tipos de substituição

Veja os significados dos termos substituições sinônimas e não-sinônimas nos verbetes do início desta aula. Mutações sem sentido são trocas de nucleotídeos no DNA gênico que resultam em um códon de término (*stop codon*), que não especifica nenhum aminoácido e sinaliza para a interrupção da síntese do polipeptídeo que está sendo sintetizado. Por exemplo: o códon AAG que corresponde ao aminoácido lisina sofre mutação, em que o A é alterado para U, formando o códon UAG, que não tem correspondência para aminoácidos.

Agora imagine, por exemplo, como um computador “interpretaria” o alinhamento de regiões com deleções e inserções (também chamadas *indels* em inglês), o que é comum no caso de genes ribossomais e regiões repetitivas do genoma. O alinhamento manual tende a ser um trabalho demorado e muitas vezes cansativo, mas é imprescindível!

#### ATIVIDADE 4



Alinhe manualmente as seguintes seqüências obtidas para dois organismos:

AAATTGTTAACCCCTTGGAAAACCTTTGGG  
AAAGTTAACCCCGGCTCTTTGGG

#### RESPOSTA COMENTADA

As seqüências foram alinhadas com base nas regiões conservadas (invariáveis). Foi necessária a inserção de lacunas (em inglês *gaps*) quando uma seqüência não apresentava correspondência com a outra. Em negrito estão as regiões variáveis.

AAATTGTTAACCCCTTGGAAAACCTTTGGG  
AAA--GTTAACCC--GGCT--CTTTGGG

## INFERÊNCIAS EVOLUTIVAS INTERESPECÍFICAS OU INFERÊNCIAS FILOGENÉTICAS

Muita gente acha que, uma vez tendo as seqüências alinhadas, basta usar um programa de computador e a “árvore” sairá pronta. Infelizmente, ainda há muitos que tratam as análises filogenéticas como uma “caixa-preta” e não usam conhecimentos científicos para analisar os dados. Vamos tentar desenvolver um quadro conceitual para que possamos entender – na teoria e na prática – pelo menos um pouco dos princípios e das metodologias de que se dispõe hoje para inferências filogenéticas.

As técnicas de sistemática molecular produzem fundamentalmente dois tipos de informações:

- dados de distância: quando as diferenças entre moléculas são medidas como uma só variável;
- dados de caráter: quando as diferenças entre moléculas são medidas como uma série de variáveis descontínuas, sendo cada uma delas do tipo multiestado.

Dados de caráter podem ser convertidos em dados de distância, mas dados de distância nunca podem ser convertidos em dados de caráter.

Mas o que são variáveis do tipo multiestado? Imagine uma sequência de DNA qualquer que tenha 20 nucleotídeos, como no exemplo a seguir:

ACTTCGATGCTAAGCTAAT

Cada uma das bases ocupa uma posição distinta na sequência. No nosso exemplo, a primeira adenina (A) ocupa a posição 1; a citosina seguinte ocupa a posição 2 e assim por diante, como está representado a seguir:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
A	C	T	T	T	C	G	A	T	G	C	T	A	A	G	C	T	A	A	T

Dessa forma, cada posição, ou sítio, ocupada na seqüência da macromolécula será considerada um caráter independente dos caracteres (posições) que a precedem ou sucedem. A presença de uma adenina na posição 1 de nosso exemplo vai constituir o estado do caráter denominado “primeira posição na seqüência”; a citosina será o estado de caráter da segunda posição, e assim por diante. Agora, embora no nosso exemplo tenhamos uma adenina, imagine que poderíamos ter, na primeira posição, uma citosina, uma guanina ou uma timina (ver exemplo a seguir); esse mesmo tipo de raciocínio é aplicável a todas as outras posições.

1	ou	1	ou	1	ou	1
A		C		G		T

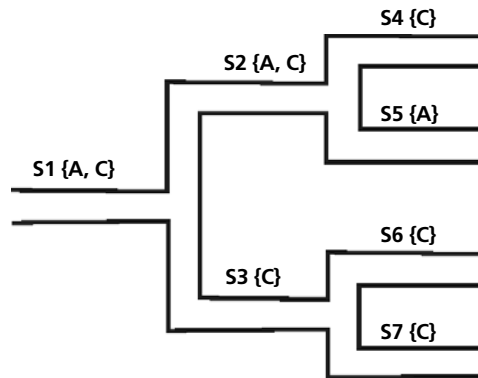
Assim, os caracteres podem assumir pelo menos quatro estados diferentes; daí dizermos que, quando analisamos dados de caráter, temos como ferramenta “uma série de variáveis descontínuas, sendo cada uma delas do tipo multiestado”.

## INFERIR FILOGENIAS: FILOGENÉTICA MOLECULAR

O alinhamento de seqüências de aminoácidos ou nucleotídeos pode ser utilizado para formular suposições acerca das relações ancestrais entre indivíduos ou grupos taxonômicos. A filogenética molecular ou sistemática molecular é a disciplina que formula essas suposições ou inferências.

Cada alinhamento de seqüências resulta em uma árvore gênica. Essa árvore não é necessariamente congruente com uma árvore de espécies, devido à maneira pela qual os polimorfismos nas espécies ancestrais tornam-se dispersos nas espécies descendentes.

A **Figura 23.6** apresenta a árvore para sete espécies, S1-S7, e um sítio nucleotídico que é polimórfico para A e C no ancestral comum S1. O polimorfismo é retido na espécie S2, mas ocorre fixação em todas as outras espécies. Devido à maneira como a fixação ocorreu, este sítio nucleotídico sugere que a espécie S4 é relacionada mais proximamente com S6 e S7 do que com S5. Mas a verdade de fato é o oposto! Esse tipo de problema é o mais crítico para espécies proximamente relacionadas.



**Figura 23.6:** Árvore gênica com sete espécies. Um sítio de nucleotídeos é polimórfico para A e C no ancestral comum (espécie S1).

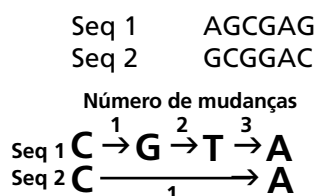
Para espécies que não são proximamente relacionadas, ocorre um outro tipo de problema, ou seja, duas ou mais mutações independentes ocorrem no mesmo sítio (*multiple hits*, golpe ou acerto múltiplo). Devido ao golpe múltiplo, dois sítios que diferem podem ter sofrido mais de uma mudança. Há também possibilidade de homoplasia, que, no contexto da filogenética molecular, refere-se a sítios de nucleotídeos ou de aminoácidos que são idênticos, não por causa de identidade por descendência a partir de um ancestral comum, mas por mutação de um dos seguintes tipos:

- mutações paralelas no mesmo sítio (por exemplo, duas substituições  $C \rightarrow T$  independentes);
- mutações convergentes no mesmo sítio (por exemplo,  $C \rightarrow T$  em uma sequência e  $A \rightarrow T$  em outra);
- mutações reversas no mesmo sítio (por exemplo,  $C \rightarrow T$  e mais tarde  $T \rightarrow C$ ).

O número de diferenças entre duas seqüências alinhadas pode estar, na verdade, subestimado, devido ao efeito dos golpes múltiplos. Alguns dos métodos para corrigir esses efeitos serão examinados a seguir.

## MODELOS DE EVOLUÇÃO DE SEQÜÊNCIAS

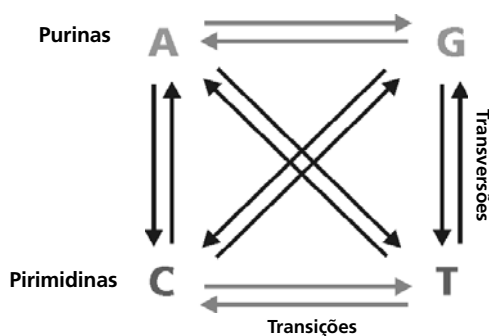
Em primeiro lugar, é preciso levar-se em conta que, a partir da comparação de seqüências atuais, não é possível reconhecer todas as substituições realmente ocorridas durante a evolução das seqüências, pelo fato de poder haver mais de uma substituição em uma única posição.



**Figura 23.7:** Duas seqüências que atualmente apresentam o nucleotídeo A na quinta posição, apesar de possuírem um ancestral comum com um nucleotídeo C na quinta posição. A história evolutiva dessas seqüências diferiu porque a seqüência 1 sofreu quatro mudanças e a seqüência 2 sofreu apenas uma.

Para se lidar com esse problema, é necessário que as distâncias sejam corrigidas, de acordo com algum modelo.

De modo geral, os modelos de evolução de seqüências baseiam-se no processo de Markov, em que cada mudança de um nucleotídeo para outro apresentará uma taxa específica. Assim, supõe-se que as substituições obedeçam a uma distribuição de Poisson e as taxas dessas substituições possam ser arranjadas em uma matriz geral. Nessa matriz, as taxas de substituição serão especificadas pelos parâmetros associados aos 12 possíveis tipos de mudanças (os 4 tipos de transição e os 8 tipos de transversão) e à frequência de bases, assumindo 4 possibilidades (A, C, T ou G). Assim, a matriz será do tipo “4 por 4” e os diferentes modelos de substituição serão simplesmente casos especiais da matriz geral.



**Figura 23.8:** Tipos possíveis de mudanças de nucleotídeos.

## ATIVIDADE 5



Identifique as mutações abaixo como transições (S) ou transversões (V):

- |           |           |
|-----------|-----------|
| ( ) A → G | ( ) T → G |
| ( ) A → C | ( ) T → C |
| ( ) A → T | ( ) T → A |
| ( ) C → G | ( ) G → C |
| ( ) C → A | ( ) G → A |
| ( ) C → T | ( ) G → T |

## RESPOSTA COMENTADA

Você lembrou que transições são trocas de purinas por purinas ou pirimidinas por pirimidinas? E que as purinas têm dois anéis químicos e as pirimidinas apenas um? Essa lembrança ajuda a resolver a atividade. Vejamos: as purinas são A e G; as pirimidinas, C e T. Trocas A → G e C → T serão sempre transições. Já as transversões são trocas de bases do tipo purina (dois anéis) por pirimidinas (um anel) e vice-versa.

Assim, temos:

- |           |           |
|-----------|-----------|
| (S) A → G | (V) T → G |
| (V) A → C | (S) T → C |
| (V) A → T | (V) T → A |
| (V) C → G | (V) G → C |
| (V) C → A | (S) G → A |
| (S) C → T | (V) G → T |

O mais simples modelo de evolução ou de substituição de nucleotídeos foi desenvolvido por Jukes e Cantor (1969).

De Para	A	T	C	G
A	1-3α	α	α	α
T	α	1-3α	α	α
C	α	α	1-3α	α
G	α	α	α	1-3α

**Figura 23.9:** Matriz de substituição com um parâmetro, segundo Jukes e Cantor (1969).

O modelo de Jukes e Cantor é o de um parâmetro e assume que: 1) todas as mudanças têm probabilidades iguais (25%) de ocorrência; 2) todos os sítios podem ser alterados; 3) eles fazem isso na mesma velocidade.

Existem outros modelos, mais realistas, que levam em conta o fato de existir uma fração dos nucleotídeos que nunca é substituída; de que as transições (substituições entre pirimidinas ou entre purinas) são mais freqüentes que as transversões (substituições de purina para pirimidina ou vice-versa); de que as taxas de substituições entre os sítios são heterogêneas; e de que as proporções entre as bases são diferentes etc. O princípio continua o mesmo, ou seja, verificamos nas seqüências atuais um número menor de substituições do que o que realmente ocorreu na evolução. Com os modelos, pretendemos saber o valor de distância mais adequado para a reconstrução da árvore.

Os modelos de substituição estão relacionados uns aos outros, partindo de um mais simples em direção a modelos mais complexos, isto é, mais ricos em parâmetros (veja um exemplo na Figura 23.10).

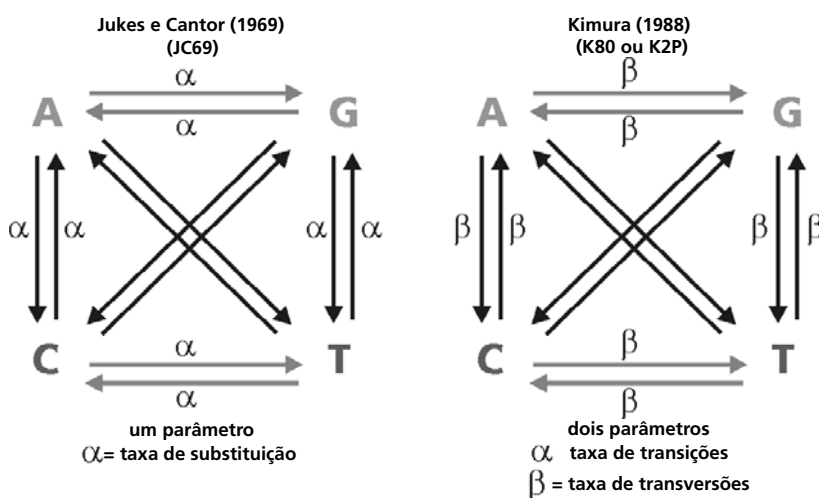


Figura 23.10: Modelos com um e dois parâmetros.

Em resumo, os modelos apresentam um entrelaçamento espacial de acordo com o aumento ou diminuição dos respectivos parâmetros, tornando-se os modelos mais simples casos particulares dos mais complexos.

Mas, na prática, como decidir qual modelo de substituição seria o mais adequado a um determinado conjunto de dados? Perguntas do tipo “será que ao acrescentarmos novos parâmetros aos modelos estaremos melhorando os valores de verossimilhança?” são bastante comuns.

Em teoria, o ideal seria estimar os valores de verossimilhança para um conjunto de dados, utilizando todos os diferentes modelos e, então,

escolher o melhor deles; ou seja, escolher o que apresentou a maior probabilidade de explicar a origem evolutiva das seqüências estudadas para a inferência filogenética. Trata-se de um trabalho e tanto, já que contamos atualmente com mais de 5 dezenas (50!) de modelos descritos na literatura! Felizmente, já existem programas computacionais que realizam esse tipo de teste, chamado Teste de Razão de Verossimilhança (ou LRT, do inglês *Likelihood Ratio Test*), bastante conhecido na estatística clássica.

## MÉTODOS DE INFERÊNCIA FILOGENÉTICA

A Sistemática Molecular revolucionou as abordagens na classificação biológica dos organismos, pois ela utiliza dados que são independentes da Morfologia. As relações de ancestralidade entre organismos inferidas a partir de seqüências moleculares usualmente dão suporte àquelas inferidas a partir de caracteres morfológicos.

Muitos métodos têm sido desenvolvidos para inferir relações de ancestralidade entre um grupo de seqüências alinhadas. Elas podem ser comparadas por análises de árvores filogenéticas, obtidas por meio de simulações computacionais de evolução de seqüências, ou por meio dos próprios organismos, quando uma verdadeira filogenia é conhecida, por exemplo, a partir de experimentos. Os métodos diferem quanto:

- à eficiência no uso do tempo de processamento computacional e no número de seqüências que podem ser analisadas;
- à capacidade de identificar a árvore correta para uma dada quantidade de dados;
- à consistência da árvore correta; com crescente probabilidade, conforme aumenta a quantidade de dados;
- à robustez da árvore correta, mesmo que algumas concepções do método estejam equivocadas.

Não surpreendentemente, todos os métodos atuam razoavelmente bem, se os dados estiverem de acordo com as concepções delineadas pelo método e se houver dados suficientes. O fator mais importante parece ser a precisão da correção adotada para os “golpes múltiplos” (*multiple hits*). Ainda assim, a maioria dos métodos apresenta uma decepcionante performance quando a taxa de evolução de um ramo para o seguinte varia dramaticamente.



Como nenhum dos métodos é superior em cada critério sob todas as condições, uma grande variedade de métodos coexiste. Muitos autores optam por analisar seus dados utilizando múltiplos métodos, na esperança de que as árvores resultantes difiram, no máximo, em detalhes não-essenciais. Uma discussão aprofundada dos métodos e seus respectivos méritos e deficiências está além da abordagem desta aula.

Os métodos mais comumente usados podem ser classificados em três grandes vertentes:

## Métodos de Distância

São fundamentados em diferenças pontuais/loais entre seqüências (*pairwise differences*), corrigidas para os golpes múltiplos. Estes incluem:

- *Unweighted pair-group method with arithmetic mean* (UPGMA). Esse método considera a árvore filogenética aditiva e que todos os táxons estão igualmente distantes da raiz. Ele tem caído em desuso, pois assume uma taxa constante de evolução em cada ramo e atua de maneira pobre quando esta concepção é violada (o que constantemente ocorre);
- *Minimum evolution* (ME) ou Evolução Mínima. Nesse método, estima-se, para cada árvore alternativa possível, o comprimento de cada braço ou ramo, a partir das distâncias evolucionárias entre os táxons, computando-se a somatória de todos os comprimentos de braços (S). O critério de ME é a árvore que apresenta o menor valor da somatória dos comprimentos dos braços (S). Resumindo: ele examina todas as árvores possíveis e seleciona aquela que apresenta o menor comprimento total dos ramos. Essa abordagem é computacionalmente intratável quando lidamos com um grande número de seqüências, porque há muitas árvores possíveis;
- *Neighbor joining* (NJ) ou Agrupamento de Vizinhos. Esse método é baseado no princípio da Evolução Mínima. Ele não examina todas as topologias possíveis, mas procura encontrar, seqüencialmente, vizinhos que minimizem o comprimento total da árvore. Agrupa seqüencialmente os pares de seqüências mais intimamente relacionados. Esse método é extremamente eficiente em termos computacionais; usualmente apresenta árvores bastante próximas àquelas apresentadas pelo método anterior.

## Métodos de Parcimônia

É baseado na suposição de que a árvore mais provável é a que requer o menor número de mudanças para explicar toda a variação observada na matriz de caracteres (por exemplo: seqüências alinhadas). O método baseia-se no princípio da homologia, ou seja, se dois táxons compartilham uma característica, é porque esta foi herdada do último ancestral comum a ambos. Ainda que a evolução possa não ser sempre estritamente parcimoniosa, o método assume que o critério de parcimônia leva ao maior número total de acertos da árvore verdadeira, quando se minimiza nela o número de passos evolutivos aceitos. Assim, são métodos que sistematicamente buscam, dentre as árvores possíveis, aquela com o menor número de passos mutacionais.

- *Unweighted parsimony* (UP) trata cada tipo de mudança (por exemplo, transição ou transversão) como igualmente informativo;
- *Weighted parsimony* (WP) atribui maior importância a alguns tipos de mudanças (usualmente transversões) ao selecionar a melhor árvore. Esse método usualmente atua de melhor maneira que o anterior.

## Método de Máxima Verossimilhança ou *Maximum likelihood* (ML)

É um método que assume um modelo de substituição de nucleotídeos ou aminoácidos e, baseado nesse modelo, identifica a árvore que maximiza a probabilidade de se obter as seqüências observadas. Intuitivamente apelador, porém computacionalmente “pesado”, esse método é bastante tolerante com a violação de suas concepções e atua muito bem, mesmo quando as taxas de substituição são moderadamente diferentes entre os ramos.



### ATIVIDADE 6

Em que os métodos de Máxima Verossimilhança e de Parcimônia são similares entre si e distintos dos Métodos de Distância?

---

---

---

---

---

---

---

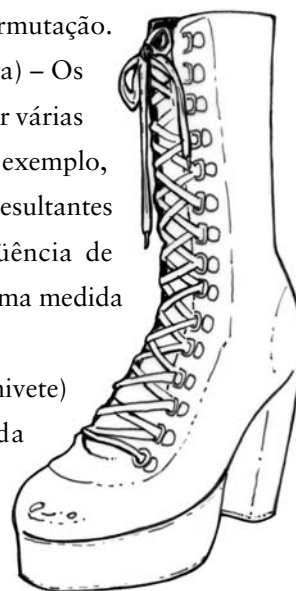
### RESPOSTA COMENTADA

*Os Métodos de Distância são baseados em matrizes de distâncias; ou seja, a matriz de caracteres é transformada em uma matriz de distâncias. Já os métodos de Máxima Verossimilhança e de Parcimônia são baseados em análises de estados de caracteres (os caracteres são analisados diretamente).*

## PROCURANDO A ÁRVORE ÓTIMA: CONFIANÇA NAS ÁRVORES OBTIDAS OU CONFIANÇA EM HIPÓTESES FILOGENÉTICAS

Os resultados das inferências filogenéticas devem ser testados. As árvores geradas pelos distintos métodos são analisadas por métodos que atribuem valores de confiança nos nós. Esses métodos são classificados em: 1) métodos de reamostragem de caracteres (*Bootstrap*, *Jack-knife*), 2) de análise de decaimento, e 3) testes de permutação.

- *Bootstrap* (tradução livre do inglês: cadarço de bota) – Os caracteres são reamostrados com realocação para criar várias matrizes replicadas; as réplicas são analisadas (por exemplo, por parcimônia), e a concordância entre as árvores resultantes é resumida em um consenso de maioria. A frequência de ocorrência dos grupos (Proporções do *Bootstrap*) é uma medida de sua confiabilidade;
- *Jack-knifing* (tradução livre do inglês: passar o canivete) – Uma proporção dos caracteres é selecionada aleatoriamente e apagada, criando-se várias matrizes replicadas menores; as réplicas são analisadas (por exemplo, por parcimônia), e a concordância entre as árvores resultantes é resumida em um consenso de



**Bootstrap**

maioria. A frequência de ocorrência dos grupos (Proporções do *Jack-knife*) é uma medida de sua confiabilidade – os resultados são muito parecidos aos do *Bootstrap*, mas o método não é tão disponível nem tão utilizado;

- **Análise de Decaimento** – Avalia-se o número de passos (Índice de Decaimento ou Suporte de Bremer) entre a árvore de máxima parcimônia e a primeira árvore subótima, em que determinado clado não mais apareça. Ele indica o número necessário de mutações para quebrar um determinado arranjo. Quanto maior esse número, maior a confiança em seus resultados. O Suporte Total para uma árvore é a soma dos Índices de Decaimento de cada clado;
- **Teste de Permutação** – A idéia é verificar a força de agrupamento de um determinado clado em uma árvore filogenética. Ele compara a melhor árvore com árvores forçadas a serem compatíveis com uma árvore restringida. Para isso, é estimada a diferença entre escores da árvore de Máxima Parcimônia contendo o referido clado e de árvores sem o referido clado. A significância é dada pelo valor da probabilidade ( $p = 0,01$  é significativo em nível de 1%).

## CONFIABILIDADE DOS MÉTODOS FILOGENÉTICOS

Os métodos filogenéticos podem ser avaliados quanto: 1) a sua consistência (quanto mais dados, mais próximos da verdade); 2) a sua eficiência (quão rápidos com determinado número de dados), e 3) a sua robustez (quão sensíveis às violações dos pressupostos).

A maior parte dessas avaliações foi conduzida com muito poucos táxons (na maioria, apenas quatro).

Amplas simulações com quatro táxons mostraram que: 1) métodos baseados em modelos têm bom desempenho quando o modelo é preciso; 2) violação dos pressupostos leva todos os métodos a inconsistências (**ZONA DE FELSENSTEIN**) quando os comprimentos dos ramos ou taxas de mutação forem muito desiguais; 3) métodos de máxima verossimilhança são bastante robustos frente a violações dos pressupostos do modelo; 4) parcimônia com pesos diferenciados pode ter desempenho superior à parcimônia tradicional (pesos iguais), ou seja, pode ter uma Zona de Felsenstein menor.

### ZONA DE FELSENSTEIN

É uma região no espaço paramétrico de inconsistência para um determinado método de inferência filogenética, sob determinado modelo evolutivo.

Não se sabe quão generalizáveis são as conclusões obtidas com quatro táxons, já que simulações com muitos táxons sugeriram que a parcimônia pode ser bastante precisa e eficiente. Portanto, necessita-se de mais estudos para auxiliar na escolha do método de preferência.

## CONCLUSÃO

Atenção! Apenas depois de se ter levado a efeito todos os procedimentos adequados para inferências filogenéticas, ou seja, após utilizar quaisquer das metodologias aqui discutidas, é que começa um dos trabalhos mais sérios do pesquisador: com os resultados em mãos, chegou o momento de olhar para eles e interpretá-los à luz do conhecimento científico! É com os resultados em mãos que devemos considerar a biologia dos organismos estudados associada aos padrões e processos evolutivos. Um computador não pensa nem considera nada; segue apenas algoritmos específicos. Os cérebros pensantes somos nós, e apenas nós poderemos contribuir cientificamente, e não o resultado que sai pronto do computador!

## RESUMO

A Filogenia Molecular é o estudo da história evolutiva de populações de organismos relacionados a partir de dados moleculares.

A obtenção desses dados só foi possível com o advento da Biologia Molecular, com suas sucessivas eras de estudos de proteínas e DNA.

Atualmente, é possível realizar uma análise molecular em qualquer organismo; os dados sobre as diferenças genéticas entre organismos são obtidos, pois, pela análise direta de moléculas de DNA ou proteínas.

O estudo de polimorfismos moleculares é baseado em seqüências de nucleotídeos ou aminoácidos. Os resultados consistem na forma de seqüências alinhadas, arrumadas umas em relação às demais, de maneira que cada posição corresponda a uma outra na molécula do ancestral comum, a partir do qual todas as seqüências evoluíram.

O alinhamento de seqüências de aminoácidos ou nucleotídeos pode ser utilizado para formular suposições acerca das relações ancestrais entre indivíduos ou grupos taxonômicos. Cada alinhamento de seqüências resulta em uma árvore gênica.

Os modelos de evolução molecular são simplificações que simulam quantas e quais substituições de nucleotídeos ocorreram durante a evolução das seqüências.

Muitos métodos têm sido desenvolvidos para inferir relações de ancestralidade entre um grupo de seqüências alinhadas. Os três principais são: Métodos de Distância, Parcimônia e Máxima Verossimilhança. O primeiro baseia-se em dados de distância e os outros dois em dados de caracteres.

Os resultados das inferências filogenéticas devem ser testados por métodos que atribuem valores de confiança nos nós. Tais métodos são classificados em: 1) método de reamostragem de caracteres (*Bootstrap*, *Jack-knife*), 2) método de análise de decaimento, e 3) testes de permutação.

## ATIVIDADES FINAIS

1. O que você entende por Teoria do Relógio Molecular?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*A Teoria do Relógio Molecular determina que as moléculas evoluem em proporção direta ao tempo. Assim, as diferenças entre seqüências homólogas de DNA ou proteínas podem ser usadas para estimar o tempo transcorrido, uma vez que as duas moléculas divergiram.*

2. Que tipos de dados são utilizados nas inferências filogenéticas?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Utilizamos dois tipos de dados nas inferências filogenéticas: dados de distância e dados de caracteres. Os primeiros medem as diferenças entre moléculas na base de uma só variável (presença ou ausência, por exemplo). Os dados de caracteres medem diferenças como uma série de variáveis descontínuas, sendo cada uma do tipo multiestado (por exemplo: zero, um, dois ou três espinhos por pata de um inseto, totalizando quatro variáveis de estados distintos).*

3. Para que servem os modelos de evolução molecular e como eles diferem entre si?

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*Os modelos de evolução molecular são simplificações que simulam quantas e quais substituições de nucleotídeos ocorreram durante a evolução das seqüências. Com os modelos de substituição, desde os mais simples, com apenas um parâmetro, até os modelos mais complexos, com múltiplos parâmetros, pretendemos saber qual é o valor de distância mais adequado para a reconstrução da árvore. O melhor será o que apresentar a maior probabilidade de explicar a origem evolutiva das seqüências estudadas.*

4. Quais são os principais métodos de inferência filogenética e em que são baseados?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*São três: Métodos de Distância, Parcimônia e Máxima Verossimilhança. O primeiro é baseado em dados de distância e os outros dois em dados de caracteres.*



5. Como e por que testamos a confiança de uma árvore filogenética?

---

---

---

---

---

#### RESPOSTA

*Testamos a confiança de uma árvore filogenética por meio da utilização de métodos de reamostragem de caracteres (como o Bootstrap), análise de decaimento ou testes de permutação. Os métodos filogenéticos devem ser testados, principalmente, para verificar sua consistência (proximidade com a verdade) e robustez (sensibilidade às violações dos pressupostos).*

### AUTO-AVALIAÇÃO

Você estudou nesta aula como extrair informações de seqüências de nucleotídeos e de aminoácidos. Quem diria que os 4 nucleotídeos e os 20 aminoácidos poderiam nos contar tantas histórias de vida! Para entender como as seqüências são informativas foi necessário introduzir termos e métodos de análise. Você conseguiu acompanhar? Se conseguiu, que bom! Então, passe para a parte prática na próxima aula. Não? Vamos rever a Aula 26, Tradução ou Síntese de Proteínas, da disciplina de Biologia Molecular, para que as mutações e suas conseqüências no DNA codificante sejam esclarecidas. Não se detenha às definições dos métodos de inferência filogenética. Neste curso, o mais importante é que você saiba que eles existem, mesmo que não consiga descrevê-los em detalhes (muitos pesquisadores que utilizam esses métodos desconhecem as definições).

### INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai aprender a utilizar os bancos de dados genéticos da internet, inclusive como usar programas de busca e identificação de seqüências de ácidos nucléicos e proteínas.



## Estudo dirigido: Filogenia Molecular

# AULA 24

### Meta da aula

Apresentar a utilização da internet como ferramenta para o estudo da Filogenia Molecular.

## objetivos

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

- Demonstrar como utilizar os bancos de dados genéticos da internet.
- Usar programas de busca, alinhamento e identificação de seqüências de ácidos nucleicos e proteínas.

### Pré-requisito

Para acompanhar esta aula, é importante que você tenha claro o conceito de Filogenia Molecular, apresentado na Aula 23 desta disciplina.

## INTRODUÇÃO

Repare no título desta aula: estudo dirigido; ela foi programada para ser um roteiro de aula prática e deve ser realizada em um dos pólos. Com ela vamos aprender, na internet, a acessar seqüências e a realizar uma pesquisa de busca e alinhamento de seqüências similares.

## BIOINFORMÁTICA: COLEÇÃO E INTERPRETAÇÃO DE DADOS

Você viu, na aula passada, que uma das conseqüências do desenvolvimento das técnicas de Biologia Molecular foi a necessidade de utilizar computadores de alta velocidade, capazes de processar a análise de seqüências de nucleotídeos ou aminoácidos e de aplicar métodos de inferência filogenética.

Junto com os avanços da Biotecnologia ocorreu uma explosão na quantidade de informações sobre seqüências de genes e proteínas. Para que essas informações se tornassem úteis, fez-se necessário um acesso fácil a elas e uma maneira de compará-las com outros dados de seqüência.

Assim, em 1988, o governo americano criou um centro nacional de informação tecnológica, o NCBI (do inglês *National Center for Biotechnology Information*), como fonte de referência de informações em Biologia Molecular. O NCBI cria bancos de dados públicos e faz intercâmbio com outros centros internacionais de pesquisa, como o EMBnet (*The European Molecular Biology Network*) e o DDBJ (*DNA Database of Japan* – bancos europeu e japonês, respectivamente).

O conjunto de informações inclui o banco de dados de seqüências de DNA e de seqüência e estrutura de proteínas. Programas eficazes de pesquisa e comparação permitem a rápida comparação de seqüências.

A disponibilidade de toda essa informação molecular e a relativa facilidade de analisá-la levaram, de fato, ao desenvolvimento de uma nova área: a Bioinformática.

## ACESSO AO BANCO DE DADOS GENÉTICOS

O primeiro passo será entrar na página eletrônica do NCBI, no endereço: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (Figura 24.1).

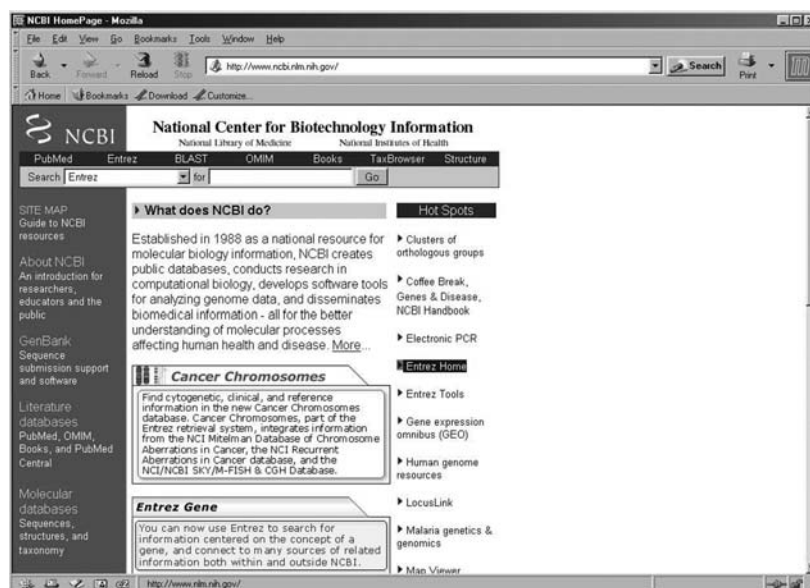


Figura 24.1: Sítio do NCBI na internet.

Em seguida, vamos alterar a busca, em inglês: *Search*, para nucleotídeos (em inglês *Nucleotide*), colocando o cursor na seta para baixo. Você verá uma tela como a apresentada na Figura 24.2. Clique no quadrinho *Go* para acessar a próxima página.

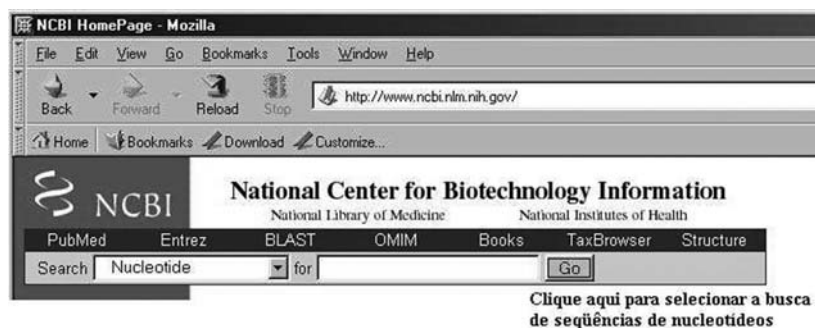
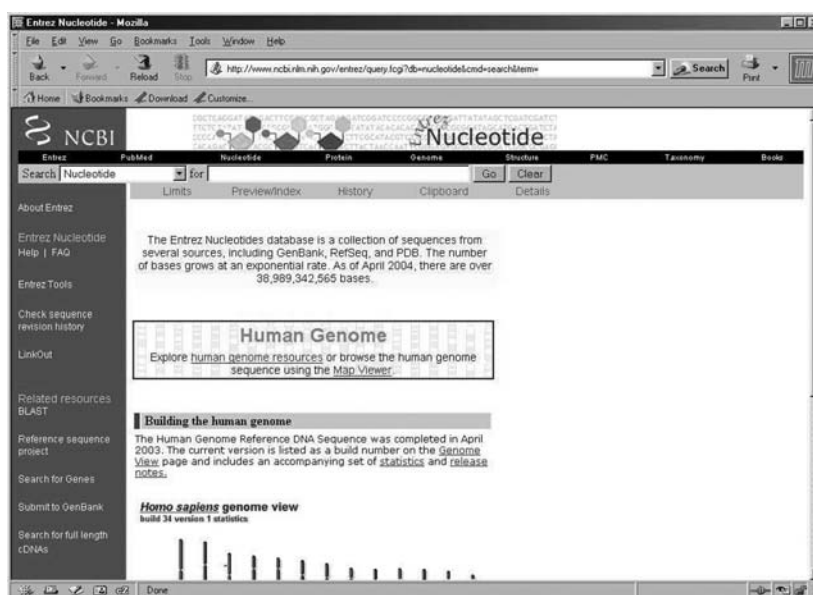


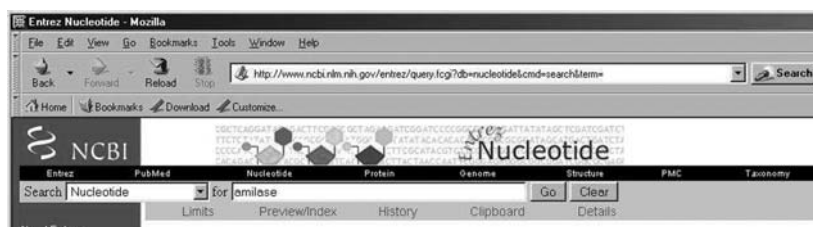
Figura 24.2: Tela com alteração da busca para *Nucleotide*.

Esta será a tela exibida (Figura 24.3):



**Figura 24.3:** Tela apresentando a página de busca de nucleotídeos no banco de dados.

Bem, agora que estamos na página e já escolhemos a molécula (formada por nucleotídeos), que gene vamos estudar? Pode ser qualquer um, mas, como a página está em inglês, teremos de utilizar os nomes na mesma língua. Que tal o gene para a enzima amilase? Essa enzima atua na digestão de amido, um polímero de açúcar e um dos principais componentes da batata. Amilase em inglês se escreve da mesma forma que em português. Assim, vamos escrever amilase no quadro vazio após a palavra ‘for’.



**Figura 24.4:** Tela apresentando a página de busca para o gene da amilase.

Clique no quadrinho Go para realizar a busca.

O resultado estará em forma de uma lista de ocorrências sempre precedidas de uma notação que corresponde ao código de acesso. Por exemplo, na Figura 24.5, a primeira sequência tem código de acesso AW756751 e se refere ao RNA mensageiro de uma provável beta-amilase.

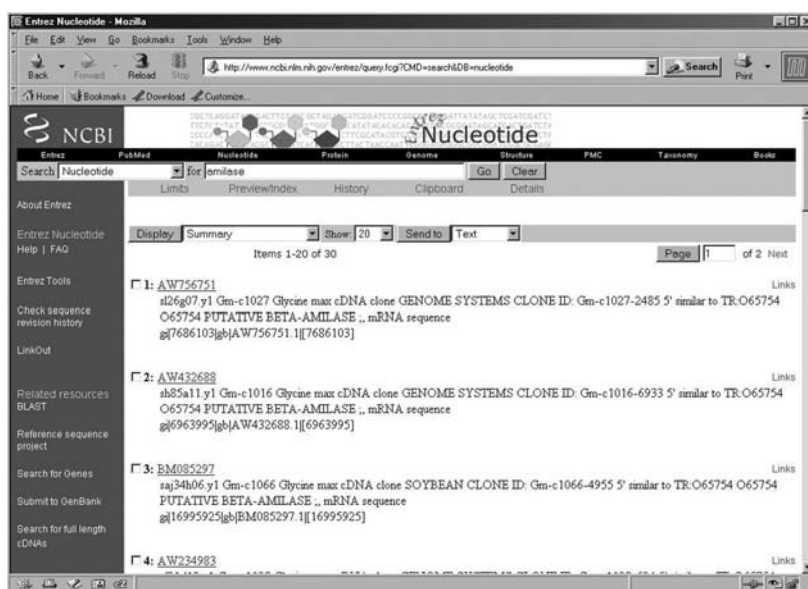


Figura 24.5: Tela apresentando os resultados da busca para o gene da amilase.

Nessa etapa de nossa atividade, se optarmos por utilizar a sequência dessa beta-amilase para buscar no banco de dados de nucleotídeos outras sequências homólogas, devemos tratar a sequência escolhida e colocá-la em um formato que seja reconhecido pelos sistemas de busca. O primeiro passo é abrir a sequência na lista, através de um duplo clique em cima do número de acesso. A Figura 24.6 apresenta o que você verá na tela.



Figura 24.6: Tela apresentando a sequência com número de acesso AW756751.

O Quadro 24.1 apresenta outro exemplo de sequência obtida do NCBI.

**Quadro 24.1:** Exemplo de sequência retirada do NCBI

```
1. AF201671 . Megabalanus californicus...[gi:6694386]
LOCUS AF201671 837 bp DNA INV 16-JAN-2000
DEFINITION Megabalanus californicus 18S ribosomal RNA gene, partial seq.
ACCESSION AF201671
VERSION AF201671.1 GI:6694386
KEYWORDS .
SOURCE Megabalanus californicus.
  Eukaryota; Metazoa; Arthropoda; Crustacea; Maxillopoda; Cirripedia;
  Thoracica; Balanomorpha; Balanidae; Megabalanus.

REFERENCE 1 (bases 1 to 837)
  AUTHORS Harris,D.J., Maxson,L.S. and Crandall,K.A.
  TITLE Phylogeny of the Thoracican Barnacles based on 18S rDNA seq
  JOURNAL Unpublished
REFERENCE 2 (bases 1 to 837)
  AUTHORS Harris,D.J., Maxson,L.S. and Crandall,K.A.
  TITLE Direct Submission
  JOURNAL Submitted (04-NOV-1999) Zoology, Brigham Young University, 574
  Widtsoe Building, Provo, UT 84602, USA
FEATURES Location/Qualifiers
  source 1..837
  /organism="Megabalanus californicus"
  /db_xref="taxon:110524"
  rRNA <1..>837
  /product="18S ribosomal RNA"
BASE COUNT 196 a 201 c 242 g 198 t

001 gaactactgc gaaagcattt gccgagaatg tttcattag tcaagaacga aagttagagg
061 ttcgaaggcg atcagatacc gccctagttc taaccgtaaa cgaatgcgac cagcaatccg
121 caacggtcac tacacggact gtgcgggcag cttccccggg gaaaccagag tttttggact
181 ccgggggaag tatggttgca aagctgaaac ttaaaggaat tgacggaagg gcaccaccag
241 gagtggagct tgcgcttaa ttgactcaa cacgggacaa ctaccaggc cgggacaccg
301 taaggattga cagactgata gctctctt gattcagtg gtggtggtgc atggcggtt
361 ttatgtgtg gagtgattg tctggttat tccgataacg aacgagactc tggcctatta
421 aactgacac tgcctgtctc ttgtgacggc ggtgcgcttc tttagggat catcgccgtc
481 ccagccgaag gaaagggagc aataacaggt ctgtgatgcc cttagatgt tggggctgca
541 cgctgtgtac actgaagtgg tcagcgcgcc gttaacacc cctctccgtg aggagcttgg
601 gcaaacgttt gaacccttt cgtgatggga attgggggtt gcaattgtcc ccatgaacg
661 aggaattcca agtaagcgca ggtcactagc ctgcgttgat taagtccctg cccttgtac
721 acaccgccg tcgctactac cgatggatga ttggtgagg tcgcctagac tggctgctg
781 cttcgccgtg gcggccggga agacgcca acttggtcgt cttaggaag taaaagt
```

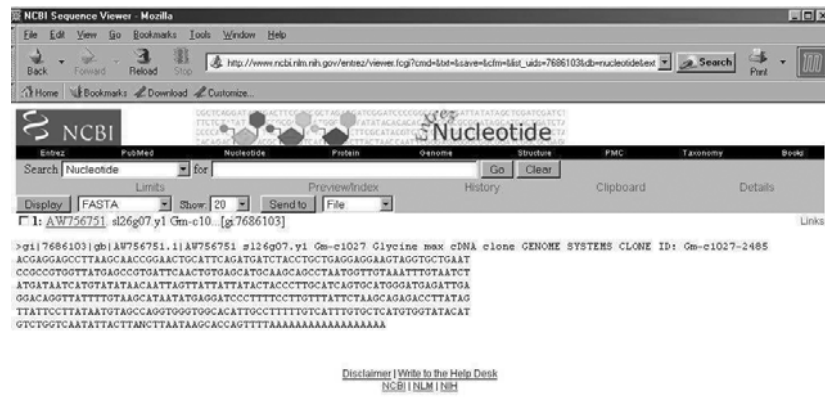


Repare que a quantidade de informação é variável de seqüência para seqüência. No exemplo do **Quadro 24.1**, cada linha entre o número de acesso e o início da seqüência de nucleotídeos pode ser interpretada da seguinte forma:

- A 1ª linha apresenta o locus (número de acesso, identificador com até 10 caracteres), o comprimento em pares de base (bp) da seqüência, o tipo de molécula, o setor do GenBank onde ela está depositada (nesse exemplo, INV é a seção de invertebrados) e a data de submissão.
- A 2ª linha apresenta a definição resumida do organismo e seu gene.
- Na 3ª linha temos mais uma vez o número de acesso da seqüência no GenBank (este é freqüentemente citado em artigos, de forma que qualquer leitor pode localizar a seqüência utilizada pelos autores); esse não se altera com a modificação da seqüência.
- Na 4ª linha temos o identificador de versão ou identificador único da seqüência; esse número aponta para eventuais alterações na mesma.
- Na 5ª linha estão as palavras-chave.
- Da 6ª à 8ª linha está apresentada a classificação do organismo.
- Da 9ª à 17ª linha estão listadas as referências bibliográficas, o local de descrição da seqüência e a identificação no Medline e PubMed (banco de referências da mesma rede).
- Por fim, da 18ª à 24ª linha listam-se as *features*, que são características adicionais e informações úteis para pesquisa em Biologia.

Continuando a nossa atividade, agora precisamos colocar a seqüência da amilase em um formato próprio para comparações e alinhamentos. Esse formato chama-se FASTA e, para obtê-lo, basta posicionar o cursor na seta apontada para baixo na janela após o botão onde está escrita a palavra *Display*.

Note que, quando você abriu a seqüência, a janela *Display* estava no formato *default* (padrão) e agora deverá estar no formato FASTA. Para visualizar a seqüência nesse formato, basta clicar no botão *Display* (**Figura 24.7**).



**Figura 24.7:** Tela de entrada do Blast na internet.

Obtendo as seqüências no formato FASTA, estaremos prontos para utilizar uma ferramenta de busca do próprio sítio do NCBI, o BLAST, que pesca seqüências relacionadas à nossa seqüência-alvo.

## ATIVIDADE 1

Que tal tentar, para outros genes, o que fizemos até agora para o gene da amilase?



## COMENTÁRIO

Esta atividade não tem uma "resposta certa"! Tente genes para proteínas e enzimas que conhecemos, tais como: actina, peroxidase, catalase, polimerase etc. Lembre-se de utilizar as palavras em inglês (**actin, peroxidase, catalase, polymerase**).

## OBTENÇÃO DE SEQÜÊNCIAS RELACIONADAS ATRAVÉS DE BUSCA POR BLAST (BLAST SEARCH)

Vamos, então, conectar com o NCBI Blast no endereço <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast> (Figura 24.8).

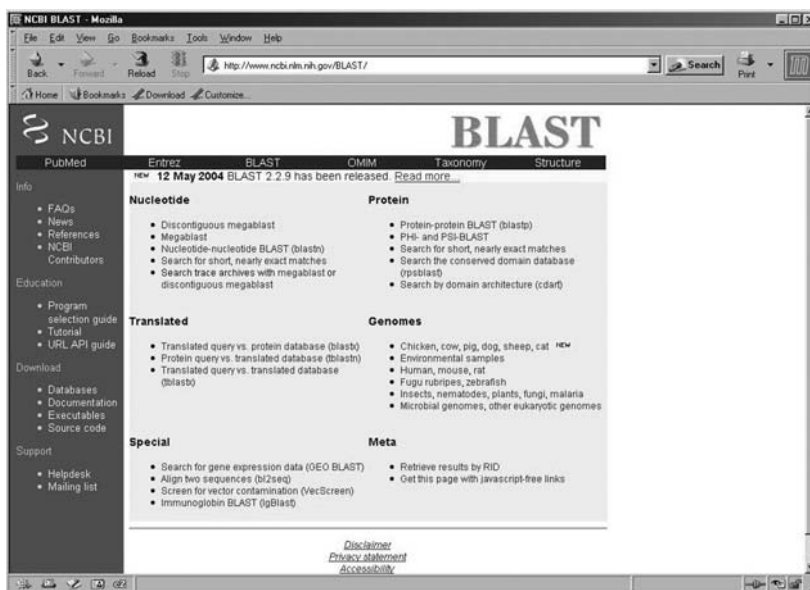


Figura 24.8: Seqüência AW756751 no formato FASTA.

Selecione, com seu cursor, a opção *Nucleotide-nucleotide BLAST (blastn)* na janela de início. Dessa forma, você está optando por utilizar uma seqüência de nucleotídeos para "pescar" outra seqüência de nucleotídeos que seja similar à utilizada como "isca".

Caso você queira utilizar seqüências de aminoácidos, opte pela função *Protein-protein BLAST (blastp)*.

Você verá uma janela como a mostrada na Figura 24.9.

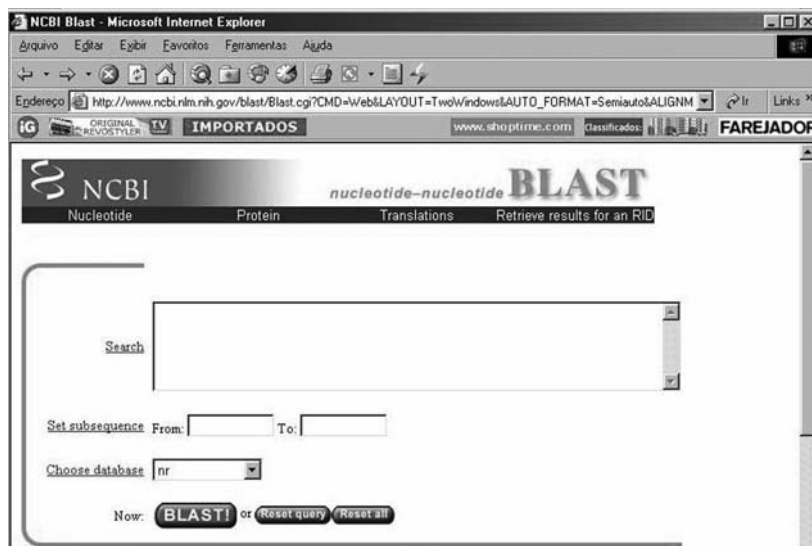


Figura 24.9: Busca de seqüências homólogas no BLAST.

Entrar na caixa de texto, após a palavra *Search*, e selecionar a seqüência de nucleotídeos no formato FASTA. Você pode manter o nome da seqüência, reduzindo a informação após o código de acesso ou, melhor ainda, colar apenas a seqüência de nucleotídeos na janela.

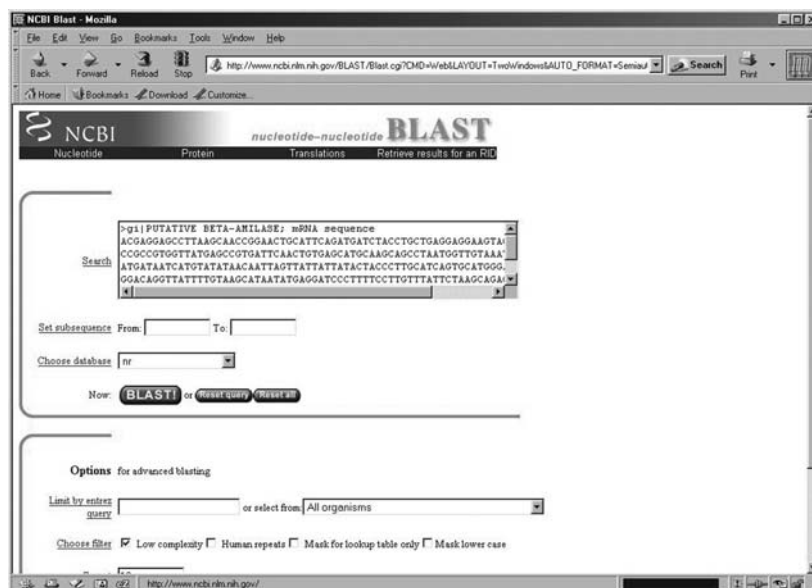
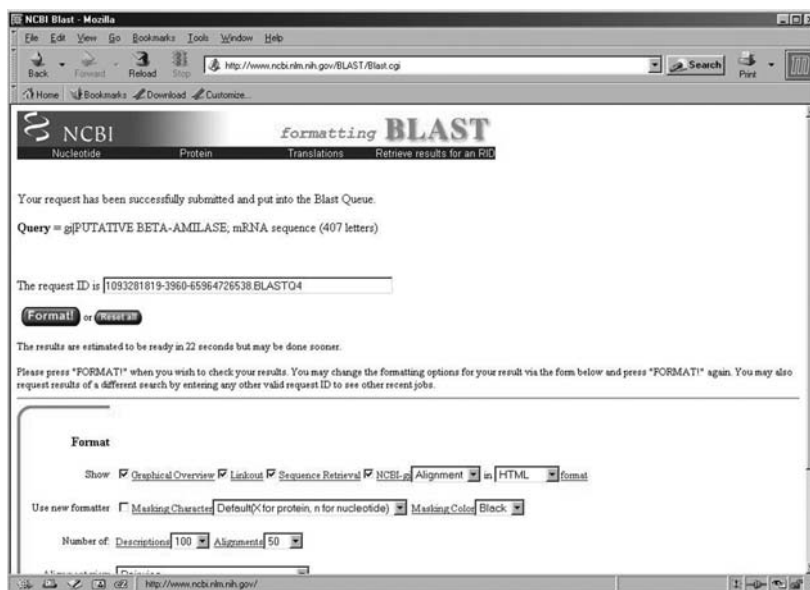


Figura 24.10: Busca de seqüências homólogas à AW756751 no BLAST.

Clique no botão BLAST! Aguarde a próxima tela.

Você verá uma janela informando que sua requisição foi submetida. Essa tela também informará, aproximadamente, quanto tempo levará a consulta. A **Figura 24.11** mostra a aparência desses resultados.



**Figura 24.11:** Tela de confirmação do requerimento de busca no BLAST.

A tela da **Figura 24.11** informa, em inglês, como visualizar a busca por seqüências relacionadas àquela inserida na caixa de texto; em outras palavras, indica que para checarmos os resultados da busca devemos apertar o botão *Format!*

Os resultados são apresentados primeiramente em uma forma gráfica, com uma série de barras horizontais coloridas. A cor da barra corresponde à qualidade do alinhamento, que é influenciada pelo tamanho da seqüência a ser comparada. Quanto maior a seqüência examinada, maior pode ser a qualidade do alinhamento. As cores dos grupos mostram a qualidade dos alinhamentos em ordem decrescente, com o melhor sendo mostrado primeiro.

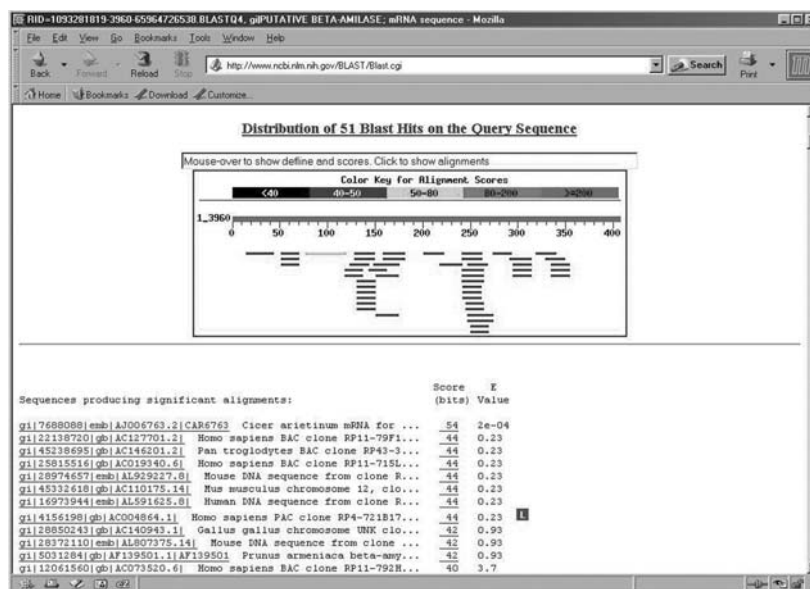


Figura 24.12: Parte da tela de resultados do BLAST.

Abaixo da série de barras horizontais está uma listagem das seqüências alinhadas correspondentes. O primeiro registro corresponde à primeira barra e assim por diante. Em uma coluna à direita de cada registro são colocados os valores E (E value). Esse número indica a probabilidade de os alinhamentos com essa qualidade poderem ser obtidos, ao acaso, em um banco de dados no mesmo tamanho do utilizado na pesquisa. Ou seja, quanto menor o E value, mais similar determinada seqüência será quando comparada à seqüência "isca".

O Quadro 24.2 apresenta outro exemplo de busca BLAST, dessa vez para seqüências homólogas a uma glicoproteína de plaquetas humanas.

## ATIVIDADE 2

Utilize as seqüências que você obteve na atividade anterior, sempre no formato FASTA, para fazer um BLAST.

### COMENTÁRIO

Esta atividade também não tem resposta fechada! Dependerá das proteínas e enzimas utilizadas.



Quadro 24.2: Exemplo de resultado de busca BLAST

BLASTN 2.2.6 [Apr-09-2003]

RID: 1067808421-16791-2226431.BLASTQ3

Query = (560 letters)

&gt;gi|6006009|ref|NM\_000419.2| Homo sapiens integrin, alpha 2b (platelet glycoprotein IIb of IIb/IIIa complex, antigen CD41B) (ITGA2B), mRNA

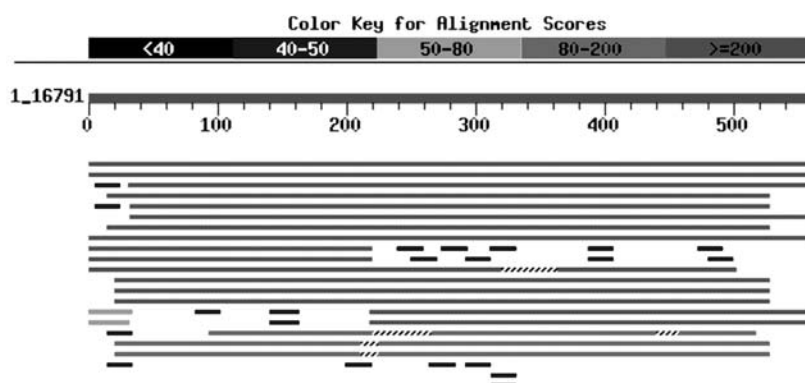
Database: All GenBank+EMBL+DDBJ+PDB sequences (but no EST, STS, GSS, or phase 0, 1 or 2 HTGS sequences) 1,957,115 sequences; 9,384,639,548 total letters

Taxonomy reports

Distribution of 59 Blast Hits on the Query Sequence

*Distribution of 59 Blast Hits on the Query Sequence*

Mouse-over to show define and scores. Click to show alignments



Sequences producing significant alignments: Score E (bits) Value

gi 6006009 ref NM_000419.2  Homo sapiens integrin, alpha 2b...	1110	0.0
gi 183510 gb M34480.1 HUMGPIIBA Human platelet glycoprotein...	1102	0.0
gi 190067 gb J02764.1 HUMPLG2B Human platelet membrane glyc...	1049	0.0
gi 5733733 gb AF170524.1 AF170524 Canis familiaris glycopro...	636	e-179
gi 5932027 gb AF153316.1 AF153316 Canis familiaris platelet...	603	e-169
gi 32481515 gb AY322154.1  Equus caballus platelet glycopro...	571	e-160
gi 5805336 gb AF170526.1 AF170526 Sus scrofa glycoprotein I...	517	e-144
gi 11693431 gb AC007722.9 AC007722 Homo sapiens chromosome ...	436	e-119
gi 183505 gb M33319.1 HUMGPIIB1 Human platelet glycoprotein...	436	e-119
gi 183448 gb M22568.1 HUMGP2B1 Human platelet glycoprotein ...	436	e-119
gi 5805340 gb AF170528.1 AF170528 Oryctolagus cuniculus gly...	381	e-102
gi 6754375 ref NM_010575.1  Mus musculus integrin alpha 2b ...	278	1e-71
gi 5918985 gb AF170316.1  Mus musculus glycoprotein IIb (GP...	278	1e-71
gi 7262858 gb AF166384.1 AF166384 Mus musculus integrin cel...	278	1e-71
gi 2828776 gb AC003043.1 AC003043 Homo sapiens chromosome 1...	254	1e-64

## ALINHAMENTO DE SEQÜÊNCIAS UTILIZANDO O CLUSTALX OU W

Após obtermos as seqüências relacionadas à nossa seqüência alvo, através do BLAST, o próximo passo será proceder o alinhamento dessas seqüências. As seqüências alinhadas devem ser arrumadas umas em relação às outras, de forma que cada posição de um nucleotídeo corresponda a uma posição na molécula do ancestral comum, a partir do qual todas as seqüências evoluíram.

O alinhamento pode e deve ser feito manualmente. Outra opção é utilizar um programa próprio para esse fim. Nesta aula, vamos empregar o ClustalX (THOMPSON *et al.*, 1997), que pode ser utilizado pela internet ou pode mesmo ser instalado a partir dela.

Selecione cinco seqüências obtidas no BLAST, coloque-as no formato FASTA e salve-as em Word (em formato \*.txt) ou Bloco de Notas.

Observe que o programa ClustalX só considera significativos os 30 caracteres iniciais, após o sinal de determinação de seqüência (“>”). Isto é, se houver uma semelhança muito grande entre os nomes de diferentes seqüências, o programa não as aceitará para processamento. Dessa forma, é importante editar o nome após o sinal “>”, atentando para que as cinco seqüências tenham denominações diferentes.

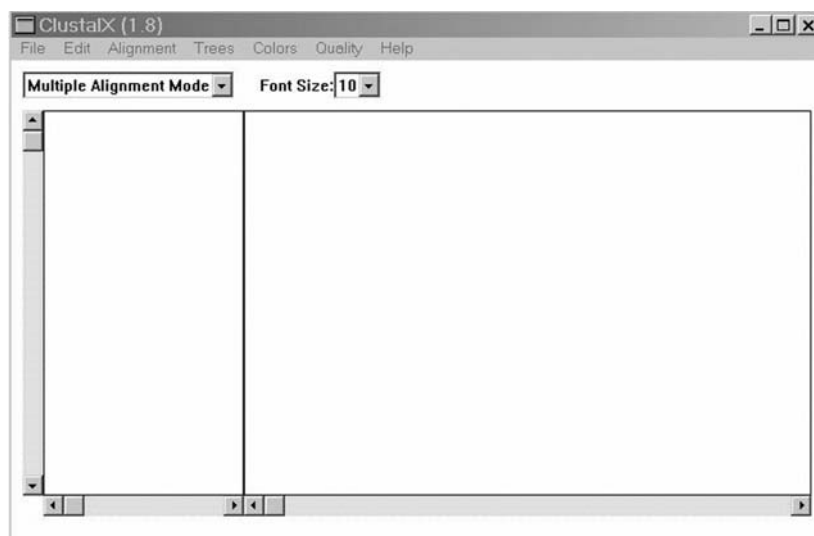


Outro detalhe importante do arquivo de seqüências: todos os caracteres devem estar na fonte “Courier New”. Toda a seqüência deve estar também em caracteres maiúsculos e, entre o “nome” de cada seqüência e a seqüência em si, deve haver um “parágrafo” (clique a tecla “enter”) – não há importância se o mesmo ocorrer entre cada linha da seqüência.



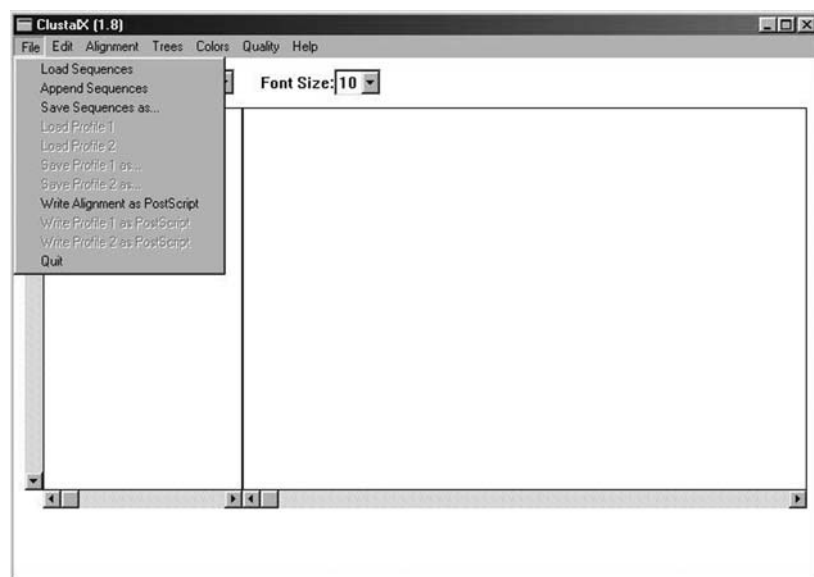
Após editar seu arquivo de seqüências, conecte o programa ClustalX em <http://newfish.mbl.edu/Course/Software/ClustalX> ou instale o programa ClustalX no seu drive “C:”.

Quando você abrir o programa, aparecerá uma janela como a mostrada na **Figura 24.13**.



**Figura 24.13:** Tela de entrada do ClustalX.

O passo seguinte é copiar seqüências para a janela do programa ou carregar os arquivos \*.txt (*File/Load sequences*) e mandar alinhar (*Alignment/Do complete alignment*). Veja as **Figuras 24.14 a 24.16**.



**Figura 24.14:** Tela de carregar arquivos do ClustalX.

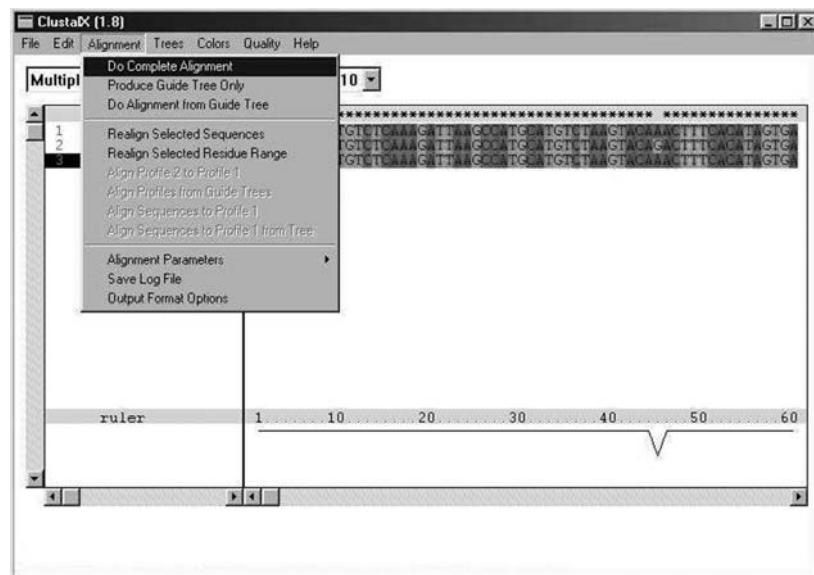


Figura 24.15: Tela de alinhamento do ClustalX.

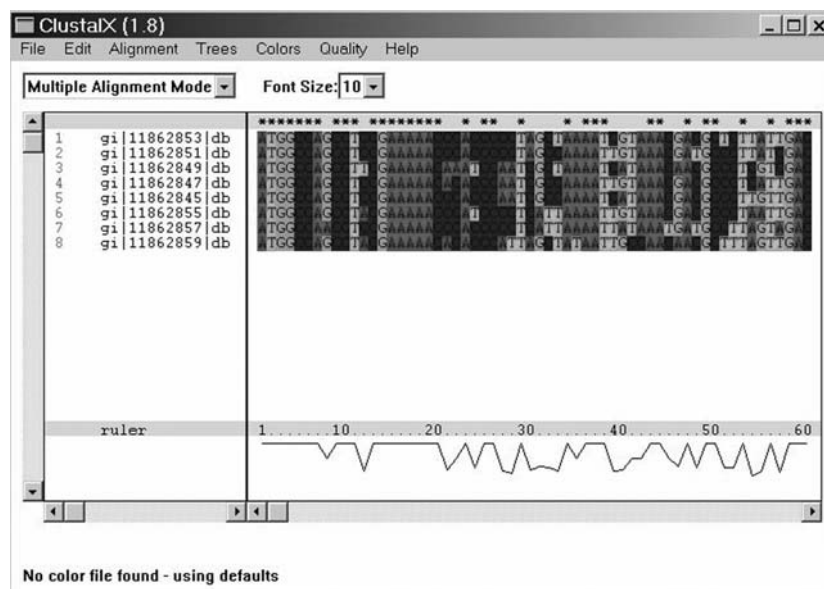


Figura 24.16: Formato de apresentação do alinhamento das seqüências pelo Clustal X.

Pronto! As seqüências estão alinhadas. Note que os nucleotídeos são numerados e que o programa mostra um tipo de régua, na parte inferior, com vales que correspondem às posições de diferença de seqüência. Na parte superior da tela, os asteriscos (\*) correspondem à identidade total dos nucleotídeos daquela posição.



Vales, picos, depressões e elevações. Esses termos referem-se à posição em relação à linha base da régua. Se a posição está acima da linha, trata-se de um pico ou elevação; se está abaixo da linha, tem-se um vale ou depressão. Veja a ilustração que se segue:



### ATIVIDADE 3



Alinhe manualmente as seguintes seqüências obtidas para três organismos:

GATCCTCGGATTGGTCCCGGGACGGCGGGAAACCATCGACCCGGCGTGCCGAG  
 CTCGGATTGGTCCCGGGACGGCGGGCAACCGCTGACCCGGCGTGCCGAGAAGA  
 CCTCGGATTGGCCCCGGGATGGTGGGCGACCGCCGACTCGGAGGCCGAGAAGA

#### RESPOSTA COMENTADA

As seqüências foram alinhadas com base nas regiões conservadas (invariáveis). Em negrito estão as regiões variáveis.

GATCCTCGGATTGGTCCCGGGACGGCGGG**AAACCA**TCGACCCGGC  
 GTGCCGAG----

----CTCGGATTGGTCCCGGGACGGCGGGCAACCG**CT**GACCCGGCGT  
 GCCGAGAAGA

---CCTCGGATTGG**CCCCGGGATGGTGGGCG**ACCGCCGACTCGG**AG**-  
 GCCGAGAAGA

## CONCLUSÃO

Esta aula fornece os princípios básicos de busca e tratamento de seqüências de genes e proteínas utilizando ferramentas da internet. Com esse conhecimento, é possível obter resultados para uma monografia ou até mesmo para um artigo científico! Ainda são poucos os profissionais da área de Bioinformática, e um domínio das técnicas e da teoria por trás dessa área habilita o biólogo a ocupar um espaço vago no mercado de trabalho. Portanto, se você gostou dessa parte do curso, invista em aprimorar seu conhecimento em cursos de extensão. Boa sorte!

## RESUMO

O centro americano de informação tecnológica, NCBI, criou bancos de dados públicos de seqüências de DNA, seqüência e estrutura de proteínas. Nesta aula, aprendemos a acessar seqüências, a realizar pesquisa de busca de seqüências similares no sítio do NCBI e, ainda, a alinhar seqüências com o programa ClustalX da internet.

## ATIVIDADES FINAIS

### 1. O que é o NCBI?

---

---

---

---

---

#### RESPOSTA

O National Center for Biotechnology Information (NCBI), localizado nos Estados Unidos tornou-se a mais importante fonte de referência de informações em Biologia Molecular. O NCBI possui bancos de dados públicos de seqüências que podem ser acessados gratuitamente por qualquer pessoa. Essa instituição faz o intercâmbio desses dados com outros centros internacionais de pesquisa.

### 2. Como fazer para procurar proteínas homólogas à amilase em diferentes organismos? Por exemplo: camundongo, gorila, besouro e caranguejo.

---

---

---

---

---

#### RESPOSTA

Você tem duas opções básicas: 1) procure, entre todas as seqüências pescadas para amilase, alguma que seja originada dos organismos citados; ou 2) faça a busca no NCBI com duas palavras entre aspas; por exemplo, para a amilase de camundongo use "amilase and mouse".

3. No alinhamento manual de quatro seqüências, o que devemos fazer nas posições que não apresentam correspondência?

---

---

---

---

---

**RESPOSTA**

*É necessária a inserção de lacunas (simbolizadas por '-') quando uma seqüência não apresenta correspondência com outra. Essas lacunas são consequência de inserções ou deleções ocorridas de forma diferenciada em cada molécula.*

### AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula implica tempo para visitar o pólo e exercitar as buscas na internet. Contudo, você tem toda a liberdade de fazer o mínimo exigido pela aula ou investir bastante e até conseguir gerar um trabalho interessante e original. Portanto, mãos à obra! Ouse nas suas buscas, trabalhe com genes e organismos que sejam do seu interesse. Pode ser uma enzima que cause uma deficiência metabólica, como a lactase (enzima necessária à digestão de produtos derivados do leite), ou a queratina, que é um componente do seu cabelo e da carapaça de alguns invertebrados.

### INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai estudar a evolução humana sob um enfoque molecular. Vai descobrir quais foram as contribuições da Biologia Molecular para o estudo da evolução humana e acompanhar os estudos de filogenias e rotas de colonização dos continentes, fundamentos em polimorfismos genéticos.

# Evolução humana, uma abordagem molecular

## AULA 25

### Meta da aula

Apresentar a aplicação de marcadores moleculares e estudos filogenéticos na compreensão do processo de evolução do homem na Terra.

## objetivos

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

- Listar as contribuições da Biologia Molecular para o estudo da evolução humana.
- Dar exemplos de filogenias e rotas de colonização dos continentes baseadas em polimorfismos genéticos.
- Apresentar a composição atual da população brasileira, fruto da miscigenação de três etnias.

### Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula, é importante que você tenha claro o conceito de Filogenia Molecular apresentado na Aula 23 desta disciplina e que reveja as aulas Mamíferos II, os hominídeos; Evolução Humana I e II, Aulas 30, 31 e 32, disciplina Diversidade dos Seres Vivos.

## INTRODUÇÃO

A existência de variação genética entre populações humanas é conhecida e foi demonstrada pela primeira vez para os genes que determinam o sistema de grupos sanguíneos humanos ABO em 1919. Logo em seguida, a identificação de marcadores protéicos de outros grupos sanguíneos, tais como os sistemas MNSs e Rh, expandiram o repertório dos marcadores polimórficos que podiam ser analisados utilizando-se anticorpos.

Mostrou-se que era possível reconstruir o processo evolutivo por meio da análise de genótipos de locos múltiplos em uma população e sua herança dentro das famílias.

Os métodos imunológicos permaneceram como a única técnica com resultados satisfatórios no estudo da variação genética até a introdução da eletroforese para separar formas mutantes de proteínas, em 1949.

Tornou-se óbvio que a variação genética não era um evento raro, mas, ao contrário, quase todas as proteínas (e, conseqüentemente, os genes que as codificam) tinham variantes genéticas. Essas variantes tornaram-se marcadores extremamente úteis no estudo de populações.

As técnicas de manipulação de DNA, tais como análise de restrição, amplificação de regiões polimórficas por PCR e seqüenciamento de nucleotídeos, geraram incontáveis novos marcadores e abriram caminho para a utilização da variação genômica no estudo da evolução humana.

Nesta aula, você vai ser apresentado a estudos filogenéticos com humanos, baseados em marcadores moleculares, e vai acompanhar como esses estudos revelaram a expansão da espécie *Homo sapiens* desde sua origem na África até todos os continentes e o nosso país, o Brasil.

## EVENTOS EVOLUTIVOS QUE AFETAM A VARIAÇÃO GENÔMICA

As frequências alélicas alteram-se nas populações devido à ação das forças evolutivas em separado ou em conjunto. As forças mais atuantes, seleção natural e deriva gênica, podem levar à eliminação (perda) ou fixação de um determinado alelo (relembre as aulas de Deriva e Seleção, Módulo 2). Entretanto, para a maioria dos genes, é muito difícil determinar o agente e o tipo de força atuante.

Na evolução humana, uma força de considerável importância é a migração; esta pode afetar profundamente a variação genômica dentro de uma população. A maioria das populações são relativamente



isoladas, embora ocorram trocas raras de parceiros entre grupos. Assim, a média de um imigrante por geração em uma população é suficiente para evitar os danos da deriva gênica, como a fixação de alelos (em um locus com dois alelos, fixar um deles – frequência igual a um – significa perder o outro. Em outras palavras, fixação de alelos implica perda de variabilidade genética).

Algumas vezes, uma população inteira (ou uma fração desta) migra e se estabelece em outro local distante geograficamente do ponto de origem. Caso o grupo migrante seja inicialmente pequeno, mas se expanda posteriormente, as frequências dos alelos entre os fundadores da nova população vão diferir das frequências da população original e também da nova população fundada após sua expansão; isto tudo ocorre apenas devido ao processo de amostragem (que é ao acaso, em relação aos alelos). Nessa situação, a migração em grupo tem um efeito que é oposto ao da migração de um indivíduo entre populações vizinhas: cria mais chances para a deriva e, portanto, para a divergência. O efeito final será a variação na frequência alélica entre grupos.

Talvez essa seja a explicação para a enorme diversidade genética dentro da nossa espécie, o *Homo sapiens*. Você já viu, no curso de Biologia, como ocorreram as sucessões de prevalência dos hominídeos no nosso planeta (veja a **Figura 30.4**, Diversidade dos Seres Vivos). Na Aula 32, também da disciplina Diversidade dos Seres Vivos, foram apresentadas três hipóteses para a dispersão, partindo do continente africano, do *Homo erectus* e do *Homo sapiens* ao redor do mundo. Todas as três hipóteses apresentam a migração como uma das principais forças da evolução humana.

Acredita-se que a migração do homem moderno, *Homo sapiens*, tenha tido início no leste da África. A partir desta região, ocorreu uma radiação para o resto da África cerca de 100 milhões de anos atrás, seguida de uma expansão das populações para a Ásia, provavelmente através de duas rotas (rotas sul e norte), datando entre 60 e 40 milhões de anos atrás; e desta para a Oceania, Europa e América, nesta ordem.



Reveja as Aulas 30, 31 e 32, da disciplina Diversidade dos Seres Vivos, nas quais vimos a origem, na África, de todos os antepassados e do homem moderno.



Figura 25.1: Mapa da migração do homem moderno, *Homo sapiens*.

#### ATIVIDADE 1

O que aconteceu com o *Homo erectus*? Qual teoria é a mais aceita para seu desaparecimento?



---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

#### RESPOSTA

Acredita-se que tenha ocorrido a convivência das duas espécies de *Homo* nos mesmos locais e épocas. Contudo, apesar de possíveis miscigenações entre as duas espécies, o *Homo sapiens* sobrepujou o *H. erectus*, provavelmente devido à capacidade do primeiro em articular uma linguagem complexa e de maior raciocínio.

## INTERPRETANDO A HISTÓRIA EVOLUTIVA

Como os pesquisadores podem estimar a direção e a data dos eventos migratórios humanos? Afinal, sabemos que o registro fóssil é incompleto e que a linguagem escrita é muito recente (os primeiros registros datam entre seis mil e quatro mil anos).

A resposta é que a história da diferenciação das populações humanas foi inferida de árvores filogenéticas construídas com dados genéticos (moleculares).

Existem duas estratégias que a genética molecular pode usar para responder a perguntas sobre a evolução humana: resgatar DNA humano de múmias e ossadas arqueológicas para reconstruir a estrutura genética de populações do passado ou estudar populações atuais para deduzir inferências históricas.

A arqueologia molecular tem progredido muito. Por exemplo, estudos em ossadas de 24 mil anos mostraram que o homem de Neanderthal não foi antepassado do homem moderno. Entretanto, são poucos os casos de fósseis conservados o suficiente para que as análises de DNA apresentem resultados confiáveis. A molécula de DNA sofre diversos tipos de degradação; é “quebrada”, ao longo do tempo, em pedaços cada vez menores. Apenas fósseis preservados em resina (como por exemplo o mosquito preservado em âmbar que deu origem ao Parque dos Dinossauros, *Jurassic Park*), desidratados (como as múmias) ou congelados (como Otzi, o pequeno caçador encontrado nos Alpes austríacos) fornecem DNA de melhor qualidade.



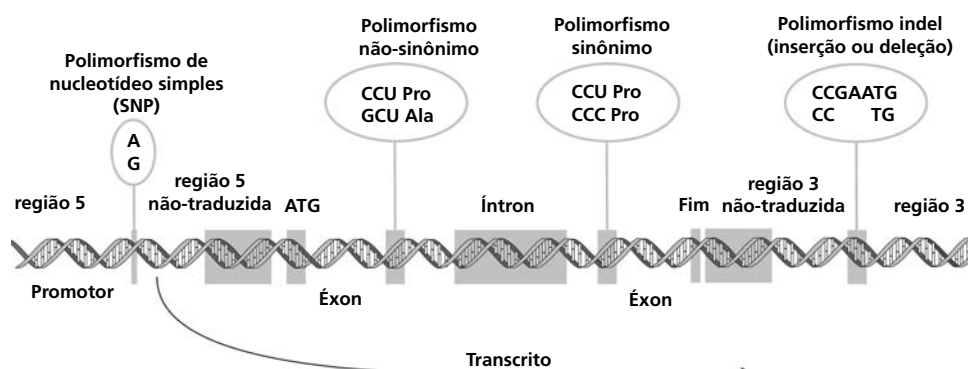
**Figura 25.2:** Exemplo de múmia desidratada de índio da América do Sul.

Assim, estudos genéticos de populações atuais utilizando os polimorfismos de DNA (regiões do genoma humano em que há diferenças entre indivíduos normais) são mais confiáveis cientificamente. Essa é a mesma técnica adotada em testes de determinação de paternidade, criminalística molecular (forense) e mapeamento de genes.

## MARCADORES GENÉTICOS NA RECONSTRUÇÃO DA HISTÓRIA DAS POPULAÇÕES HUMANAS

A existência de diferentes tipos de polimorfismo de DNA, classificados de acordo com sua natureza molecular e localização no genoma, possibilita diversos estudos em humanos. Os polimorfismos em cromossomos não-sexuais ou autossomos são ótimos marcadores de individualidade. Como todos temos duas cópias de cada autossomo, e as cópias de cada par trocam genes (recombinam-se) a cada geração, as combinações são inumeráveis, impedindo que duas pessoas tenham o mesmo genoma. Entretanto, apesar de esses tipos de polimorfismo serem muito eficientes na distinção entre dois indivíduos, a maioria é incapaz de distinguir a etnia ou de permitir inferências a respeito das características físicas dos mesmos, devido a estarem presentes na maioria das populações humanas.

O tipo de variação mais comum encontrado ao longo do genoma humano é aquele que se refere à alteração de um único nucleotídeo (do inglês *Single Nucleotide Polymorphisms*-SNPs; este tipo de mutação chama-se pontual), sendo o restante atribuído a inserções ou deleções de um ou mais nucleotídeos, a polimorfismos repetitivos de tamanho (mini e microsatélites, seqüências de dois ou mais nucleotídeos repetidas dezenas de vezes) ou rearranjos gênicos (lembra-se das alterações cromossômicas estruturais – translocações, isocromossomos etc?). Veja alguns exemplos na **Figura 25.3**.



**Figura 25.3:** Tipos de polimorfismos de DNA em nível de pares de bases individuais.

Apesar do eficiente sistema de mecanismos de reparo do DNA, mutações nucleotídicas podem criar variações neutras normais ou alelos doentes nos seres humanos. Estima-se que, em média, dois indivíduos diferem entre si cerca de 1 a cada 2.000 nucleotídeos, o que nos permite inferir que dois genomas diplóides contendo aproximadamente 3,2 bilhões de pares de bases podem alcançar cerca de três milhões de diferenças de bases. Esta variabilidade é ressaltada por fatores genômicos (recombinação e taxa de mutação), populacionais (migração e variações no tamanho da população) e por seleção natural.



### ATIVIDADE 2

Qual a principal diferença entre o DNA extraído de uma amostra fresca (sangue, por exemplo) e o de uma amostra de tecido mumificado?

---

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*O DNA extraído de tecidos mal preservados sofre degradação, sendo fragmentado em vários tamanhos. Essa degradação impede o uso dessas amostras para diversas técnicas de geração de marcadores moleculares.*

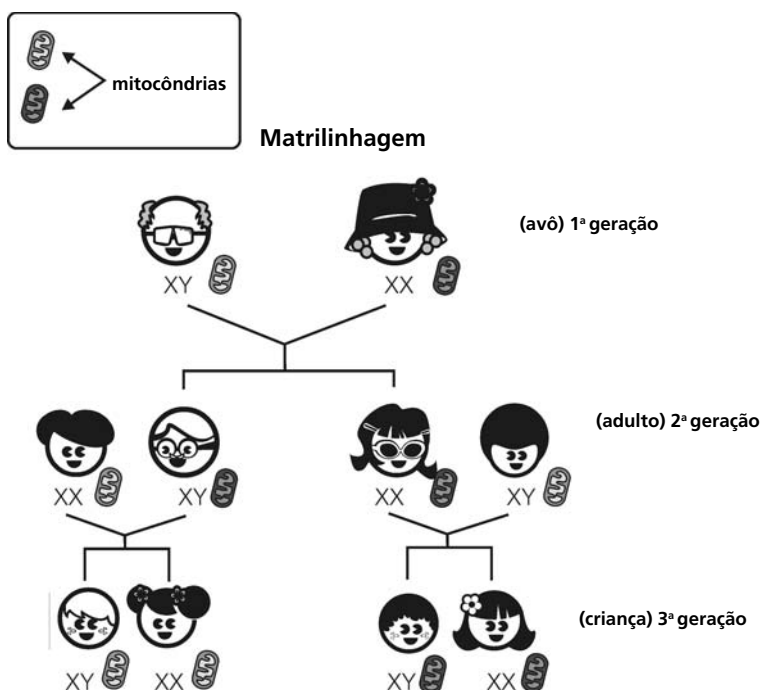
Porém, existem polimorfismos raros, evolutivamente recentes, que podem estar presentes em uma população e ausentes em outra. Estes marcadores foram denominados “privados”. Atualmente, são considerados como marcadores ‘população-específicos’ aqueles que possuem diferencial de frequências alélicas acima de 45%, sendo, na sua maioria, polimorfismos que distinguem a população africana das demais (euroasiáticas). Essas diferenças de frequência são mantidas, principalmente, por fatores seletivos que atuam diferentemente nas populações.

Nos últimos vinte anos, o número de polimorfismos população-específicos tem crescido substancialmente, sendo útil em estudos de Antropologia Forense (por meio da análise de DNA foi possível deduzir o

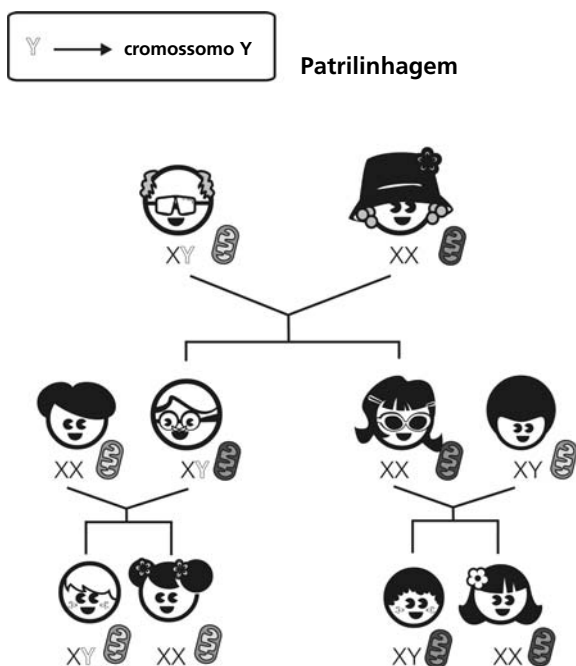
tipo de atividade, estágio de desenvolvimento cultural e outros detalhes de homínídeos da época da múmia de Otzi, que estudamos anteriormente), Epidemiologia e Genética de Populações. Outra grande aplicação desses marcadores é no estudo de populações híbridas, permitindo a estimativa de seu grau de mistura, e na utilização destas em estudos de mapeamento de locos de doenças complexas por desequilíbrio de ligação.

Desde 1990, um esforço muito grande tem sido destinado a pesquisas que envolvem a busca de marcadores moleculares que sejam, sobretudo, específicos para cada um dos diversos grupos étnicos que compõem a espécie humana. Os principais seriam os africanos, europeus, asiáticos e ameríndios (índios americanos). Esses estudos encontraram seus maiores avanços na análise de segmentos genômicos que apresentam baixos níveis (ou completa ausência) de recombinação, como algumas regiões do cromossomo X e Y e o DNA mitocondrial (DNAMit) humano.

O DNAMit (DNA presente nas mitocôndrias, organelas celulares) e o cromossomo Y (cromossomo sexual presente apenas em homens) possuem transmissão uniparental, sendo o DNAMit transmitido maternalmente e o cromossomo Y, paternalmente. Com exceção da região pseudo-autossômica do cromossomo Y, estes dois sistemas são haplóides e estão livres de recombinação. A ausência de recombinação faz com que seus marcadores sejam transmitidos em blocos de genes, denominados haplótipos. Estes blocos permanecem inalterados em matrilineagens e patrilineagens até que ocorra uma mutação. As mutações ocorridas durante a evolução humana geram variações (polimorfismos) entre os haplótipos, que servem como marcadores de linhagem, importantes instrumentos para estudos de filogeografia (CAVALLI-SFORZA; FELDMAN, 2003), dando embasamento científico aos estudos da formação e evolução das diversas populações humanas.

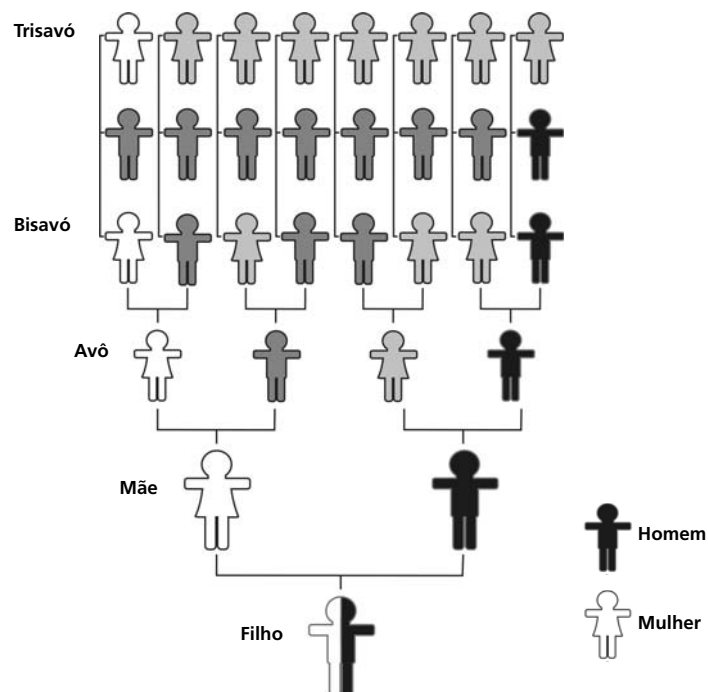


**Figura 25.4:** Padrão de herança matrilinear do genoma mitocondrial. O DNA mitocondrial é transmitido através do óvulo materno para filhos e filhas.



**Figura 25.5:** Padrão de herança patrilinear do cromossomo Y. O cromossomo Y é transmitido por meio do espermatozóide paterno apenas para filhos homens.

Entretanto, o que os marcadores de linhagem nos informam é uma parcela muito pequena da contribuição genética dos antepassados de um indivíduo que recebeu genes de quatro avós, oito bisavós, 16 trisavós, 32 tetravós e assim por diante (ver **Figura 25.6**). O estudo do haplótipo do cromossomo Y informa apenas sobre um desses antepassados do sexo masculino e o DNAmít sobre apenas uma antepassada do sexo feminino. A associação de estudos de haplótipos de DNAmít e do cromossomo Y (marcadores de linhagem) com estudos de marcadores autossômicos é de grande importância, permitindo uma análise mais precisa dos padrões demográficos das populações e da caracterização da verdadeira genealogia de um indivíduo.



**Figura 25.6:** Os marcadores de linhagem (o cromossomo Y – em cor sólida, e o DNA mitocondrial – em cor com preenchimento) fornecem uma fração muito pequena da informação genética de nossa genealogia, sendo analisado apenas um indivíduo de cada geração.





### ATIVIDADE 3

Um casal, Maria e João, teve cinco filhos: Ana, Manoel, José, Carolina e Pedro. Considere que Maria possui um polimorfismo raro em seu DNA mitocondrial, o mesmo acontecendo com João no cromossomo Y. Se cada filho do casal tem quatro netos, dois de cada sexo, quais netos herdaram os polimorfismos de Maria e de João?

---



---



---



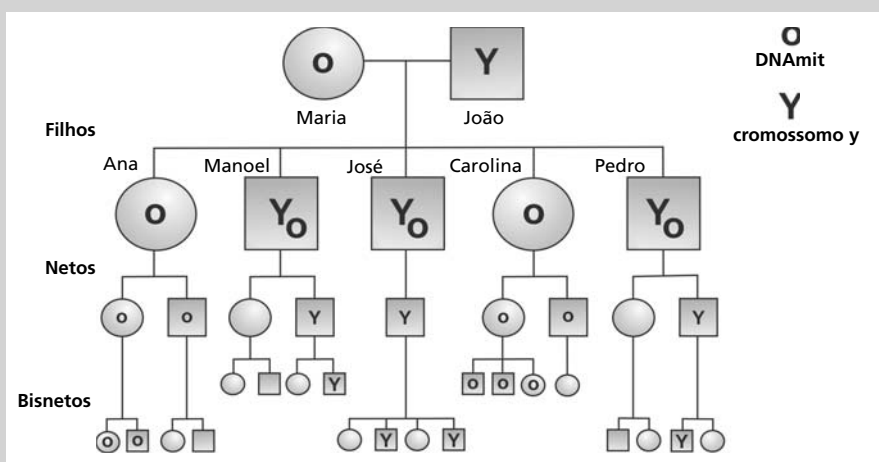
---



---

### RESPOSTA COMENTADA

Os netos e netas filhos de filhas de Ana e Carolina herdarão o polimorfismo raro do DNAmít de Maria. Os netos dos três filhos de Maria vão receber DNAmít de suas mães, que não são da família (não herdaram o sangue de Maria). Só os netos filhos de filhos homens de Manoel, José e Pedro herdarão o polimorfismo raro do cromossomo Y do pai (João). No total: cinco bisnetas e três bisnetos de Maria e João herdarão os polimorfismos. Na ilustração a seguir estão representados os filhos, netos e bisnetos de Maria e João e os tipos de moléculas herdadas, círculos representando o DNAmít e Y representando o cromossomo Y.



### TEMPO DE COALESCÊNCIA E GENEALOGIA DE GENES

Considere as seqüências de DNA de duas cópias de um mesmo gene. Eles podem ser dois alelos de uma única população ou de duas espécies aparentadas. Imagine que não houve recombinação e que

as mutações foram neutras. Este seria o caso, se o DNA fosse de mitocôndrias, cromossomo Y ou haplóides assexuados e se mutações não produzissem alterações das funções protéicas. Tais modificações seriam neutras.

As duas cópias do gene diferem em diversos sítios neutros. Em algum momento, no passado, quando ambas as cópias do gene derivaram de um ancestral comum, não havia diferenças entre elas. Quanto tempo levou para que as diferenças fossem acumuladas? Para realizar tal cálculo, precisamos admitir uma taxa de mutação constante, mas não precisamos criar suposições acerca do tamanho populacional ou sobre seleção de algum loco, pois mutações neutras se acumulam em genes a taxas que não dependem desses fatores. Outras importantes propriedades genéticas da população dependem do seu tamanho e da seleção; estas incluem o número de mutações que serão fixadas em toda a população e a quantidade de polimorfismo que existe em um dado momento. Mas o número de mutações que foram fixadas ao longo de uma única linhagem desde o ancestral comum depende somente da taxa de mutação e do tempo passado (HUDSON, 1990).

Taxas de mutação para nucleotídeos simples são de cerca de  $10^{-8}$  a  $10^{-9}$  por organismo por geração. Com esta informação, podemos utilizar a teoria neutra da evolução para estimar, com algum erro, há quanto tempo existiu o ancestral comum. O tamanho do erro depende do tamanho das seqüências de DNA e do número de mutações detectadas nas mesmas. Construímos a árvore a partir das pontas dos ramos no presente; então, voltamos no tempo, calculando quando os ramos coalescem em um ancestral comum. As árvores resultantes não são filogenias de espécies, mas genealogias de genes; o processo é chamado de coalescência, pois os cálculos fornecem a idade na qual as diferenças coalescem em uma mesma seqüência ancestral.



Reveja o conceito da Teoria da Coalescência na Aula 23 desta disciplina.



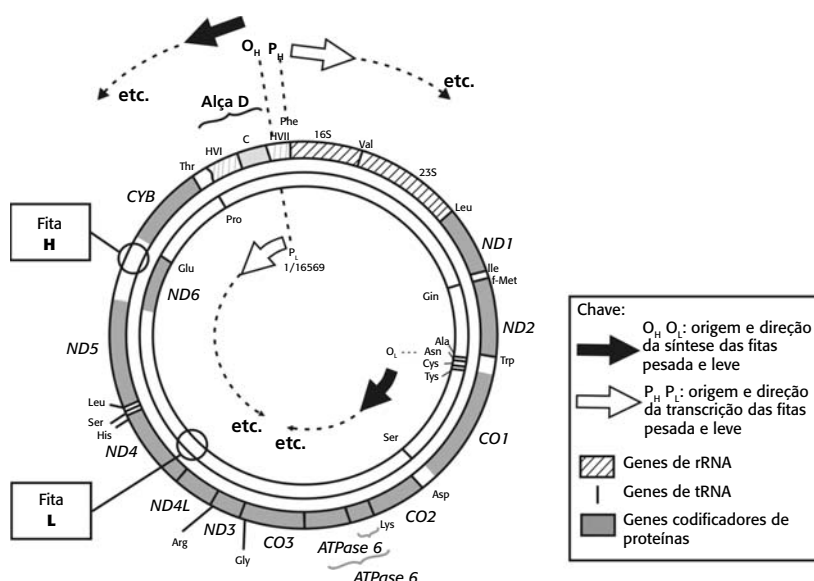
A mitocôndria é uma organela citoplasmática relacionada com a produção da maior parte da energia nas células não-fotossintetizantes, e possui seu próprio genoma. As células humanas contêm algumas centenas de mitocôndrias que se autoduplicam e, durante a divisão mitótica, segregam-se ao acaso entre as células-filhas. Cada mitocôndria apresenta até dez cópias de um cromossomo circular, o cromossomo mitocondrial.



Reveja as informações sobre as mitocôndrias, que você já estudou neste curso de Biologia. Especialmente, releia as aulas correspondentes das disciplinas de Biologia Celular e Bioquímica.

Com 16.569 pares de bases, o DNA mitocondrial humano foi o primeiro genoma mitocondrial a ser seqüenciado na sua totalidade e interpretado em relação ao seu conteúdo gênico. Seus genes não possuem íntrons e apresentam pouco espaço intergênico. São 37 genes, que codificam 2 RNA ribossômicos, 22 RNA transportadores e 13 polipeptídeos envolvidos no processo de fosforilação oxidativa (ver **Figura 25.8**).

O DNAmít humano possui duas regiões com características evolutivas diferentes. A taxa de evolução da região codificadora do DNAmít humano é cerca de 10 a 12 vezes maior que a observada em genes nucleares de função homóloga. A região-controle ou alça D, localizada entre os genes dos RNAt para os aminoácidos prolina (RNAt<sup>Pro</sup>) e fenilalanina (RNAt<sup>Phe</sup>), tem demonstrado ser ainda menos conservada, apresentando uma variabilidade nucleotídica 3 a 5 vezes maior que as outras partes da molécula. Essa alta variabilidade se concentra nas adjacências das extremidades 5'e 3' da alça D, denominadas Segmentos Hipervariáveis I e II, sendo a região central mais conservada.



**Figura 25.8:** Mapa estrutural do genoma mitocondrial humano. A transcrição da fita pesada (H) origina-se a partir de dois promotores, agrupados como PH, localizados na região da alça D (também chamada de região-controle do DNA mitocondrial). A transcrição a partir desses promotores ocorre no sentido horário; a transcrição a partir do promotor PL da fita leve (L) ocorre no sentido anti-horário. 1/16569 define o primeiro e o último nucleotídeo da fita leve. Cerca de 90% da sequência do DNA-mit humano são transcritos em algum produto gênico, estando, em sua maioria, relacionados com a síntese de componentes catalíticos da fosforilação oxidativa. A alça D é delimitada pelos genes dos RNAt para os aminoácidos prolina (RNAt<sup>Pro</sup>) e fenilalanina (RNAt<sup>Phe</sup>), entre os nucleotídeos 16023 e 577. ATPase 6, ATPase 8, CO1 a CO3 (três subunidades da citocromo c oxidase), ND4L e ND1 a ND6 (sete subunidades da NADH-desidrogenase) e CYB (citocromo b) são os 13 genes codificadores de polipeptídeos. HVI e HVII são os segmentos hipervariáveis I e II da alça D, sendo C sua região central mais conservada.

Os principais fatores envolvidos na geração da diversidade genética do DNAmít parecem ser sua localização na matriz mitocondrial em contato com a membrana mitocondrial interna, o local dos processos de transferência de elétrons da cadeia respiratória (estaria exposto constantemente ao elevado fluxo de agentes mutagênicos do tipo radicais livres, resultantes do metabolismo incompleto do oxigênio) e a ausência de proteção por proteínas do tipo histonas, que torna o DNAmít mais susceptível ao “estresse oxidativo”, o que não ocorre com o DNA nuclear.

Uma quantidade exorbitante de estudos sobre a variabilidade do DNAmít foi publicada na década passada. Entretanto, pouca atenção foi centrada na tentativa de se entender como essas propriedades foram adquiridas e mantidas. A extensão da nossa ignorância foi revelada quando o dogma da herança estritamente materna do DNAmít foi

questionada em estudos da herança mitocondrial em camundongos e *Drosophila*. Os trabalhos, baseados na geração de híbridos interespecíficos envolvendo retrocruzamentos, demonstraram um acúmulo de baixos níveis de DNAmít paterno, da ordem de 0,001% a cada geração. Esta pequena contribuição paterna mostrou-se consistente com a quantidade relativa de DNAmít materno e paterno no zigoto, imediatamente após a fertilização. Entretanto, como esses estudos basearam-se em cruzamentos interespecíficos, uma explicação seria a existência de um mecanismo espécie-específico, de reconhecimento seletivo, que destruiria o DNAmít paterno e que estaria alterado em híbridos interespecíficos. Essa teoria recebeu suporte com uma série de experimentos nos quais se conseguiu demonstrar que, em cruzamentos intraespecíficos, praticamente todas as mitocôndrias do gameta masculino desaparecem quase imediatamente após a fertilização, garantindo a fidelidade da herança exclusivamente materna. A herança biparental permitiria processos de recombinação entre os dois genomas mitocondriais, o que teria grande impacto na maneira de se interpretar os padrões de variabilidade do DNAmít.

## **O DNA MITOCONDRIAL COMO IMPORTANTE ALIADO NA RECONSTITUIÇÃO DA HISTÓRIA EVOLUTIVA HUMANA**

Duas metodologias principais têm sido utilizadas para se avaliar direta ou indiretamente as variações da sequência do DNA mitocondrial humano. Estas técnicas consistem no seqüenciamento das porções mais variáveis da molécula de DNAmít, os segmentos hipervariáveis I e II da região-controle, e análises de RFLP (do inglês *Restriction Fragment Length Polymorphism*) de toda a molécula.

Após estabelecer a natureza e a prevalência das mutações em cada população humana, análises filogenéticas permitiram a definição de conjuntos de haplótipos de DNAmít denominados haplogrupos de DNAmít, que são utilizados como marcadores genéticos na identificação da origem etnogeográfica de cada indivíduo.

O melhor exemplo de reconstrução da evolução a partir do DNA mitocondrial foi dado, em 1987, pelo grupo de Allan Wilson, na Universidade da Califórnia. Eles estudaram RFLPs no DNA mitocondrial de 147 indivíduos de várias origens geográficas e elaboraram uma árvore filogenética, a qual apontava apenas um ancestral comum: o DNA mitocondrial de uma mulher

que teria vivido na África há cerca de 200 mil anos. Embora a metodologia estatística desse estudo tenha sido posteriormente criticada e a estimativa de idade reduzida para aproximadamente 150 mil anos, a hipótese do surgimento do homem moderno foi corroborada por diversos outros estudos, que caracterizando padrões de DNAmít em todas as populações humanas demonstraram que toda a sua variabilidade teria sido originada na África, a partir de uma única linhagem mitocondrial ancestral. Há aproximadamente 80-50 mil anos teriam iniciado as ondas migratórias das populações ancestrais e a colonização de todos os outros continentes. Esta hipótese é comumente conhecida como “Eva mitocondrial”.

As linhagens de DNA mitocondrial de todo o mundo dividem-se em três grandes conjuntos, os super-haplogrupos L1, L2 e L3. Os dois primeiros são especificamente africanos, enquanto o último ocorre em todos os continentes, mas pode ser dividido em haplogrupos típicos de populações africanas, européias, asiáticas e ameríndias.

A variabilidade de DNAmít nas populações asiáticas e nativo-americanas vem sendo extensivamente estudada. Estes estudos têm fornecido informações importantes sobre o povoamento das Américas. Acredita-se atualmente que a migração de populações asiáticas através do estreito de Bering durante a última era Glacial (cerca de 10-30 mil anos atrás) teria permitido o povoamento inicial das Américas. Os haplogrupos A, B, C e D, todos pertencentes ao super-haplogrupo L3, foram predominantemente encontrados nas tribos indígenas americanas já analisadas, o que suporta a hipótese de que as linhagens ancestrais destes haplogrupos deram origem a mais de 95% de todos os DNAmít nativo-americanos.



#### ATIVIDADE 4

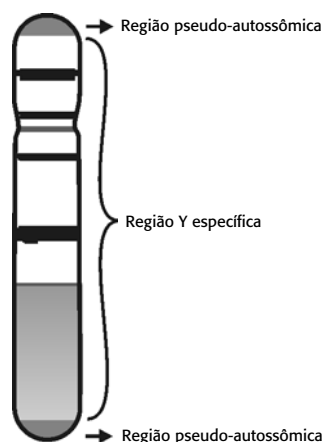
Que tal tentar obter mais informações sobre a “Eva mitocondrial”, esta fêmea que teria originado todos os haplogrupos de DNAmít dos humanos modernos? Utilize sistemas de busca da internet para encontrar artigos ou reportagens.

#### COMENTÁRIO

*Esta atividade não tem resposta e deve ser realizada no pólo.*

## POLIMORFISMOS DO CROMOSSOMO Y

O cromossomo Y humano tem três partes distintas (Figura 25.9): duas pequenas regiões, nas extremidades dos dois braços, chamadas regiões pseudautossômicas e que apresentam homologia (mesmos genes na mesma sequência) com o cromossomo X; e uma outra parte, que representa mais de 90% do cromossomo, é exclusiva do Y e não sofre recombinação. Os grupos de genes (haplótipos) são transmitidos de forma inalterada de pai para filho por gerações e gerações.



**Figura 25.9:** Principais locos do cromossomo Y.

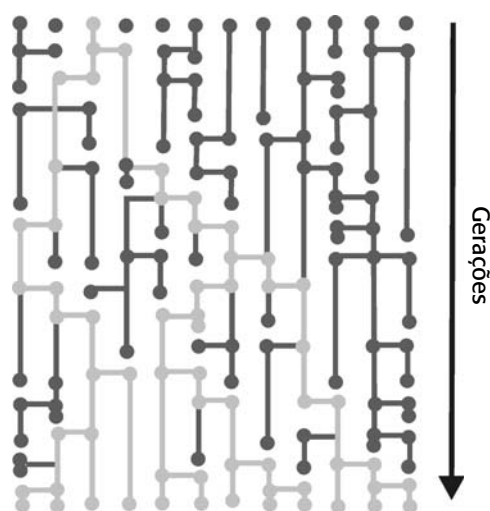
Para identificar os diferentes haplótipos, é necessário estudar polimorfismos de DNA no cromossomo Y e considerar que esses podem possuir velocidades evolutivas diferentes.

Os polimorfismos de evolução lenta, ou UEPs (do inglês *Unique Event Polymorphisms*), indicam eventos mutacionais únicos e podem ser de dois tipos: os que resultam da mudança de um só nucleotídeo da sequência do DNA (SNPs); e os decorrentes da inserção de uma sequência curta de nucleotídeos, um retroposon, em uma determinada posição no cromossomo. A identificação desses polimorfismos é muito útil para a reconstrução da história de migrações em populações humanas.

Um exemplo foi a comprovação de que a maioria dos indígenas das Américas descende de populações da área central da Sibéria, na Ásia (SANTOS *et al.*, 1999). O estudo de polimorfismos do cromossomo Y de ameríndios de 18 tribos, da Argentina até os Estados Unidos, permitiu identificar apenas um haplótipo na grande maioria deles. Esses dados reforçaram a noção de que os ameríndios das três Américas são provenientes da migração de uma única população asiática na qual esse haplótipo era o mais frequente (o “haplótipo fundador”).



Seria possível usar esse haplótipo para encontrar a população asiática de onde ele veio? Santos e colaboradores (1999) realizaram estudos genéticos em DNA de centenas de homens de inúmeras populações de todo o mundo, com ênfase especial em populações da Sibéria e da Mongólia, usando 30 UEPS do cromossomo Y humano. Estes autores descobriram que duas populações que habitam em regiões adjacentes na Sibéria Central eram mais similares aos ameríndios: os Ketis (da bacia do rio Yenissey) e os Altai (das montanhas Altai). Tais dados apontam para essa região siberiana como o berço mais provável dos ameríndios.



**Figura 25.10:** Genealogia baseada em marcadores no cromossomo Y. Em cada geração, alguns cromossomos Y são transmitidos para os filhos e outros são perdidos, o que significa que, após grande número de gerações, todos os cromossomos Y sobreviventes provavelmente serão descendentes de um único ancestral.

Os estudos filogeográficos que usam o cromossomo Y baseiam-se na teoria de que os haplótipos existentes hoje derivam de um haplótipo ancestral que estaria presente entre os primeiros *Homo sapiens* e que são, ainda hoje, encontrados em bosquímanos Kung, que vivem no sul da África. À medida que os homens migraram para novas regiões, o conjunto inicial de genes foi sendo alterado por mutações, o que gerou novos haplótipos, cada um comportando-se como uma linhagem evolutiva independente. Em geral, quanto mais antigo o haplótipo, maior sua distribuição geográfica.



### ATIVIDADE 5

Uma das mais importantes revistas de divulgação de pesquisas científicas é a *Nature*. No ano de 2003, esta revista teve vários artigos do volume 423 (19 de junho) dedicados às novíssimas descobertas sobre os genes e o papel do cromossomo Y na evolução do homem. Realize uma busca na internet e procure reportagens em português sobre essas descobertas.

### COMENTÁRIO

*Esta atividade deve ser realizada no pólo. Uma dica é o sítio <http://uvnt.universidadevirtual.br/ciencias/genetica/cromossomoy.htm>.*

## A COLONIZAÇÃO PRÉ-HISTÓRICA DO CONTINENTE AMERICANO

Sabe-se que entre 35 mil e 12 mil anos atrás, períodos de glaciação teriam feito o mar descer cerca de cinquenta metros do nível atual. A faixa de terra chamada Beríngia teria, assim, aflorado em vários momentos desse período, permitindo a passagem a pé da Ásia para a América. Em outros momentos, como no intervalo entre 15 mil e 19 mil anos atrás, o excesso de frio teria provocado a junção de geleiras ao norte da América do Norte, impedindo novamente a passagem de andarilhos. Nos últimos 12 mil anos, uma temperatura mais amena teria interposto o mar entre os dois continentes. Em vista disso, é tradicionalmente aceita a hipótese de migrações terrestres vindas do nordeste da Ásia, espalhando-se de norte a sul pelo continente americano.



**Figura 25.11:** Beríngia, faixa de terra conectando as regiões que hoje conhecemos como Rússia e Alasca.

Há considerável controvérsia sobre as datas e o número de ondas migratórias para o povoamento das Américas. Pesquisadores defendem a ocorrência de uma, duas, três e até mesmo quatro ondas migratórias distintas. O modelo mais aceito atualmente defende a existência de três ondas. Uma primeira, que teria ocorrido há 12 mil anos, composta por elementos mongolóides, ancestrais da maior parte dos americanos nativos atuais, tanto da América do Norte quanto das Américas Central e do Sul. Uma segunda onda migratória, que teria ocorrido há oito mil anos, teria sido representada pelos Na-Dene, e teria originado um grupo de populações nativas atuais restrito à costa noroeste dos Estados Unidos (formado pelos navajos, apaches, dentre outros). Por fim, uma terceira onda migratória teria ocorrido entre quatro e seis mil anos, representada pelos esquimós-aleutas, e teria originado os atuais habitantes das regiões periárticas.

No Brasil, os sítios arqueológicos da região de Lagoa Santa (município de Santana do Riacho, MG), onde foram encontrados restos humanos do que se convencionou chamar de "Homem de Lagoa Santa", têm despertado grande interesse na comunidade científica. Estudos morfométricos e craniométricos realizados nesses espécimes indicaram uma origem diferente daquela sugerida para as demais populações nativo-americanas. O Homem de Lagoa Santa parece não ter compartilhado o padrão "mongolóide" de formato craniano, característico das demais populações ameríndias, apresentando maior semelhança às características negróides encontradas em populações ancestrais do sul da Ásia e da Austrália. Assim, o bioantropólogo Walter Neves, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, e seus colaboradores sugerem a ocorrência de uma onda migratória "extra", anterior, responsável pela origem das populações pré-históricas de Lagoa Santa, perfazendo um total de quatro ondas.

Não se sabe o grau de inter-relação do "Povo de Lagoa Santa" com os demais ameríndios, tampouco se pode afirmar que esta inter-relação tenha ocorrido ou não. Uma vez que a forma mongolóide é predominante em todo o continente, inclusive entre os achados arqueológicos mais recentes (a partir de oito mil anos), acredita-se que essa população tenha sido extinta. Por outro lado, outros autores sugerem que tribos indígenas mais recentes, como os botocudos do planalto brasileiro, pudessem representar os descendentes atuais do "Homem de Lagoa Santa".

Acredita-se que, ao final do século XV, a população nativa na América Latina poderia perfazer um total de 35 milhões, sendo aproximadamente 2,4 milhões no território brasileiro. Entretanto, esses números são alvo de grande controvérsia. O que se sabe é que a maioria das várias etnias se localizava na região da Amazônia, Brasil Central e costa nordeste.

Os primeiros homens brancos a ficarem no Brasil foram quatro integrantes da frota de Cabral, e a eles seguiram, no período de 1501-1532, outros tantos “habitadores”, em sua maioria degredados, desertores ou náufragos. A partir do ano de 1532, novas levas de portugueses começaram a entrar maciçamente no Brasil, intensificando a ocupação, exploração e colonização do Brasil e, para tal, foram imprescindíveis as alianças entre os nativos (conhecedores da terra, do que plantar e quando colher) e os visitantes, que precisavam sobreviver a um ambiente novo, inóspito e tropical, para explorar suas riquezas.

Os primeiros brasileiros nasceram filhos de pai europeu e mãe ameríndia (o modelo di-híbrido). Este processo de miscigenação era intensificado pela imigração insignificante de mulheres portuguesas, além do costume vigente entre as tribos indígenas de oferecerem mulheres aos visitantes. A Coroa portuguesa, que tolerava relacionamentos entre portugueses e índias desde o início da colonização, passou a estimular casamentos entre eles, oficializados por um alvará de lei emitido em 4 de abril de 1755 pelo marquês de Pombal. A idéia era, aparentemente, a de povoar o Brasil, garantindo sua ocupação (PENA *et al*, 2000).



**Figura 25.12:** Modelo di-híbrido. Casal português e índia.

Não se sabe ao certo quando foi que o primeiro negro africano desembarcou no Brasil, mas não se descarta a possibilidade de ter havido algum, ou alguns, entre os tripulantes da esquadra de Cabral, uma vez que Portugal já comercializava escravos nas costas africanas antes de 1500. No entanto, os escravos africanos começaram a ser sistematicamente introduzidos na economia brasileira a partir da segunda metade do século XVI, provenientes de diversas colônias portuguesas na África. As levas de escravos africanos eram impressionantes, dada a necessidade de explorar as novas riquezas brasileiras: cana-de-açúcar, ouro, diamante e café, principalmente nas regiões nordeste e sudeste do país. Dados históricos sugerem que entre os anos de 1551 e 1850 (quando o tráfico de escravos foi teoricamente abolido) mais de 3,5 milhões de negros africanos haviam sido trazidos para o Brasil, principalmente, da costa ocidental da África.

O processo de miscigenação, que se iniciou com os índios já nos primeiros anos de ocupação, logo se estendeu aos escravos africanos, dando início ao modelo tri-híbrido da formação do povo brasileiro: de pai europeu (principalmente português) e mãe ameríndia ou africana. Estes três grupos viveram juntos, praticamente sem a presença de outros imigrantes europeus, até o início do século XIX. Entretanto, ainda em meados do século XVII, depois das guerras com a Holanda, alguns milhares de estrangeiros (holandeses, alemães e napolitanos) ficaram no norte do Brasil, e algumas centenas de holandeses aprisionados na África foram alocados nas terras e plantações do Rio de Janeiro. Nessa época, havia também alguns espanhóis no estado de São Paulo.



**Figura 25.13:** Modelo tri-híbrido. Homem português entre índia e negra.

O apogeu do processo imigratório europeu não ocorreu, como seria de se esperar, durante o período colonial. Nos primeiros dois séculos de colonização vieram para o Brasil cerca de 100 mil portugueses, com média de 500 imigrantes por ano. A descoberta das minas de ouro aumentou, no século XVIII, a imigração espontânea de aventureiros portugueses, que se espalharam com paulistas, baianos e fluminenses nos planaltos do interior. Estima-se que aproximadamente 500 mil portugueses tenham chegado ao país até 1808.

Após a abertura dos portos brasileiros às nações amigas, na segunda metade do século XIX, houve uma entrada maciça de populações de diversas partes do mundo. Portugal continuou a ser a principal fonte de imigrantes europeus, seguido pela Itália, Espanha, Alemanha, além de Japão, Síria e Líbano (IBGE, 2000). À medida que o número de escravos diminuía, a necessidade de trabalhadores livres aumentava, e a esperança de melhor salário, com as facilidades oferecidas pelos dirigentes das províncias brasileiras, atraía mais imigrantes estrangeiros. Assim, no período de 1872-1950, houve um aumento de 38 para 62% do contingente branco no Brasil.



**Figura 25.14:** Chegada de brancos europeus, sírios, libaneses e japoneses.

Esses diversos grupos de imigrantes distribuíram-se diferentemente pelos oito milhões e 500 mil quilômetros quadrados do território brasileiro. Cita-se, como exemplo, o estado de São Paulo, que recebeu o maior número de imigrantes, sendo grande parte de italianos, espanhóis, japoneses e alemães. O Rio de Janeiro recebeu um grande número de italianos e espanhóis, enquanto o Rio Grande do Sul e Santa Catarina receberam predominantemente alemães e alguns italianos.

Dados preliminares do Censo 2000, apurados pelo IBGE, mostram que o Brasil tem hoje uma população de 169.544.443 habitantes, distribuída pelas regiões Norte, Nordeste, Sudeste, Sul e Centro-Oeste. Assim, num espaço de tempo de 500 anos, o Brasil, além de permitir a manutenção de grupos humanos relativamente isolados (tribos indígenas e comunidades africanas remanescentes de quilombos), conseguiu abrigar uma multiplicidade de grupos populacionais de diferentes origens etnogeográficas, onde o fluxo gênico entre eles foi possibilitado e até mesmo incentivado.

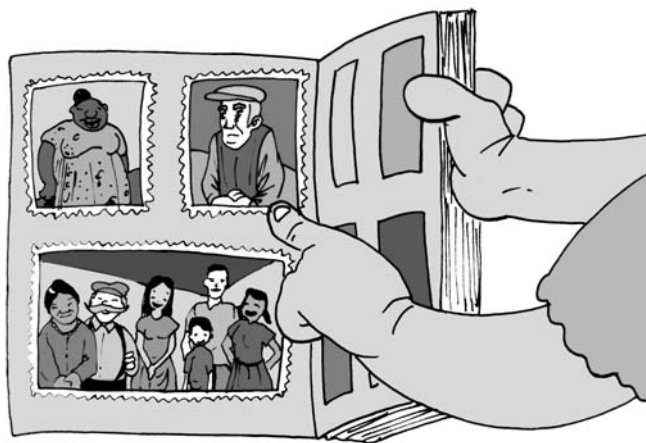
## **ANÁLISE DA VARIABILIDADE GENÉTICA DA POPULAÇÃO BRASILEIRA**

Grande parte dos estudos que tentaram caracterizar a diversidade genética dos brasileiros foi realizada em populações autóctones: ameríndios nativos, principalmente da região amazônica, ou em isolados populacionais remanescentes de antigos quilombos formados por descendentes africanos. A variabilidade genética dos brasileiros de pele branca, os descendentes dos colonizadores e imigrantes europeus, foi abordada em trabalhos que se concentraram em análises de sistemas protéicos convencionais e foram realizados, na sua maioria, nas regiões Norte e Sul do país.

O grupo do professor Sérgio Pena (Universidade Federal de Minas Gerais) decidiu mapear, em populações urbanas de brasileiros brancos, as distribuições espaciais das linhagens genealógicas ameríndias, européias e africanas que contribuíram para a composição da população brasileira em um contexto histórico. A fim de avaliar indivíduos com ampla distribuição geográfica no país, foram selecionadas 200 amostras de DNA de indivíduos distribuídos uniformemente entre as regiões Norte, Nordeste, Sul e Sudeste do Brasil. Os inúmeros avanços na caracterização

dos haplogrupos continente-específicos de populações africanas, asiáticas, européias e ameríndias fizeram com que a alocação de determinado haplótipo ou linhagem de DNAmit ou do Y em um desses grupos permitisse a identificação de sua origem geográfica ancestral.

Foram analisadas as contribuições maternas e paternas desses brasileiros, por meio da determinação da origem das linhagens mitocondriais e do cromossomo Y encontradas nas amostras de DNA. Os resultados encontrados corroboram os dados históricos e sociológicos a respeito da miscigenação direcional durante a formação da população brasileira atual. O estudo filogeográfico dos polimorfismos do cromossomo Y permitiram deduzir que a maioria das patrilinhagens brasileiras é de origem européia (90%), muito semelhantes aos padrões portugueses (CARVALHO-SILVA *et al.*, 2001). Ao contrário do revelado pelo estudo do cromossomo Y, as linhagens de DNA mitocondrial tiveram, para todo o Brasil, uma distribuição de origens geográficas bem mais uniforme: 33% das linhagens foram identificadas como ameríndias, 28% linhagens africanas e 39% européias. Uma alta variabilidade de haplótipos foi encontrada tanto em DNAs mitocondriais quanto em cromossomos Y, mas com variações consideráveis de região para região, o que corrobora a história de colonização de cada uma (PENA *et al.*, 2000).



**Figura 25.15:** Os ancestrais dos brasileiros brancos são índios e negros.



Os resultados confirmaram estudos sociológicos da união de homens europeus com mulheres índias e africanas. O fato de terem sido encontradas 33% de matrinhagens autóctones permite-nos calcular que cerca de 45 milhões de brasileiros possuem DNA mitocondrial originário de ameríndios. Em outras palavras, embora desde 1500 o número de nativos no Brasil tenha se reduzido a aproximadamente 10% do original (cerca de 2,4 milhões para 325 mil), o número de pessoas com DNA mitocondrial ameríndio aumentou dez vezes. Esta riqueza de perfis de DNAs mitocondriais nos brasileiros brancos faz da população urbana um rico reservatório de linhagens mitocondriais que poderiam ter sido perdidas com a dizimação de grande parte das etnias nativas da era pré-cabralina.



#### ATIVIDADE 6

Você entendeu a grande descoberta feita pelo grupo do Dr. Sérgio Pena em brancos brasileiros? Até a publicação de seu trabalho, a maioria das pessoas achava que por ser branco deveria ser obrigatoriamente descendente "puro" de europeus. Em outras palavras, estes indivíduos acreditavam que não tinham sangue de negros e muito menos de índios em suas ascendências. Como foi provado que os brasileiros brancos têm sangue de índios e negros na sua composição genética?

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

#### COMENTÁRIO

*Por meio dos estudos combinados de haplótipos mitocondriais e do cromossomo Y dos brancos brasileiros. Um brasileiro branco só é descendente de mãe européia se possuir haplótipos mitocondriais de linhagens maternas da Europa. Este não é o caso da maior parte dos brasileiros que possuem haplótipos de DNAm de índias e negras. Em relação aos haplótipos do cromossomo Y, apenas 10% não são de origem européia, indicando que os brasileiros brancos são descendentes de homens europeus que geraram filhos com mulheres negras ou índias.*

## CONCLUSÃO

Com base no estudo dos haplótipos de DNAs mitocondriais, os resultados demonstraram que a quase totalidade (provavelmente mais de 90%) das patrilinhagens dos brancos brasileiros é de origem européia, mais especificamente portuguesa, enquanto a maioria das matrinhagens (aproximadamente 60%) é de origem ameríndia ou africana.

Estes resultados evidenciam que a miscigenação contribuiu para a formação de um povo, e não de uma raça. A palavra “raça” perde o significado a partir do momento em que se prova que não há diferença entre as células do branco, do negro, do índio ou do amarelo. Com o povoamento dos continentes, o homem sofreu mudanças evolutivas para se adaptar às condições climáticas da época, e essas mutações foram herdadas por sua descendência.

Assim, se muitos “brancos” brasileiros soubessem que possuem o DNA mitocondrial de índios ou africanos e tomassem consciência do quanto é importante valorizar a riqueza genética que constitui o nosso povo, com certeza isto seria o prenúncio de um século XXI mais justo para todos.

## RESUMO

O homem moderno, *Homo sapiens*, migrou da África para a Ásia e desta para as Américas através do estreito de Bering. A análise de marcadores moleculares permite reconstruir essas rotas de migração por meio de amostras de DNA dos habitantes atuais. Os mais utilizados marcadores moleculares de linhagem são o DNA mitocondrial, de herança matrilinear, e o cromossomo Y, de herança patrilinear. Pesquisadores brasileiros determinaram que a população do Brasil apresenta uma contribuição preferencial de linhagens paternas européias e maternas indígenas e africanas.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Em um caso de paternidade, um possível herdeiro, fruto de uma relação não oficializada, requer uma herança do pai falecido. Considerando que a família do suposto pai não se opõe a fornecer amostras de sangue para confirmar ou refutar o parentesco, qual(is) amostra(s) deveria(m) ser essencial(is) nesta análise: avó paterna, avô paterno, tia por parte de pai, tio por parte de pai, meia-irmã por parte do pai e meio-irmão por parte do pai? Por quê?

---

---

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Se o rapaz for mesmo filho do pai falecido, ele e todos os seus parentes do sexo masculino devem ter os mesmos haplótipos do ancestral mais antigo da família paterna, neste caso do avô. Os haplótipos do DNAMit são herdados da mãe do rapaz.*

2. Em um terremoto na cidade de Klobe, Japão, várias famílias morreram tragicamente. Os peritos em Medicina Forense precisaram identificar os corpos. Que tipo de ajuda os parentes deveriam fornecer aos peritos para análises de haplótipos de DNAMit e cromossomo Y?

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Os parentes dos casais das famílias podem fornecer amostras de sangue e informações sobre a relação de parentesco das vítimas. Desta forma, é possível identificar as heranças matrilineares e patrilineares esperadas para cada pessoa falecida.*

### **AUTO-AVALIAÇÃO**

Você ficou com vontade de saber se tem sangue índio nas suas veias? É, na verdade somos todos primos, como dizia a personagem Lilo, do desenho animado *Stich*, o filme, da Disney. Talvez esse sentimento de parentesco nos ajude a conviver melhor uns com os outros. Caso você realmente queira saber mais sobre suas origens, procure na internet os grupos de pesquisadores brasileiros de evolução humana e ofereça uma amostra de sangue como voluntário. Quem sabe você é descendente de um rei africano ou de um grande cacique indígena?... Para aprofundar este assunto, busque na rede informações adicionais sobre a evolução do homem no Brasil.

### **INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Na próxima aula, você vai estudar os conceitos de evolução gradual e equilíbrio pontuado. Vai descobrir como distinguir as duas hipóteses e relacionar seus principais defensores. Até lá!

# Controvérsias evolutivas III. Gradualismo e equilíbrio pontuado

## AULA 26

### Metas da aula

Definir gradualismo e equilíbrio pontuado e oferecer os argumentos que apóiam cada hipótese.

## objetivos

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

- Apresentar os conceitos de evolução gradual e equilíbrio pontuado.
- Distinguir as duas hipóteses e relacionar seus principais defensores.

### Pré-requisitos

Para acompanhar esta aula, é importante que você tenha claros os conceitos de micro e macroevolução (Aula 1, Evolução), da Teoria Evolutiva de Darwin e da Teoria Sintética da Evolução, apresentados, respectivamente, nas Aulas 3 e 4 desta disciplina.

## INTRODUÇÃO

### EQUILÍBRIO PONTUADO

É um padrão observado em muitas linhagens no registro fóssil, no qual um longo período de estase é quebrado por um curto período de mudanças rápidas. Em alguns casos, as modificações rápidas estão associadas a eventos de especiação.

### GRADUALISMO

É a proposição de que grandes alterações em caracteres fenotípicos evoluíram por meio de diversos estados intermediários ligeiramente diferentes.

Nesta aula, você vai ser apresentado as hipóteses rivais dos processos de especiação micro e macroevolutivo, que têm sido popularmente conhecidas por **GRADUALISMO** e **EQUILÍBRIO PONTUADO**. Os gradualistas esperariam que uma espécie acumulasse modificações estruturais mesmo em um ambiente mais ou menos estável, enquanto que os pontualistas esperariam que uma espécie permanecesse em equilíbrio estrutural, a menos que o ambiente mudasse significativamente. Central às duas visões está o fato de que o ambiente, embora estável em ampla escala por períodos razoáveis de tempo, oscila continuamente e, portanto, pressiona sem parar cada indivíduo.

## O DESENVOLVIMENTO DAS IDÉIAS EVOLUTIVAS

O livro de **Charles Darwin**, *On the origin of species by means of natural selection*, esgotou-se em um único dia ao ser publicado em novembro de 1859. O fervor criado pela Teoria da Evolução de Darwin continua até o presente, tendo afetado não apenas a Biologia como também os fundamentos filosóficos da sociedade ocidental.



**Figura 26.1:** Darwin em três fases de sua vida: moço, meia-idade e idoso.

Um ponto importante da Teoria de Darwin é a convicção de que a evolução prossegue através da acumulação de pequenas modificações hereditárias e não de grandes mudanças bruscas, e de que as forças seletivas atuam no indivíduo. Além disso, foi de Darwin a argumentação de que a evolução acontece sem um plano: os traços hereditários são acumulados ao acaso e a seleção natural age segundo as condições ambientais predominantes.

Por certo, Darwin não estava a par dos mecanismos de herança genética, uma vez que o trabalho de Gregor Mendel não foi anunciado até 1866 e não recebeu ampla divulgação até início do século XX. No entanto, Darwin percebeu que, de alguma maneira, mudanças discretas ou mutações que afetam a morfologia e outros aspectos da biologia de um animal, como seu comportamento, ocorriam nos indivíduos e eram herdadas.

Darwin imaginou que a variação dentro de uma espécie proporcionava o arcabouço sobre o qual a seleção podia operar para produzir novas espécies. A evolução foi vista como progredindo não apenas através da eliminação de caracteres desnecessários, mas também pela seleção de variações acumuladas ao acaso (aparecimento de novos caracteres por mutação ou recombinação). Novos atributos não surgiam da necessidade, como postulado por Lamarck, mas sim por meio da atuação contínua da seleção natural sobre o acúmulo de variações nos indivíduos de uma espécie.

Embora o volumoso trabalho de Darwin tenha levado à rápida aceitação científica da evolução, sua teoria da seleção natural encontrou resistência. Foi apenas na década de 1930 do século XX que as evidências acumuladas, especialmente no recém-desenvolvido campo da Genética de Populações, levaram a comunidade científica a dar suporte à seleção natural. A fusão da teoria da seleção de Darwin com a teoria genética é conhecida como Teoria Sintética da Evolução, nome criado por **JULIAN HUXLEY** no livro *Evolution: the modern synthesis*.

Muitos livros apresentaram dados de que mutações pontuais e recombinação genética são a fonte de variação, e de que a evolução (mudanças na frequência gênica) geralmente prossegue em passos curtos, como resultado da seleção natural agindo na variação genética. Tais processos eram considerados suficientes para explicar a origem das espécies se atuassem por tempo prolongado. Esta concepção do processo evolutivo é atualmente denominada microevolução.



**SIR. JULIAN  
SORELL HUXLEY  
(1887 – 1975)**

Biólogo britânico, autor de livros sobre ciências, irmão do escritor Aldous Huxley e neto de outro biólogo, T. H. Huxley. Foi o primeiro Diretor Geral da Unesco e fundador da WWF (*World Wildlife Fund*). Escreveu livros de cunho popular, entre eles: *Essays of a biologist* e *Evolution: the modern synthesis*. Recebeu o título de cavaleiro da monarquia, *Sir*, em 1958.



Lembrou-se da diferença entre micro e macroevolução? Vimos, na Aula 1 desta disciplina, que microevolução resulta do acúmulo de pequenas alterações nas frequências dos genes em determinada população e seus efeitos na forma, ou fenótipo, dos organismos que constituem esta população ou espécie. Outra definição seria a que se refere a qualquer mudança evolutiva abaixo do nível específico. Já a macroevolução decorre de grandes mudanças, e é usada em referência a qualquer mudança evolutiva no ou acima dele de espécie.

A hipótese (gradualismo) de que a evolução prossegue através da acumulação lenta de pequenas mutações genéticas e/ou recombinação gênica tem sido contestada por vários biólogos que argumentam que a especiação observada no registro fóssil não parece ser gradual, e que novas espécies podem aparecer repentinamente. Dando suporte a este ponto de vista, está o fato de que as modificações graduais ou a transição de uma espécie para outra em geral faltam no registro fóssil. Existe com frequência uma lacuna entre formas reconhecidamente aparentadas, porém distintas.

Com efeito, nos raros casos em que uma espécie é representada por uma longa sequência de fósseis, suas características, quase sempre, mostram variação, mas não uma mudança direcional, como esperada, se a seleção natural estivesse operando. Mais do que progredir através do acúmulo constante de pequenas modificações na estrutura, na fisiologia e no comportamento, a evolução parece alternar-se entre períodos de rápida modificação e períodos nos quais pouca ou nenhuma mudança ocorre (**ESTASE**).

#### ESTASE

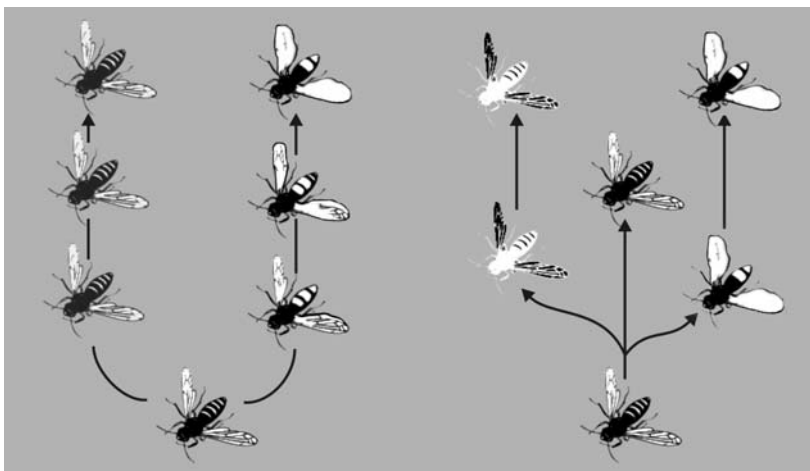
Estase é definida aqui como um longo período sem modificações evolutivas.

O equilíbrio pontuado explicaria a existência de espécies reconhecíveis ao longo do tempo. Se espécies aparecem repentinamente através de súbitos ajustes estruturais genéticos, e então permanecem em equilíbrio estável até a próxima pontuação; então, essas espécies representam entidades distintas com estruturas e períodos de existência definidos.

Esta controvérsia entre as duas hipóteses está ilustrada na **Figura 26.2**. Durante o processo de especiação, uma nova espécie diverge como uma pequena população isolada da sua espécie parental. De acordo com o modelo gradualista, as espécies descendentes de um ancestral comum, assim que adquirem adaptações únicas, divergem mais e mais em sua morfologia. Os proponentes do modelo do equilíbrio pontuado



acreditam que uma nova espécie se altera muito quando se separa de sua linhagem parental e, depois, se modifica minimamente para o resto de sua existência.



**Figura 26.2:** Ilustração dos resultados da evolução por ambas as hipóteses, gradualismo e equilíbrio pontuado.

## GRADUALISMO

Um dos mais difíceis assuntos da Biologia Evolutiva, ainda um tema polêmico, é o fato de Darwin ter estado ou não certo quando argumentou que a evolução se processa por pequenas mudanças sucessivas. O principal problema reside no fato de que vários táxons superiores (por exemplo: o filo animal, ordens de insetos e de mamíferos) serem muito diferentes e não estarem conectados por estados intermediários.

O termo *gradualismo* tem sido utilizado em dois sentidos distintos. O primeiro é o sentido que o próprio Darwin originou: a evolução acontece de forma gradual. Assim, a diferença entre organismos evoluiu por meio de formas intermediárias que atuaram como inúmeras pequenas etapas entre um organismo e outro. O oposto de evolução gradual é evolução em saltos ou **SALTACIONISMO** (grandes diferenças evoluíram por saltos, sem intermediários entre os estados ancestrais e os descendentes). Darwin foi obrigado a postular que as formas intermediárias haviam sido extintas e a admitir que o registro fóssil fosse extremamente incompleto, visto que se desconheciam (e permanecem desta forma até o presente) formas intermediárias para diversos organismos vivos e linhagens fósseis.

### SALTACIONISMO

É a crença de que a mudança evolutiva resulta da origem repentina de um novo tipo de indivíduo que se torna genitor de um novo tipo de organismo. A palavra *saltation*, em inglês, pode ser interpretada como ‘pulo’, uma alteração mutacional, geralmente de grande magnitude, em um ou mais caracteres fenotípicos. Saltacionismo NÃO é, absolutamente, sinônimo de equilíbrio pontuado!

A gradualidade da evolução darwiniana tem pouca relação com a velocidade ou o ritmo da evolução; é um modo de alteração que depende do fenômeno populacional. A gradualidade diz respeito às mudanças nos organismos, provavelmente genéticas, entre duas gerações consecutivas (essas alterações estariam dentro da faixa de variação normal observada nas populações modernas). As alterações morfológicas podem surgir geologicamente de forma rápida, ainda que gradual.

#### ORTOGÊNESE

É a hipótese contraditória de que trajetórias lineares em evolução são causadas por um princípio finalista intrínseco. Captou? Em outras palavras, a evolução seria direcionada...

#### GRADUALISMO FILÉTICO

É um modelo de evolução no qual as alterações nos caracteres ocorrem de forma lenta, constante, gradual e sem qualquer associação com especiação. Foi proposto pelos cientistas que descreveram a hipótese do equilíbrio pontuado.

O segundo sentido de "gradualismo" é o de que as velocidades evolutivas são geologicamente lentas, constantes e comumente **ORTOGENÉTICAS**. O oposto seria a evolução quântica (alterações morfológicas rápidas em uma escala geológica). Este segundo sentido é equivalente ao **GRADUALISMO FILÉTICO** denominado por N. Eldredge e S. Gould (ELDREDGE & GOULD, 1972). Esta não é a maneira como Darwin utilizou o termo gradualismo, embora alguns evolucionistas pós-Darwin o tenham feito.



Charles Darwin não era um gradualista filético!

Eldredge e Gould, em seu primeiro artigo (1972), descreveram o conceito de gradualismo filético (GF) para contrastá-lo com a hipótese do equilíbrio pontuado. Eles definiram gradualismo filético de acordo com os seguintes preceitos:

- (1) Novas espécies surgem pela transformação de uma população ancestral em seus descendentes modificados.
- (2) A transformação é uniforme e lenta.
- (3) A transformação envolve um grande número de indivíduos, normalmente toda a população ancestral.
- (4) A transformação ocorre sobre grande parte ou toda a ocorrência geográfica da espécie ancestral.

Essas afirmações implicam várias consequências, duas das quais são especialmente importantes para paleontologistas: (1) idealmente, o registro fóssil para a origem de uma nova espécie deve consistir em uma longa sequência contínua de formas intermediárias ligando os ancestrais com seus descendentes; (2) quebras morfológicas em uma dada sequência filética devem ser devidas a imperfeições no registro fóssil (ELDREDGE e GOULD 1972).

Darwin não acreditava que a especiação era uniforme (preceito #2 do GF), já que descrevia a seleção natural como "intermitente" e "irregular" e também enfatizava que a história evolutiva de uma espécie é caracterizada por estase pontuada com mudança. A evolução, para Darwin, não seguia continuamente, visto que cada espécie permanecia inalterada por longos períodos. Da mesma forma, ele não pensava que a especiação envolvia toda a população (preceito #3 do GF) em ampla ocorrência geográfica (preceito #4 do GF), pois dizia: "somente em poucos habitantes da mesma região". Assim, Darwin não é o pai do GF. De fato, a visão evolutiva de Darwin é totalmente oposta ao GF, já que ele não acreditava nas duas consequências do gradualismo filético listadas por Eldredge e Gould.

É certo que Darwin pensa que a evolução a partir de ancestrais comuns produziria uma sequência gradual de formas intermediárias. Em contraste, não acreditava que o registro fóssil "deve consistir em uma longa sequência contínua de formas intermediárias ligando os ancestrais com seus descendentes", como Eldredge e Gould falsamente pretenderam na consequência #1 do GF. Darwin escreveu enfaticamente e com notada frustração que "nós não temos o direito de esperar encontrar, em nossas formações geológicas, um

número infinito destas sutilmente distintas formas transicionais, as quais, em nossa teoria, conectaram todas as espécies passadas e presentes do mesmo grupo em uma longa e ramificada cadeia da vida. Nós deveríamos apenas procurar por poucos laços e, desta forma, certamente os acharemos – alguns mais distantemente, outros mais proximamente relacionados; e esses laços poderiam ser classificados, por muitos paleontologistas, como espécies distintas.” (Darwin, 1872; *On the origin of species*, capítulo 10: *On the imperfection of the geological record*).

O primeiro sentido lida com a maneira como a evolução ocorre, o segundo trata do ritmo do processo evolutivo. Esta diferença foi apontada por diversos cientistas proeminentes. O trabalho de **ERNST MAYR** no processo de especiação peripátrica serviu de base para a formulação da hipótese do equilíbrio pontuado. Em seu livro *Um argumento extenso* (*One long argument*) de 1997, Mayr afirma: “entender a independência da gradualidade e da velocidade evolutiva é importante para avaliar a hipótese do equilíbrio pontuado”.



**ERNST MAYR (1904 – )**

É um dos destacados biólogos evolutivos do século XX. Seu trabalho contribuiu para a revolução conceitual que teve como consequência a síntese da genética mendeliana e da evolução darwiniana. Mayr postulou o mais utilizado conceito de espécie (veja a Aula 22, Especiação). Sua teoria de especiação peripátrica tornou-se amplamente aceita como um dos modos padrões de especiação e é a base do equilíbrio pontuado. Além disto, seus escritos refletem não somente excelência técnica em assuntos biológicos, mas também amplo e profundo conhecimento dos assuntos filosóficos envolvidos.

Especiação peripátrica (*peri* = perto, *patric* = lugar; uma pequena população isolada no limite de uma população maior); especiação alopátrica por peripatria ou “efeito fundador” ocorre quando há formação de uma colônia periférica a partir da população original, por dispersão e, após várias gerações, isolamento reprodutivo. É comum em eventos de colonização de ilhas a partir do continente.

Neste caso, a diferenciação se dá mais acentuadamente na colônia-filha, com menor número de indivíduos. Segundo Mayr, a evolução em uma espécie de ampla distribuição é provavelmente um processo lento, porque o conjunto gênico co-adaptado resiste à mudança e porque o fluxo gênico (migração) entre as suas populações se opõe à divergência.

Os argumentos utilizados pelos gradualistas contemporâneos em defesa desta hipótese são baseados:


1. na real existência, para alguns taxa, de intermediários entre espécies atuais e extintas;
2. em considerações funcionais a respeito da intrincada e harmoniosa construção dos organismos. Darwin acreditava que se um caráter evolui, a seleção natural deve causar alterações compensatórias nos caracteres com funções interativas, equilibrando o dano da mutação;
3. nos efeitos adaptativos das mutações. Muitas mutações discretas (por exemplo, cor do olho ou forma de asa em *Drosophila*) apresentam efeitos pleiotrópicos diversos (no exemplo de

*Drosophila* essas mutações afetam a forma da espermateca – parte do sistema reprodutivo das fêmeas – diminuindo sua viabilidade);

4. na genética das diferenças das espécies: a impossibilidade de cruzamento entre espécies distintas (por não deixarem descendentes férteis) impede a determinação do número e do efeito fenotípico dos genes que resultam nas diferenças fenotípicas entre taxa mais primitivos.

#### ATIVIDADE 1

Confronte gradualismo darwiniano com gradualismo filético.



---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

#### RESPOSTA

*Darwin não acreditava que a especiação fosse uniforme; não pensava que a especiação envolvesse toda a população, nem mesmo em ampla ocorrência geográfica (três dos preceitos do gradualismo filético).*

## EQUILÍBRIO PONTUADO

Em 1972, **NILES ELDREDGE** e **STEPHEN JAY GOULD** publicaram sua hipótese do equilíbrio pontuado ou intermitente. Eles observaram que, na história de muitas linhagens fósseis, períodos longos, sem alterações – chamados estase – eram quebrados por curtos momentos de modificações rápidas, que não podiam ser observadas nos fósseis devido à sua velocidade, e que estes períodos menores estavam associados a eventos de especiação. Eles excederam tais observações, inferindo que a maior parte das alterações morfológicas ocorreu durante eventos de especiação.



**STEPHEN JAY GOULD**  
(1941 – 2002)

Foi, provavelmente, o biólogo mais famoso do último quarto do século XX. Por mais de 30 anos, Gould trabalhou em Harvard como professor de Geologia, Biologia, Zoologia, Paleontologia e História da Ciência, bem como curador da seção de paleontologia de invertebrados do Museu de Zoologia Comparativa (*Museum of Comparative Zoology*) dessa instituição. A forma como se impôs na cultura popular é surpreendente. Gould deu sua maior contribuição à Ciência sendo o principal orador a favor da teoria evolutiva; seus trabalhos populares estão distribuídos por mais de vinte livros publicados durante sua carreira. Há inúmeros registros de entrevistas suas em vídeo, e é impressionante a série de mais de 300 ensaios na *Natural History Magazine*, que publicou todos os meses, desde os anos setenta até pouco antes de falecer, em 2002. Suas afirmações muitas vezes lhe renderam inimigos, como, por exemplo, quando afirmou que: “Os humanos não são o resultado final de um previsível progresso evolutivo, ao contrário, são um adendo cósmico e fortuito, um minúsculo gravetinho da gigantesca árvore da vida que, caso nascesse de novo da mesma semente, certamente não faria brotar de novo este graveto” (*Humans are not the end result of predictable evolutionary progress, but rather a fortuitous cosmic afterthought, a tiny little twig on the enormously arborescent bush of life, which if replanted from seed, would almost surely not grow this twig again*).



**NILES ELDREDGE**  
(1944 – )

Conhecido biólogo evolucionista e paleontólogo, autor de dezenas de livros para crianças, adultos, estudantes, cientistas e o público em geral. Os assuntos sobre os quais escreve variam de trilobitas (uma classe antiga de artrópodos) a padrões de extinção; de evolução a biodiversidade. Em seu curso de graduação, Niles inicialmente estudava latim, quando conheceu uma monitora de Antropologia (que veio a se tornar sua esposa) e mudou de curso. Atualmente é o curador de paleontologia de invertebrados do Museu Americano de História Natural (*American Museum of Natural History*). Durante seu doutoramento na Universidade de Columbia, ele e Gould fizeram as descobertas que culminaram com a publicação do artigo sobre o equilíbrio pontuado. Certa vez, afirmou que: “Não é tão duro quando você é apaixonadamente interessado por alguma coisa (*If you are passionately interested in something, it's not hard*)”.

#### ANAGENÉTICA

Diz-se de uma mudança evolutiva ocorrendo dentro de uma espécie, entre eventos de especiação; mudanças em uma espécie ao longo do tempo. É geralmente aplicada a fósseis.

#### CLADOGENÉTICA

Diz-se de mudanças evolutivas que ocorrem durante os eventos de especiação. Cladogênese significa divisão de uma espécie em duas (do grego, *origem do ramo*; expressão que seria sinônimo de especiação). Assim como anagenética, é geralmente aplicada a fósseis.

Outra extrapolação derivada por Eldredge e Gould foi afirmarem que a maioria das espécies não se modificou muito durante a maior parte de suas vidas (diversos milhões de anos) e que quando houve modificações evolutivas, boa parte era **CLADOGENÉTICA** (ocorrendo durante eventos de especiação) em vez de **ANAGENÉTICA** (ocorrendo dentro de uma espécie).

As afirmações de Eldredge e Gould contradizem o gradualismo darwiniano, iniciando uma controvérsia que persiste até hoje. Seu efeito positivo foi o revigoramento da Paleontologia (lembre-se de que ambos possuem esta formação científica!), demonstrando que essa área de estudos revela padrões não previstos por processos microevolutivos, e que tinha contribuições singulares a fazer. Seu efeito negativo foi o exagero de diferenças entre os neontólogos e os paleontólogos, inibindo sua comunicação.

A hipótese do equilíbrio pontuado (EP) equipa os paleontólogos com uma explicação para os padrões que eles encontram no registro fóssil. Esse padrão inclui o característico surgimento abrupto de novas espécies, a relativa estabilidade da morfologia em espécies amplamente disseminadas, a distribuição de formas transicionais (quando estas são encontradas), as diferenças aparentes na morfologia entre espécies ancestral e filha, além do padrão de extinção das espécies.

As características principais do EP são:

- A Paleontologia deve se basear na Neontologia (estudo de espécies viventes ou recentemente extintas).
- A maior parte dos eventos de especiação ocorre por cladogênese.
- A maior parte dos eventos de especiação ocorre por especiação peripátrica.
- Espécies amplamente distribuídas modificam-se lentamente durante seu tempo de existência;
- As espécies-filhas desenvolvem-se em região geograficamente limitada.
- As espécies-filhas desenvolvem-se em limitada extensão estratigráfica, que é pequena em relação ao tempo total de existência da espécie ancestral;
- A amostragem do registro fóssil revela determinado padrão de estase para a maioria das espécies. O aparecimento repentino de novas espécies derivadas é consequência de sucessão ecológica e dispersão;

- As mudanças adaptativas nas linhagens ocorrem, na maior parte das vezes, durante períodos de especiação.
- As tendências adaptativas acontecem através de um mecanismo de seleção de espécies.

O EP depende do estudo de espécies modernas para seus princípios; isso ocorre porque o registro fóssil é incompleto. Essa imperfeição tem muitos fatores contribuintes. Os processos geológicos podem causar confusão ou erro, já que a velocidade de deposição de sedimentos pode variar, a erosão pode provocar o desaparecimento de algumas camadas, a compressão pode transformar os fósseis em um lixo irreconhecível, e vários outros motivos pelos quais um determinado registro fóssil acabe tornando-se o equivalente a um livro parcialmente queimado, totalmente desencadernado, do qual algumas páginas foram possivelmente embaralhadas e poucas permaneceram nas posições corretas. Além da Geologia, existe a Tafonomia – estudo de como os organismos tornam-se preservados como fósseis. Aqui, outros fatores importantes estão envolvidos. As partes duras dos organismos fossilizam preferencialmente. As condições sob as quais até mesmo essas partes se fossilizam são bastante especiais. Tudo isso resulta em uma distribuição fortemente distorcida sobre as partes dos organismos que são fossilizadas e afeta o reconhecimento das características morfológicas que estarão disponíveis para uso na classificação das paleoespécies (espécies derivadas do estudo de fósseis).

A questão geográfica entra nisso como consequência do fato de as linhagens atuais ocuparem nichos ecológicos que estão ligados a certas características geográficas de fossilização. Esses estudos indicam a importância da consideração das interações entre as espécies e as condições geográficas nas predições da distribuição e abundância de espécimes transicionais. Ainda que Eldredge e Gould reconheçam que os processos geológicos contribuem para a existência de "lacunas" no registro fóssil, afirmam que o EP é notadamente a causa mais importante a ser considerada.



### ATIVIDADE 2

Qual a importância do registro fóssil na construção das hipóteses sobre a origem da diversidade de espécies?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Todas as hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies foram formuladas principalmente com dados de morfologia e divergem quanto à forma como analisam o acúmulo de mutações. O registro fóssil é a única maneira de acessar a morfologia das espécies que viveram no passado. Apesar disto, deve-se tomar muito cuidado com as conclusões derivadas do estudo de fósseis devido às dificuldades geológicas e tafonômicas da sua preservação.*

## EQUILÍBRIO PONTUADO: A HIPÓTESE E SEUS CRÍTICOS

A Teoria Sintética da Evolução possui menos componentes propensos a má interpretação e crítica do que a hipótese do equilíbrio pontuado. Em alguns casos, afirmações dos próprios autores, Niles Eldredge e Stephen Jay Gould, podem suscitar desconfianças e agirem como opositoras de si mesmas.

O modelo pontuado de Eldredge e Gould foi muito publicado, mas, ironicamente, enquanto a hipótese foi desenvolvida especificamente para justificar a ausência de variedades transicionais entre as espécies, seu maior efeito parece ter sido o de haver chamado mais atenção para as lacunas no registro fóssil. Quando Eldredge aventou a questão com um grupo de escritores científicos, há alguns anos, suas conclusões foram amplamente reproduzidas e chegaram inclusive à primeira página do jornal inglês *The Guardian Weekly*; todavia, foi a ausência de formas transicionais que chamaram atenção, em particular do repórter, que intitulou o artigo de “Missing believed non-existent” (Ausência, acreditada como não-existente).



**RICHARDS DAWKINS** foi apelidado de “o menino mau do evolucionismo” devido ao seu espírito combativo em defesa do darwinismo. Valeu-se de sua inteligência e objetividade brilhantes para defender a Teoria da Evolução de Darwin e explicar as controvérsias criadas pelos criacionistas e pelos defensores de outras teorias evolutivas.

No seu livro *O relojoeiro cego*, Richard Dawkins disserta sobre o equilíbrio pontuado:

“Esta nova hipótese –equilíbrio pontuado – é a proposta feita pelos cientistas para lidar com o embaraço provocado pelo registro fóssil, de um modo geral, que se mostra na atualidade da mesma forma como foi encontrado em 1859, mesmo tendo-se em vista as “caçadas” intermitentes que lhe são feitas pelos especialistas. O que precisa ser dito agora, alto e bom som, é a verdade: que a teoria do equilíbrio pontuado reside solidamente dentro da síntese neodarwiniana. Sempre residiu. Levará tempo para corrigir o dano causado pela retórica excessiva, mas ele será corrigido” (DAWKINS, 1986).

## CONCLUSÃO

As três hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies, gradualismo, saltacionismo e equilíbrio pontuado, foram formuladas sobretudo com dados de morfologia e divergem principalmente quanto à forma como vêm o acúmulo de mutações (a velocidade evolutiva). Elas são utilizadas para explicar a diversidade da vida nos vários níveis hierárquicos, de espécies a filos e reinos.

A teoria do saltacionismo, que tem sido desacreditada pela nova Genética Molecular, estabelece que os **BURACOS FENOTÍPICOS** existam porque os intermediários nunca existiram, já que as espécies se originariam por meio de alterações drásticas (macromutações) que alterariam, e muito, o fenótipo gerando novas espécies.



**RICHARDS DAWKINS  
(1941– )**

Foi aluno do New College, Oxford, e é um dos mais importantes pensadores da biologia evolucionista moderna. É formado em Zoologia. Nasceu e foi criado na África, em uma das mais impressionantes paisagens da terra. Dawkins foi para a Inglaterra em 1949, estudou biologia na Universidade de Oxford e graduou-se em 1962, onde ele permaneceu para realizar seu doutoramento orientado pelo eminente etólogo (biólogo que explora e explica a natureza do comportamento animal) dinamarquês Niko Tinbergen. Após breve período (1967-1969) na Universidade da Califórnia, em Berkeley, Dawkins retornou a sua instituição de origem, o New College, onde finalmente tornou-se membro permanente (ele ainda ensina lá).

### BURACOS FENOTÍPICOS

São uma grande descontinuidade de fenótipos em alguns grupos de animais; é a nomenclatura referente à falta de intermediários fenotípicos. Como exemplo, temos a ausência destes intermediários entre as baleias e os demais mamíferos, ou entre as plantas vasculares e as briófitas. Outro exemplo, paleontológico, é que não foi encontrado até hoje qualquer fóssil que representasse o ancestral comum das linhagens de humanos, gorilas e chimpanzés: o famoso “Elo perdido”.



### ATIVIDADE 3

Compare saltacionismo com equilíbrio pontuado.

---

---

---

---

---

### RESPOSTA

*Embora Eldredge e Gould não tenham especificado um mecanismo genético para o equilíbrio pontuado (EP), ele definitivamente não é uma teoria saltacional de evolução. O EP não requer mutações em grande escala, como o saltacionismo.*

Outros consideram que o acúmulo de mutações é gradual, gerando vários fenótipos intermediários. No entanto, esses intermediários nunca serão descobertos porque o registro fóssil é muito incompleto. Gradualistas e idealizadores do equilíbrio pontuado utilizam este argumento, mas divergem quanto às taxas de evolução, ou seja, a velocidade com que ocorre a diversificação de espécies. Veja o resumo das principais diferenças no Quadro 26.1.

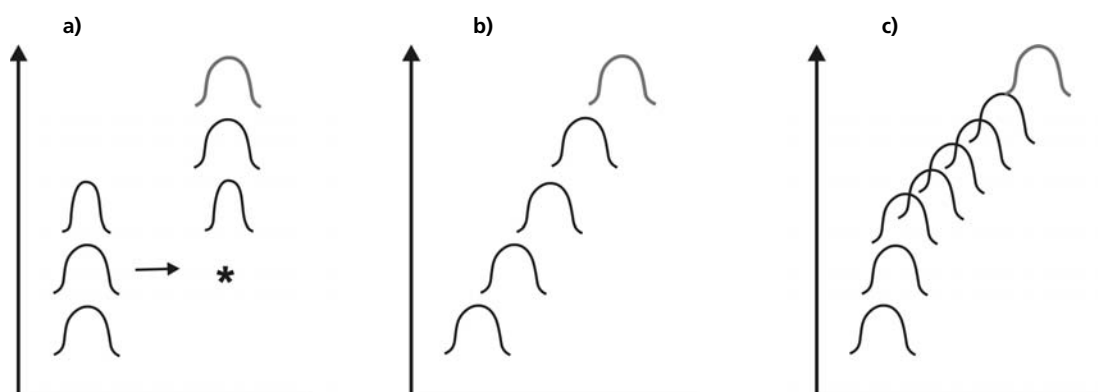
Quadro 26.1: Gradualismo x equilíbrio pontuado

#### Gradualismo darwiniano

- A unidade de **seleção** é o INDIVÍDUO.
- Novas espécies surgem pela transformação da população ancestral em seus descendentes modificados.
- A transformação envolve apenas alguns membros da população ancestral.
- A transformação é lenta e contínua (gradual).
- As espécies evoluem como resultado da competição pelo alimento e privilégio reprodutivo de seus membros bem-sucedidos contra rivais.
- O registro fóssil que descreve as origens de novas espécies deveria incluir formas intermediárias, ligando o ancestral e os descendentes.
- As quebras na sequência filética são devidas a imperfeições no registro fóssil.

#### Equilíbrio pontuado

- A unidade de **seleção** é a ESPÉCIE.
- A Paleontologia deve se utilizar também da Neontologia.
- A maior parte da especiação se dá por cladogênese e via especiação peripátrica.
- As espécies de grande distribuição geralmente mudam lentamente durante seu tempo de existência.
- As espécies derivadas geralmente aparecem em uma região geograficamente limitada e/ou em uma extensão estratigráfica restrita.
- A amostragem do registro fóssil revela um padrão de estase para a maioria das espécies, com aparecimento repentino de novas espécies derivadas como consequência de sucessão ecológica e dispersão.
- As mudanças adaptativas nas linhagens ocorrem, na maior parte das vezes, durante períodos de especiação.
- As tendências adaptativas se dão através de mecanismos de seleção de espécies.



**Figura 26.3:** Comparação gráfica das três hipóteses que consideram lacunas nas linhagens fósseis (morfologia) ao longo do tempo. (a) Saltacionismo ou macromutação: uma única mudança (representada por um asterisco) em um único indivíduo altera a morfologia dos fósseis descontinuamente. Seus descendentes variam em torno da nova morfologia e substituem a forma ancestral; (b) gradualismo darwiniano: os caracteres mudam continuamente e todas as formas intermediárias deveriam deixar registro fóssil; (c) equilíbrio pontuado: a média de um caráter quantitativo se altera gradualmente, mas de forma tão rápida que os estágios intermediários podem não ser recuperados nos registros fósseis.

Em recente revisão de diversos artigos científicos, para testar a hipótese evolutiva mais adequada à realidade, concluiu-se que: 1) as evidências paleontológicas esmagadoramente sustentam a visão de que a especiação é algumas vezes gradual e outras vezes pontuada; e 2) um quarto dos estudos informou um terceiro padrão, misturando gradualismo e estase. Esses resultados sugerem novos caminhos para a pesquisa, pois é possível que diferentes tipos de organismos exibam diferentes padrões de mudança.

## RESUMO

As teorias rivais dos processos de especiação micro e macroevolutivo têm sido popularmente conhecidas por gradualismo darwiniano e equilíbrio pontuado. Os gradualistas esperariam que uma espécie acumulasse modificações estruturais mesmo em um ambiente mais ou menos estável, enquanto que os pontualistas esperariam que uma espécie permanecesse em equilíbrio estrutural, a menos que o ambiente mudasse significativamente.

## ATIVIDADE FINAL

Observe as **Figuras 26.2 e 26.3**. Ambas são esquemas que ilustram diferenças entre as teorias evolutivas. Proponha uma ilustração ou uma analogia (como a que é apresentada na auto-avaliação) que contraponha os princípios do gradualismo darwiniano com o equilíbrio pontuado.

---

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Esta é uma atividade aberta, não há uma resposta. No entanto, será muito produtivo para a disciplina se você enviar sua proposta ao seu tutor a distância. Solte sua imaginação!*

## AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula é repleta de história sobre o desenvolvimento e as críticas em relação às hipóteses sobre a origem da diversidade das espécies. Você não precisa decorar nada; basta lembrar que as principais hipóteses apresentam explicações diferentes para o mesmo evento. É análogo ao caso de dois alpinistas que foram escalar a mesma montanha. Um tomou um caminho íngreme e repleto de escaladas com escarpas e platôs, enquanto o outro foi por uma trilha sinuosa, suavemente ascendente. Ambos chegaram ao cume da montanha, embora cada um defendesse ter utilizado o caminho mais apropriado! É importante que você saiba as diferenças relevantes entre o gradualismo darwiniano e o equilíbrio pontuado. Revise os principais conceitos no **Quadro 26.1**.

## INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você vai conhecer exemplos de estudos nas áreas de Genética Ecológica e co-evolução. Vamos analisar, também, a importância da evolução dos sistemas de reprodução e, principalmente, do surgimento da troca de material genético por meio de reprodução sexuada.



**Metas da aula**

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

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 selecionista 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 selecionistas 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 betuluria* 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*<sup>94</sup> 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*<sup>94</sup> 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<sup>F</sup> e GTP<sup>S</sup>. O alelo GTP<sup>F</sup> exibe formas enzimáticas de maior atividade que GTP<sup>S</sup>, o que determina maior mortalidade de larvas com genótipo GTP<sup>S</sup>/GTP<sup>S</sup> 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 heterozigiosidade e poluição. Em Israel, espécies de gastrópodes dos gêneros *Monodonta*, *Littorina* e *Cerithium* apresentaram uma relação positiva entre níveis de diversidade genotípica (heterozigiosidade, 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 **REDUCIONISMO** (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.

### REDUCIONISMO

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 alopátricas. 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 alopátricas 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 consequências 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.



## Genética da Conservação

# AULA 28

### Meta da aula

Enumerar casos em que o estudo evolutivo foi útil na conservação das espécies.

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

- Exemplificar aplicações práticas da genética para a conservação das espécies.

### Pré-requisitos

Você compreenderá esta aula mais facilmente se revisar os vários tipos de marcadores moleculares disponíveis ao estudo da Evolução (Aula 8); a importância do tamanho efetivo de população na manutenção da variabilidade gênica (Aula 11) e a estruturação populacional (Aula 20).

## INTRODUÇÃO

Na aula passada, você viu como o estudo da Evolução inclui e auxilia o estudo da Ecologia, com vários exemplos de aplicações bem-sucedidas de abordagens moleculares para o estudo da ecologia das espécies.

Nesta aula, veremos aplicações ainda mais específicas dos estudos evolutivos, desta vez na conservação da Natureza. Esta aula é baseada no capítulo “Genética da Conservação” (SOLÉ-CAVA, 2000), o livro *Genética molecular e evolução* (MATIOLI, 2000), uma das poucas publicações na área de Genética Evolutiva escrita totalmente por autores brasileiros, e que recomendamos que você leia.

Vamos começar pelo começo. O que queremos conservar quando falamos em conservação? Normalmente, as respostas para esta pergunta são: “a Natureza” ou, mais formalmente, “a biodiversidade”. Então, vamos colocar mais uma questão: O que é biodiversidade? Procure pensar nos vários níveis de diversidade que podemos querer conservar e escreva-os em uma folha de papel antes de descobrir a resposta.

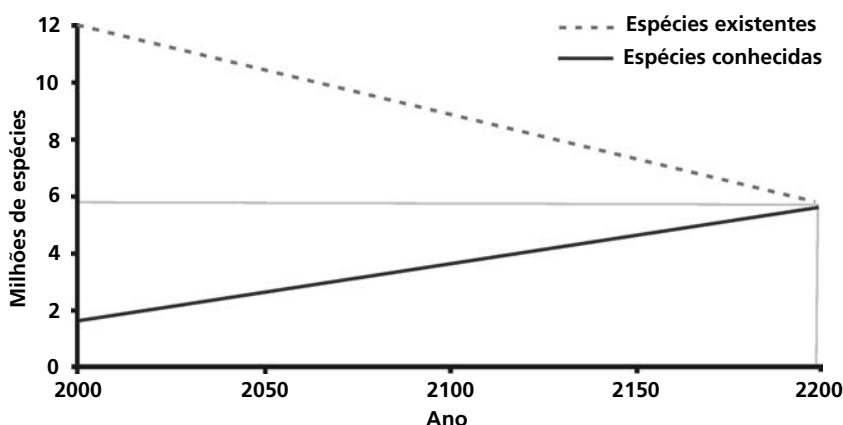


Apesar de ser muito popular hoje, a expressão diversidade biológica começou a ser usada na literatura há pouco tempo. O termo biodiversidade é mais recente ainda, tendo sido usado pela primeira vez em 1985, por W.G. Rosen, para uma reunião do Foro Nacional de Biodiversidade, em Washington (EUA). Desde sua origem, a expressão diversidade biológica já trazia a idéia do conjunto da variabilidade nominal (as espécies que existem em um ambiente), ecológica (as suas interações) e genética (diversidade de alelos nos vários locos de uma espécie). Nos trabalhos científicos resultantes do encontro da Organização das Nações Unidas sobre o Meio Ambiente, em 1992, no Rio de Janeiro, reconheceu-se que o componente genético da biodiversidade era fundamental, pois é a variação nos genes que fornece o material básico para a seleção natural e, portanto, para a evolução de todas as espécies (HEYWOOD e WATSON, 1995).

Com o aumento da população humana e o desenvolvimento industrial, a biodiversidade do planeta sofreu modificações profundas. A sociedade humana consome atualmente 40% de toda a produção primária terrestre do

planeta. Nunca uma única espécie consumiu uma proporção tão grande de todos os recursos naturais. Além disso, as modificações causadas por nossa espécie nas demais são, em geral, no sentido da redução da biodiversidade. A destruição da biodiversidade do planeta, devido ao nosso desenvolvimento, não tem precedentes na história da Terra.

Atualmente, calcula-se que existam cerca de 12 milhões de espécies no planeta (algumas estimativas sugerem até 100 milhões, levando-se em conta uma possível megadiversidade de bactérias e fungos marinhos). Dessas espécies, só conhecemos, até 2004, menos de dois milhões. Como a taxa de descoberta de espécies novas (19 mil por ano) é inferior à taxa de extinção (25 mil por ano), mais da metade das espécies estará extinta antes mesmo de ter sido conhecida pela Ciência (Figura 28.1)!



**Figura 28.1:** Número de espécies existentes no mundo e número de espécies conhecidas no mundo.

Além de provocar o desaparecimento de espécies, o desenvolvimento humano também contribui no florescimento de algumas outras. Que espécies aumentaram em número devido à atividade humana? Veja se você consegue enumerar o maior número possível, e tente classificá-las quanto à sua relação com nossa espécie.



As espécies que se beneficiaram com o crescimento da nossa são poucas. Elas podem ser classificadas em:

- a) aquelas que nos servem de alimento (como vacas, galinhas, trigo etc.);
- b) as que nos servem de meio de transporte ou carga (como cavalos, burros etc.);
- c) as que nos servem de companhia ou proteção (como gatos, cachorros etc.);
- d) as que nos usam como alimento (como bactérias, mosquitos, pulgas, vermes etc.);
- e) as que nos usam como meio de transporte (como as bioinvasoras, que veremos mais adiante na aula de hoje);
- f) as que são comensais da sociedade humana (como baratas, ratos, pombos etc.).

O objetivo central da Genética da Conservação é o estudo da biodiversidade molecular nas populações naturais das espécies sob impacto antropogênico, com a finalidade de minimizar esse impacto.

A ciência da Genética da Conservação foi criada no final dos anos 1970, e os primeiros livros a rever o assunto foram feitos na década seguinte. Naquele momento, a Genética da Conservação se resumia praticamente a estimativas de variabilidade genética (heterozigosidade) e à sua extrapolação para a estimativa do tamanho efetivo de populações ameaçadas ou que haviam sofrido estrangulamentos populacionais (*bottlenecks*, em inglês, também chamados gargalos populacionais).

Por causa dessa limitação, a Genética da Conservação foi criticada, no final dos anos 1980, considerada um desperdício de dinheiro e esforços que poderiam ser mais bem utilizados na manutenção de parques e reservas ambientais. As questões demográficas – como o número absoluto de indivíduos e variações estocásticas nesses números – seriam mais importantes do que as questões genéticas, pelo menos da forma como eram apresentadas na época. No entanto, como os geneticistas entenderam melhor os problemas enfrentados pelos conservacionistas, que por sua vez compreenderam melhor o potencial que marcadores genéticos têm para a abordagem de seus problemas, criou-se uma interação positiva entre as duas ciências. Dessa forma, a Genética da Conservação voltou a se tornar uma ciência útil para cientistas e pessoas em geral interessadas na conservação ambiental.

Como dito anteriormente a Genética da Conservação pode ser usada como auxiliar para pesquisas em diferentes campos. Para esses estudos usamos marcadores moleculares, que são, como você viu na Aula 8, pedaços de genes ou seus produtos, que têm variabilidade alta dentro das populações, de modo que podemos usá-los para comparar e distinguir indivíduos, populações ou espécies (dependendo do nível de variabilidade de cada marcador).

Os marcadores moleculares podem ter várias aplicações na Genética da Conservação. Alguns exemplos são:

a) Estimar os níveis de heterozigosidade e relacioná-los com parâmetros importantes na sobrevivência das espécies, como eficiência reprodutiva e resistência a doenças.

b) Analisar estruturas familiares, os efeitos da reprodução assexuada na população e determinar o sexo de animais com pouco dimorfismo sexual externo.

c) Verificar a biodiversidade nominal e os níveis de endemismo e cosmopolitismo das espécies, por meio de estudos de sistemática molecular.

d) Identificar e acompanhar a dispersão de espécies bioinvasoras.

e) Identificar a origem de produtos industrializados para controlar a comercialização fraudulenta de espécies de venda proibida ou restrita.

Essas aplicações serão brevemente comentadas a seguir.

## HETEROZIGOSIDADE E RISCO DE EXTINÇÃO

A variabilidade gênica de uma espécie depende de vários fatores (você viu uma discussão sobre esses fatores na Aula 16). Um dos fatores mais importantes na determinação da heterozigosidade de uma espécie é o tamanho populacional: quanto maior for a população, maior será a variabilidade gênica que ela contém (Figura 28.2).

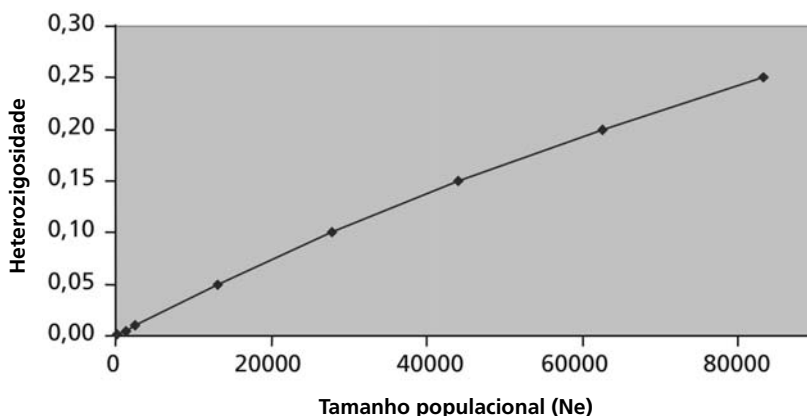


Figura 28.2: Relação entre tamanho efetivo de população ( $N_e$ ) e heterozigosidade.

### TAMANHO EFETIVO DE POPULAÇÃO

É o número de indivíduos de uma população idealizada (em Evolução, isso quer dizer em equilíbrio de Hardy-Weinberg), que perderia variabilidade gênica com a mesma velocidade que a população considerada. Em outras palavras, para que o tamanho efetivo seja igual ao número de indivíduos, é preciso que, na população, os cruzamentos sejam todos aleatórios, que todos os organismos estejam em idade reprodutiva, que a contribuição de cada casal para a geração seguinte seja a mesma, sem sobreposição de gerações, e não haja endocruzamento e seleção. Em geral, no entanto, o desvio que as populações têm dessa população ideal faz com que os tamanhos efetivos sejam bem menores que os tamanhos populacionais baseados na simples contagem de indivíduos.

No entanto, essa relação só vale para populações que não sofreram grandes variações nos seus tamanhos populacionais ao longo de suas histórias recentes. Sabemos que o **TAMANHO EFETIVO** de uma população pode ser bem diferente do total de indivíduos encontrados, sendo altamente influenciado por reduções populacionais (também chamada “estrangulamentos” ou “gargalos” populacionais).

O tamanho efetivo ( $N_e$ ) de uma população após  $t$  gerações pode ser medido como a média harmônica dos tamanhos de cada uma dessas gerações ( $N_i$ ), ou seja (fórmula 1):

$$N_e = \frac{t}{\sum_{i=1}^t \frac{1}{N_i}}$$

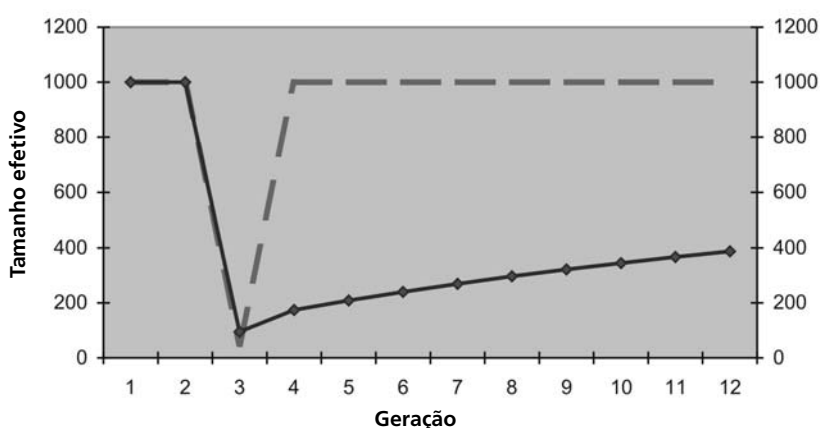
Você quer ver como essa média é fortemente influenciada pelos tamanhos populacionais pequenos? Digamos que uma população tenha um tamanho efetivo de 100 indivíduos na primeira geração ( $N_1 = 100$ ), 10 indivíduos na segunda geração ( $N_2 = 10$ ) e 100 indivíduos nas três gerações seguintes ( $N_3 = N_4 = N_5 = 100$ ). Qual será o tamanho efetivo após as cinco gerações?





Se o tamanho efetivo fosse baseado na média aritmética, teríamos um tamanho efetivo médio de  $(100 + 10 + 100 + 100 + 100)/5 = 82$ . No entanto, usando a média harmônica, temos que  $N_e = 5 / (1/100 + 1/10 + 1/100 + 1/100 + 1/100) = 5/0,15 = 33,3$ .

Vejam como aumenta lentamente o tamanho efetivo após um estrangulamento populacional. Consideremos uma população que era muito grande (tamanho efetivo = 1.000) e que sofreu uma redução populacional, ficando reduzida a 25 machos e 25 fêmeas (tamanho efetivo = 50), posteriormente aumentando para 1.000 indivíduos novamente, permanecendo nesse tamanho populacional por mais 10 gerações. Aplicando-se a fórmula do tamanho efetivo após estrangulamentos, vemos que, mesmo após 10 gerações de um tamanho populacional alto, o tamanho efetivo de população não havia recuperado sequer 50% de seu tamanho original (Figura 28.3).



**Figura 28.3:** Efeito de estrangulamentos na recuperação do tamanho efetivo de população. A linha cheia representa o tamanho efetivo da população, a linha pontilhada representa o total de indivíduos em idade reprodutiva.

Será que isso acontece mesmo na Natureza? Vejamos o exemplo das espécies de elefantes-marinhos (Figura 28.4): *Mirounga angustirostris* (da costa do Pacífico da América do Norte) e *Mirounga leonina* (do sul da Argentina): A espécie *M. angustirostris* foi fortemente caçada no século XIX nos Estados Unidos, de modo que, no final do século,

foi considerada extinta. No entanto, felizmente havia sobrevivido uma pequena colônia, de cerca de 50 casais, em uma ilha desconhecida dos caçadores, por ficar mais distante da costa da Califórnia. Quando essa colônia foi descoberta, passou a ser imediatamente protegida e, até hoje, é proibida a caça dessa espécie. Como consequência da alta capacidade de reprodução da espécie e da sua proteção, as populações desse elefante-marinho aumentaram enormemente, de modo que, no final do século XX, já chegavam a mais de 30.000 indivíduos. Como a variabilidade gênica depende do tamanho efetivo de população que, por sua vez, é altamente influenciado por gargalos populacionais, espera-se que a população de *M. angustirostris*, apesar de muito grande hoje em dia, tenha um tamanho efetivo de população pequeno e, conseqüentemente, uma variabilidade gênica baixa.



**Figura 28.4:** *Mirounga angustirostris*.

De fato, ao analisarem-se os genes dos elefantes-marinhos da América do Norte, observou-se uma baixíssima heterozigosidade ( $H < 0,2\%$ ), quando comparada, por exemplo, com os elefantes-marinhos da Argentina ( $H = 10\%$ ), que nunca haviam sofrido reduções populacionais.

Uma outra informação importante que obtemos da genética de populações, e que é útil para quem trabalha com conservação, é que o tamanho efetivo da população não depende somente do número de indivíduos, mas também da proporção sexual da população. Isso acontece porque, se tivermos uma população com predominância de um dos sexos, os alelos dos indivíduos daquele sexo estarão representados em excesso na próxima geração, diminuindo, assim, a variabilidade que a população poderia ter com o mesmo número de indivíduos, se esta tivesse metade de machos e metade de fêmeas.

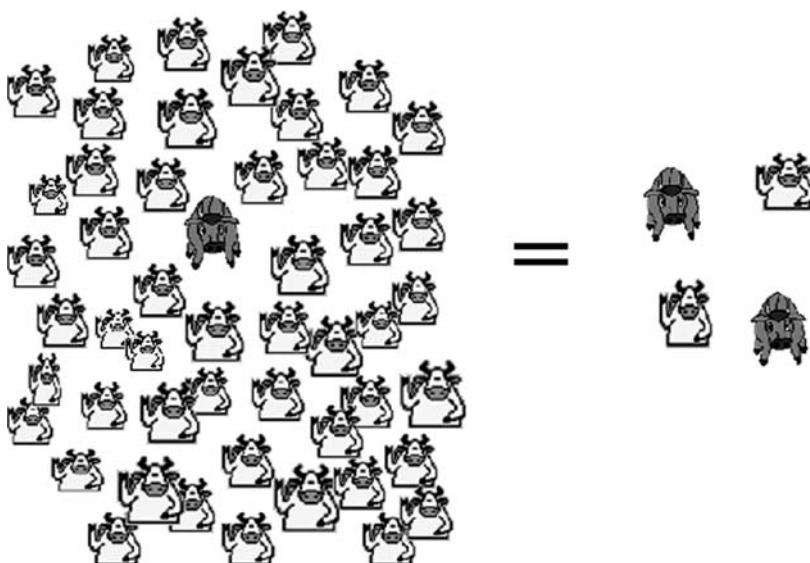
Imagine, por exemplo, que você tivesse espaço, em um parque natural, para 50 elefantes. Como as fêmeas despendem muito mais energia que os machos na reprodução (pois ficam grávidas por um ano), poderia parecer uma boa idéia ter 49 fêmeas e apenas um macho, que facilmente cruzaria com todas elas. No entanto, se fizéssemos esta escolha, estaríamos fazendo com que, na próxima geração, todos os filhotes fossem irmãos por parte de pai. Para cada loco gênico, o máximo de alelos que a população de filhotes poderia ter seria reduzido, pois o pai deles todos estaria contribuindo, no máximo, com dois alelos para a próxima geração. A fórmula que usamos para calcular o tamanho efetivo de população em função da proporção de machos ( $N_M$ ) e de fêmeas ( $N_F$ ) é (fórmula 2):

$$N_e = \frac{4N_M N_F}{N_M + N_F}.$$

Então, determine o tamanho efetivo de uma população com um touro e 50 vacas.

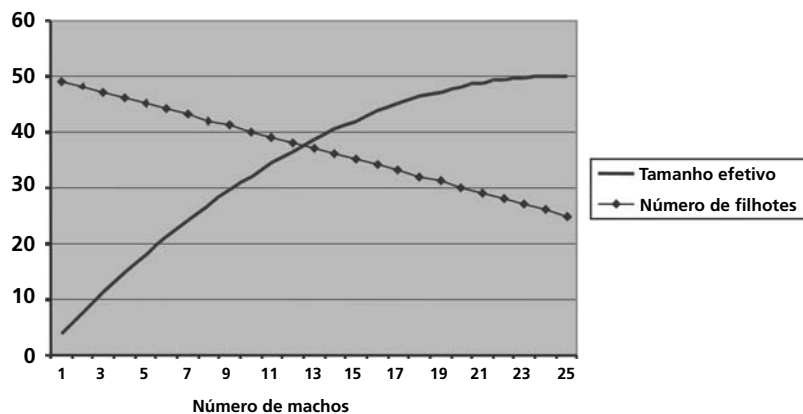


Usando a fórmula, temos  $N_e = (4 \times 1 \times 50) / (1 + 50) = 200 / 51 = 3,92$ . Ou seja, do ponto de vista evolutivo, isso equivale, basicamente, a ter dois touros e duas vacas (Figura 28.5).



**Figura 28.5:** O tamanho efetivo de população é altamente dependente da proporção sexual. Um touro com 50 vacas corresponde, do ponto de vista evolutivo, a dois touros e duas vacas.

Assim, os administradores de populações ameaçadas de extinção devem levar em conta não somente as capacidades reprodutivas das espécies que vão ser preservadas, mas também sua proporção sexual, de maneira a otimizar o tamanho populacional. É verdade que, no caso dos elefantes, uma proporção de 25 machos e 25 fêmeas não seria a melhor, pois, de fato, teríamos também como prioridade aumentar a população como um todo (para torná-la mais resistentes a problemas demográficos, como enchentes ou mortalidades não específicas). Mas, por outro lado, o número de machos que deveríamos manter não poderia ser baixo demais, para que o tamanho efetivo permanecesse razoável. A maneira de estimar esse número mínimo é simular, com várias proporções sexuais, o tamanho populacional efetivo resultante (usando a fórmula 2), e comparar o benefício reprodutivo de ter mais fêmeas do que machos (= mais filhotes) com o benefício evolutivo de ter uma proporção igual de machos e fêmeas (= maior variabilidade gênica). Na **Figura 28.6** vemos uma simulação desse tipo. Se assumirmos que cada fêmea gera apenas um filhote, vemos que a proporção ideal de machos e fêmeas será por volta de 13 machos para 37 fêmeas.



**Figura 28.6:** Tamanho efetivo e número de filhotes em várias proporções sexuais em um total de 50 elefantes.

Mas estamos falando tudo isso considerando que a variabilidade gênica é uma coisa boa para a conservação das espécies. Por que é assim? Por que você acha que é importante manter a variabilidade gênica das populações?



A variabilidade gênica é importante, pois ela é a matéria bruta da seleção natural. Sem variabilidade gênica não há o que selecionar, não é? Mesmo que uma espécie tenha encontrado os genes ideais para um dado ambiente, se ela não tiver variabilidade gênica, não terá como se adaptar a modificações que possam vir a acontecer nesse ambiente. A correlação necessária entre o potencial evolutivo de uma espécie (medido como a capacidade que uma espécie tem de aumentar seu valor adaptativo) e a heterozigiosidade é conhecida como Teorema Fundamental da Seleção Natural, de Fisher (1930).

Um exemplo de como a variabilidade gênica pode ser importante foi observado recentemente com populações do guepardo (*Acinonyx jubatus jubatus*). O guepardo é um felino conhecido mundialmente por ser o mais veloz animal terrestre (pode correr a 114km/h) e pela beleza de sua pele (Figura 28.7). Essa espécie já foi muito populosa na África, mas, de 1900 até 1980, 90% de sua população foi destruída (de 100.000 para 10.000), de modo que vários zoológicos e parques foram feitos, em todo o mundo, para tentar preservá-la.



**Figura 28.7:** O guepardo é o animal terrestre mais veloz do planeta.

A queda nos tamanhos populacionais do guepardo resultou em uma redução radical de sua variabilidade gênica, de modo que várias estimativas de heterozigiosidade produzem valores menores que 0,01% de variabilidade. Os guepardos são geneticamente tão homogêneos que mesmo os genes – normalmente hipervariáveis – de seu sistema de histocompatibilidade (o chamado sistema MHC) são monomórficos, de modo que transplantes de pele de indivíduos não diretamente aparentados não são rejeitados (como você sabe, a rejeição é um fenômeno muito comum em transplantes em vertebrados, inclusive no homem). Isso provavelmente foi responsável pela dizimação da população de guepardos de um parque de criação nos Estados Unidos, onde uma epidemia do vírus da peritonite felina praticamente

eliminou uma população experimental nos anos 80, matando mais de 60% de toda a população e debilitando severamente os sobreviventes. Em outros felinos, como os gatos domésticos (que têm variabilidade normal no sistema MHC), as epidemias de peritonite costumam matar menos que 5% dos animais afetados.

## A RAINHA VERMELHA E A EVOLUÇÃO DO SISTEMA MHC

As proteínas do sistema MHC são responsáveis pelo reconhecimento de peptídeos virais ou de outros patógenos e pela transmissão dessa mensagem aos linfócitos T, no processo de resposta imune às infecções. Assim, existe uma co-evolução constante entre os organismos patogênicos e o sistema de reconhecimento. Nesse processo, cada mutação que altera os peptídeos virais e diminui sua chance de reconhecimento pelo sistema imunológico é favorecida e, conseqüentemente, aumenta em frequência na população viral. Uma vez que tal peptídeo mutante passe a ser comum nesses vírus, cada mutação no sistema de reconhecimento que permita a detecção do novo peptídeo também é favorecida. Esse processo de ação e reação constante é também conhecido como a hipótese evolutiva da Rainha vermelha (Figura 28.8).



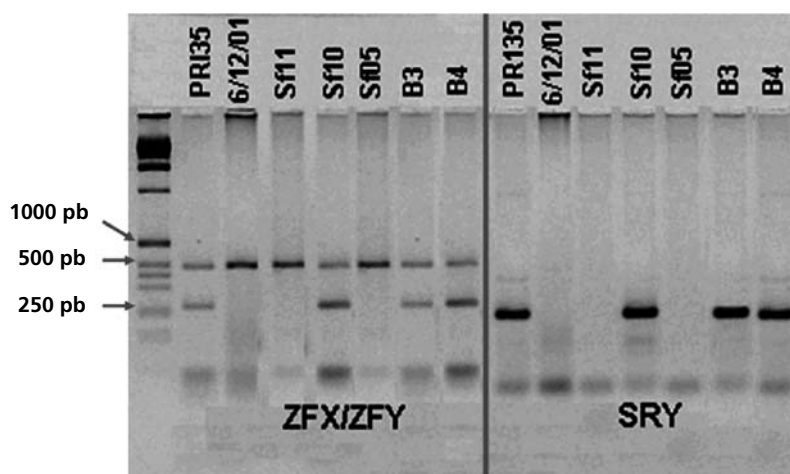
**Figura 28.8:** " – Aqui você deve correr o tempo todo para permanecer no mesmo lugar", disse a Rainha Vermelha para Alice.

## A GENÉTICA DA CONSERVAÇÃO E A DETERMINAÇÃO DO SEXO

Determinar o sexo dos animais pode ser importante como, por exemplo, para formar pares para reprodução em cativeiro ou para melhor se entender as estruturas familiares de espécies na Natureza. Em animais com pouco dimorfismo sexual externo, como papagaios e alguns golfinhos, essa determinação do sexo sem produção de estresse desnecessário pode ser difícil. Aí entram em cena os marcadores

moleculares! Essa determinação é feita geralmente com genes que se situam nos cromossomos sexuais. No caso das aves, os machos têm dois cromossomos Z e as fêmeas têm um cromossomo W e um cromossomo Z. No caso dos golfinhos, como nos demais mamíferos, os machos são XY e as fêmeas são XX. O procedimento é simples: são desenhados iniciadores de PCR (você estudou sobre PCR na Aula 8 de nosso curso) para genes dos cromossomos sexuais. Quando, após o PCR, temos um produto amplificado, significa que aquele indivíduo tinha aquele cromossomo sexual. Esse procedimento foi usado com sucesso, no Brasil, para determinar o sexo de papagaios, periquitos (MIYAKI *et al.*, 1998) e golfinhos (CUNHA e SOLÉ-CAVA, 2004).

Considere, por exemplo, o sistema do fator de determinação testicular (SRY), presente apenas nos machos, e as proteínas do dedo de zinco que, com iniciadores específicos, amplificam os fragmentos ZFX e ZFY nos cromossomos X e Y, respectivamente. O produto de PCR do gene SRY tem 170 nucleotídeos o ZFX tem 430 nucleotídeos e o ZFY tem 270 nucleotídeos. Foram coletadas amostras de sete golfinhos (PR135, 6/12/01, Sf11, Sf10, SF05, B3 e B4) do Rio de Janeiro e São Paulo (a espécie desse golfinho é *Sotalia fluviatilis*, comum na baía de Guanabara). Observe a Figura 28.9, preencha a Tabela 28.1 e responda: qual o sexo desses golfinhos?



**Figura 28.9:** Padrão eletroforético de sete golfinhos após PCR com sistemas de iniciadores para os genes ZFX (presente apenas no cromossomo X) e ZFY e SRY (presentes apenas no cromossomo Y). A primeira coluna é um marcador de tamanho de DNA. As bandas com 1.000, com 500 e com 250 pares de bases (pb) de nucleotídeos estão indicadas.

**Tabela 28.1.** Como determinar o sexo de golfinhos? Marque as colunas ZFX, ZFY e SRY com um X quando a banda estiver presente, na **Figura 28.9**, em cada um dos indivíduos. Depois use essa informação para determinar o sexo dos indivíduos.

Golfinho	ZFX	ZFY	SRY	Sexo
PR135				
6/12/01				
Sf11				
Sf05				
B3				
B4				



Observando a **Figura 28.9** vemos, por exemplo, que o golfinho PR135 tem, no sistema ZFX/ZFY, duas bandas (uma com menos de 500 pb, outra com mais de 250 pb). Essas são as bandas ZFX e ZFY, respectivamente. No sistema SRY, ele apresentou uma banda. Como ele tem as bandas ZFX e ZFY, é XY; portanto, um macho. Isso é confirmado pela presença da banda do fator de determinação testicular SRY.

Golfinho	ZFX	ZFY	SRY	Sexo
PR135	X	X	X	M
6/12/01	X			F
Sf11	X			F
Sf05	X	X	X	M
B3	X	X	X	M
B4	X	X	X	M

**VERIFICANDO AS ESPÉCIES PARA CONSERVAÇÃO**

As políticas de conservação, em geral, apenas dão *status* de “ameaçada de extinção” às espécies. Outros níveis hierárquicos, como populações, variedades, híbridos e subespécies, não são, normalmente,



oficialmente importantes para a conservação. Nos Estados Unidos, isso é particularmente claro, pois existe uma lei (a chamada *Species Act*) que define precisamente que somente espécies ou ecossistemas podem ser alvo de políticas de conservação. Assim, definir se um grupo de organismos ameaçados de extinção pertence a uma espécie distinta de outros grupos torna-se fundamental para sua proteção.

O problema é que, freqüentemente, os sistematistas discordam sobre o que seja uma espécie, e esses debates, ainda que muito interessantes do ponto de vista científico, podem ser prejudiciais aos programas de conservação. A Genética tem maneiras eficazes de delimitar espécies ao usar genes que possuem taxas evolutivas conhecidas e que são caracteres evolutivamente independentes dos caracteres morfológicos, que podem não ter sido suficientes para a separação dessas espécies. O uso de marcadores moleculares para a identificação das espécies e para a formulação de propostas filogenéticas chama-se sistemática molecular.

A sistemática molecular já foi usada, com sucesso, para ajudar a resolver questões importantes de conservação. Por exemplo, a tartaruga marinha Ridley era considerada uma variedade rara da tartaruga-oliva, *Lepidochelys olivacea*.

Um estudo com seqüenciamento de DNA mitocondrial revelou que o nível de diferenciação genética entre as tartarugas Ridley e as tartarugas-oliva era tão grande quanto o observado entre outras tartarugas reconhecidamente de espécies diferentes (BOWEN *et al.*, 1991). Assim, ficou claro que as tartarugas Ridley, na verdade, pertenciam a uma espécie nova, chamada *Lepidochelys kempi*. Essa espécie, assim que foi descoberta, passou a receber *status* oficial de ameaçada de extinção. Se as pesquisas genéticas não houvessem descoberto que as tartarugas Ridley eram uma espécie nova, essas tartarugas estariam, hoje em dia, provavelmente extintas. Existem inúmeros exemplos de casos em que a sistemática molecular permitiu detectar novas espécies e, assim, ajudar a preservá-las. Você pode ver vários desses exemplos em Solé-cava (2001).

Um fato recente que pode influenciar fortemente as políticas de conservação, neste caso não das espécies, mas de ecossistemas, foi a descoberta, por meio da sistemática molecular, que as espécies de corais dos recifes do Brasil e do Caribe formam, ao contrário do que se pensava, um grupo evolutivo original e bem diferenciado dos recifes do oceano Pacífico. Até então, pensava-se que os recifes do oceano Atlântico eram apenas uma derivação – um pequeno ramo – da árvore filogenética dos corais do planeta, e que a região principal para conservação dos corais seria o oceano Pacífico. De fato, no Pacífico é onde se encontra a maior diversidade de corais do mundo. No entanto, muitas das espécies dos recifes do Atlântico, apesar de morfologicamente muito semelhantes às do Pacífico, têm divergido desses há muito mais tempo do que se pensava, como pode ser observado pelas altas diferenças nas seqüências de DNA mitocondrial e nuclear dos corais das duas regiões (FUKAMI *et al.*, 2004).

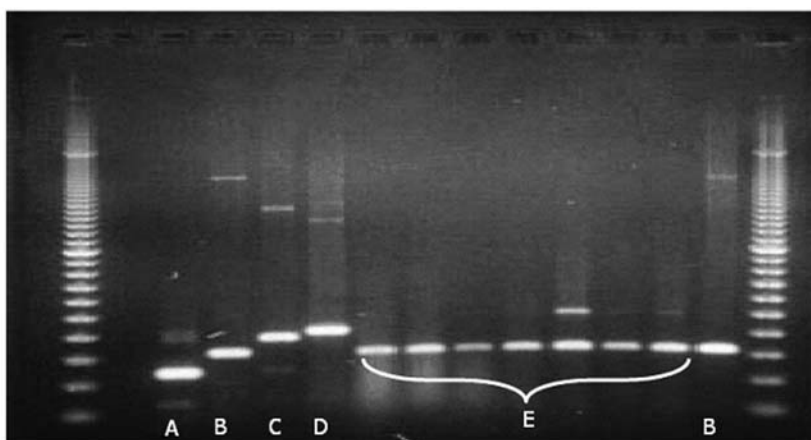
Uma consequência imediata disso é que, para que se possa preservar a diversidade evolutiva dos corais da Terra, os programas mundiais de conservação de corais deverão, agora, preservar com mais cuidado os corais do Atlântico – inclusive os do Brasil.

## EVOLUÇÃO, CONSERVAÇÃO E BIOINVASÕES

As espécies mais intimamente associadas à nossa espécie, como nossos parasitas e comensais, têm distribuição tão cosmopolita quanto nós, de modo que podemos encontrar, por exemplo, piolhos, camundongos e ácaros das mesmas espécies distribuídos desde as regiões equatoriais até os círculos polares. O mesmo se observa com os animais e plantas domesticados, que atualmente têm distribuições completamente cosmopolitas. No entanto, existem outras espécies que se beneficiam de nós para sua dispersão, de maneira mais ocasional, ocupando *habitats* naturais e, freqüentemente, afetando-os de maneira negativa. Essas espécies são chamadas bioinvasoras.

As fontes principais de bioinvasões no mundo, no momento, são o transporte de produtos agrícolas, a aquicultura, a água de lastro e o casco dos navios. Para você entender o poder desses meios de transporte para levar, de um lado para outro, espécies invasoras, veja o exemplo da água de lastro. Cada navio cargueiro pode carregar até 150 mil

toneladas de água do mar de um lugar para o outro, como lastro. Essa água pode estar cheia de larvas ou mesmo de pequenos organismos, que podem invadir locais às vezes a milhares de quilômetros de distância. Em 1998, foram observados, no Havaí, presos ao casco de um navio da marinha dos EUA, alguns mexilhões do gênero *Mytilus*, de espécie indeterminada (o gênero *Mytilus* não ocorria no Havaí). No mês seguinte, apareceram filhotes desses mexilhões dentro do tanque de lastro de um dos submarinos americanos ancorados no mesmo porto. Para tentar identificar qual seria a espécie (e, quem sabe, determinar de onde teria vindo a invasão), foi feito um experimento com a amplificação de um íntron do gene de uma proteína (a proteína adesiva polifenólica, que serve para prender o mexilhão às rochas). Esse íntron tem tamanho diferente, de acordo com a espécie de mexilhão. Observe a **Figura 28.10** e responda: qual a espécie do mexilhão invasor do Havaí?



**Figura 28.10:** Padrão eletroforético dos produtos de PCR de um fragmento do gene da proteína adesiva polifenólica de mexilhões. A – *Mytilus trossolus*; B – *M. galloprovincialis*; C – *M. edulis* 1; D – *M. edulis* 2; E – Amostras de espécie desconhecida, do Havaí. A primeira e a última colunas do gel são marcadores de peso molecular (de baixo para cima, a primeira banda tem 100 nucleotídeos, a segunda tem 200 nucleotídeos etc.).



Se você respondeu que a espécie foi *Mytilus galloprovincialis*, parabéns! Todos os indivíduos invasores analisados tinham um íntron do mesmo tamanho que o dessa espécie. Essa espécie é típica do mar Mediterrâneo, e o navio não havia passado por lá. No entanto, ao se

estudar o percurso que o navio havia feito, observou-se que, próximo à região do estado de Washington, onde o navio ficara ancorado por uma semana, havia uma fazenda de cultivo de mexilhões da espécie *M. galloprovincialis*. Portanto, não só se identificou a origem provável da contaminação, como também se demonstrou que os mexilhões do cultivo estavam escapando para a Natureza (APTE *et al.*, 2000).

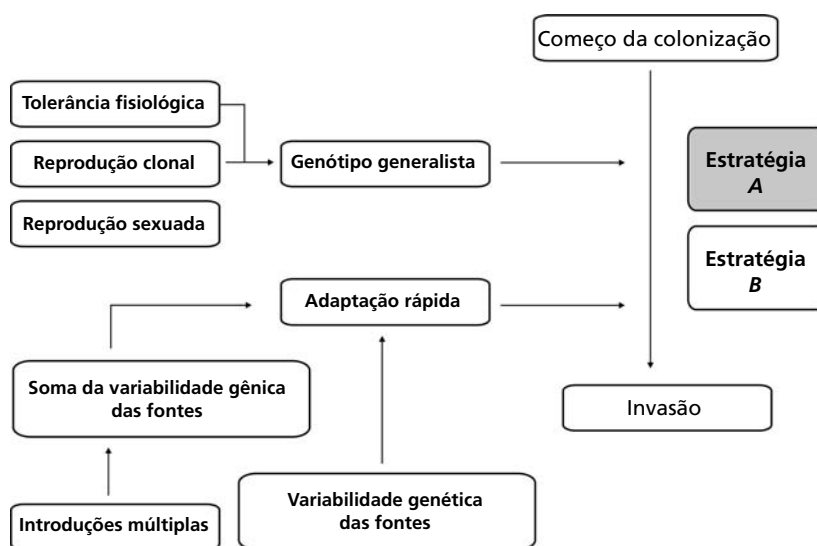
Aliás, o mexilhão mais comum no estado do Rio de Janeiro, o mexilhão-preto *Perna perna*, que vemos preso às pedras ao longo de toda a nossa costa (e também em outros estados da região Sudeste), também parece ser um invasor. Essa espécie é comum na África, onde é consumido há milhares de anos, como pode ser comprovado pela observação dos sambaquis (montes feitos, basicamente, de conchas vazias, produtos da alimentação de humanos). No Brasil, o estudo de sambaquis revelou que os mexilhões da espécie *Perna perna* estão ausentes nas camadas mais profundas, e só começam a aparecer nas camadas superficiais. Isso indica que essa espécie não existia no Brasil e chegou aqui possivelmente presa aos cascos dos navios negreiros.

Qual a melhor estratégia evolutiva para que uma espécie seja uma boa invasora? Essa pergunta parece ter diversas respostas. Por exemplo, a chamada “alga assassina” do Mediterrâneo (*Caulerpa taxifolia*) invadiu, em 1984, a região de Mônaco e, em menos de 10 anos, já havia ocupado as costas da Itália, França, Tunísia e Espanha. Estudos genéticos revelaram que as populações em todas as regiões estudadas eram praticamente idênticas. Isso indica que essa alga invasora tinha uma grande capacidade de aclimação às várias condições ambientais e que se dispersava, por meio da reprodução assexuada, de um lugar para o outro.

Por outro lado, o mexilhão zebra, *Dreissena polymorpha*, invadiu o nordeste dos Estados Unidos em 1989, e em menos de uma década havia ocupado rios ao longo de todo o território norte-americano, causando enormes prejuízos (mais de cem milhões de dólares por ano) às indústrias que dependiam de água para refrigeração (como as centrais nucleares). Um estudo genético desse mexilhão revelou que as populações são diferentes em cada rio. Nessa espécie, a colonização de novas regiões se dá por adaptação seletiva, com genes diferentes selecionados em locais diferentes.

Temos, então, duas estratégias bem distintas: a *Caulerpa* apresenta um genótipo generalista, aclimatável a vários locais; o *Dreissena* apresenta uma alta variabilidade gênica, de modo que, em locais diversos, alelos diferentes são selecionados durante a invasão.

Observe a **Figura 28.11**. Qual das duas estratégias (A ou B) representa a estratégia da *Caulerpa*? E qual representa a estratégia do *Dreissena*?



**Figura 28.11:** Estratégias evolutivas da bioinvasão.

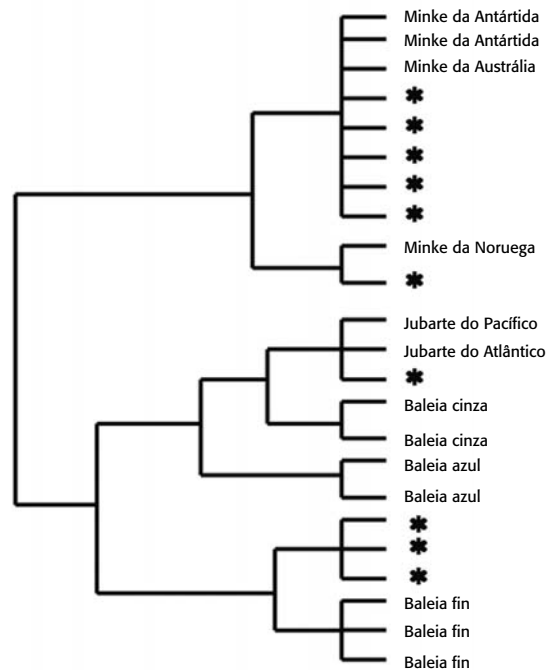


A estratégia A é generalista (um genótipo plástico, que permite aclimação a vários locais); portanto, é a estratégia da *Caulerpa*. A estratégia B (alta variabilidade, adaptação a cada local por genótipos diferentes) é a do *Dreissena*.

## A EVOLUÇÃO AJUDANDO A POLÍCIA AMBIENTAL

Quando uma espécie é protegida por lei, não pode ser usada para consumo humano. No entanto, algumas pessoas inescrupulosas tentam burlar a lei, matando essas espécies protegidas e processando sua carne, de modo a dificultar a identificação correta da espécie pelas autoridades. Isso aconteceu, por exemplo, com as baleias. A caça da maior parte das espécies foi proibida, mas mantiveram permitida a caça de algumas (como a baleia Minke), consideradas mais abundantes.

Muitos baleeiros japoneses caçavam baleias de várias espécies – inclusive as proibidas – e as processavam a bordo, de modo que, ao chegarem ao porto, descarregavam apenas os filés. Estudos de sequenciamento de DNA, no entanto, permitiram identificar de qual espécie vinham os filés. Veja, por exemplo, a **Figura 28.13** e responda: todos os filés eram de baleias Minke?



Você pode ver que, apesar de a maioria das amostras se agruparem com as baleias Minke, cuja caça era permitida, várias delas pertenciam a baleias que eram de caça proibida.

Marcadores genéticos também foram usados para demonstrar que a carne das tartarugas supostamente de cultivo vendida em restaurantes de Porto Rico vinha, na verdade, de tartarugas da Natureza, cuja pesca era proibida (MOORE et *al.*, 2003). Esses marcadores puderam ser usados pela justiça porto-riquenha para multar e prender os donos de nove restaurantes. Os mesmos marcadores também serviram para mostrar que 20% de toda a “carne de tartaruga de cultivo” vendida na Flórida era, de fato, carne de crocodilo (ROWAN e BOWEN, 2000)!

## CONCLUSÃO

A conservação da Natureza é desafio fundamental para os biólogos e para a sociedade do século XXI. Durante a evolução da vida em nosso planeta, espécies surgiram e se extinguíram seguidamente, de modo que podemos dizer que a extinção das espécies é tão natural como é a própria evolução da vida. No entanto, nunca, na história do nosso planeta, se extinguíram espécies tão rapidamente. Você viu, ao longo de nosso curso, que a referência de tempo que mais usamos em Evolução são os milhões de anos. Fenômenos que acontecem em uma escala de dezenas de milhares de anos são considerados muito rápidos na Evolução. O que dizer, então, das taxas de extinção atuais, que, em menos de 100 anos, podem ter acabado, irreversivelmente, com quase 10% de toda a vida no planeta? Você, como futuro professor ou professora de Ciências e de Biologia, terá um papel importante na conscientização das pessoas sobre esse problema, particularmente no Brasil, que é um dos países com a maior biodiversidade do mundo.

## RESUMO

A biodiversidade da Terra ainda é amplamente desconhecida e está se extinguindo numa velocidade nunca vista na evolução de nosso planeta. A Genética da Conservação procura ajudar a proteger as espécies em extinção de várias maneiras, como:

- a) por meio do acompanhamento da variabilidade genética existente nas populações ameaçadas;
- b) pela apresentação de estratégias de manutenção dessa diversidade;
- c) pela identificação de espécies escondidas em outras espécies;
- d) pela identificação e pelo acompanhamento de espécies invasoras;
- e) no controle judicial da exploração de espécies de uso proibido.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Uma associação para a preservação do lobo-guará consultou você sobre qual seria a melhor estratégia para a manutenção de um parque de criação desses lobos para sua reintrodução na Natureza. Ao estudar a biologia da espécie, você verifica que um macho pode cruzar com até 10 fêmeas. No parque existem condições para manter 100 lobos. Qual seria a proporção ideal de machos e fêmeas para aumentar a população o mais rapidamente possível? Qual seria a proporção ideal para manter o maior nível de variabilidade gênica possível? Quais seriam os tamanhos efetivos de população nos dois casos?

This image shows a blank sheet of white paper with horizontal ruling lines. The lines are evenly spaced and extend across the width of the page. There are no margins, text, or other markings on the paper.**RESPOSTA COMENTADA**

*Para aumentar a população o mais rapidamente possível, o ideal seria termos 10 machos e 90 fêmeas, já que as fêmeas investem muito mais energia na reprodução (por conta da gravidez) que os machos. Para manter a variabilidade gênica, o ideal seria termos 50 machos e 50 fêmeas, pois o tamanho efetivo da população, que é o que mantém a variabilidade, é maior quando a proporção sexual é de 1:1. Os tamanhos efetivos de população seriam, no caso de 10 machos e 90 fêmeas:*

$$N_e = (4 \times 10 \times 90) / (10 + 90) = 3600 / 100 = 36.$$

No segundo caso, o tamanho efetivo seria

$$N_p = (4 \times 50 \times 50) / (50 + 50) = 10.000 / 100 = 100.$$





3. A mosca *Zaprionus indianus* não existia no Brasil até 1995. A partir de então, apareceu inicialmente em São Paulo e depois se espalhou por todo o Brasil. Essa mosca ataca muitas frutas, principalmente o figo, ao qual já causou danos de até 40% na colheita. Um estudo genético recente com essas moscas revelou baixo nível de variabilidade e alta homogeneidade entre as populações de vários locais do Brasil. Também revelou alta similaridade entre populações brasileiras e africanas, quando comparadas com populações do Oriente Médio e da Índia. Baseado nesses dados, responda: a) essa mosca bioinvasora segue um padrão evolutivo mais parecido com a *Caulerpa* ou com o *Dreissena*?; b) qual deve ser a origem dessa bioinvasão?

This image shows a blank sheet of white paper with horizontal ruling lines. The lines are evenly spaced and run across the width of the page. There are no margins, text, or other markings on the paper.**RESPOSTA COMENTADA**

a) Essa mosca, apesar de não se reproduzir assexuadamente, apresenta baixa variabilidade e alta homogeneidade entre localidades. Esse padrão é o observado na *Caulerpa*. O padrão Dreissena é observado quando se tem alta variabilidade e grandes diferenças geográficas. b) Como a similaridade genética foi maior com as populações da África, é de lá que essa bioinvasão deve ter vindo.

## AUTO-AVALIAÇÃO

Esta aula tinha como objetivo familiarizar você com as várias aplicações que a Genética Evolutiva pode ter no auxílio da conservação da Natureza. Você entendeu os dois fatores mais importantes na determinação do tamanho efetivo de população (estabilidade do tamanho efetivo no tempo e proporção sexual)? Se não, volte para a parte inicial da aula e revise. Na verdade, a Genética aplicada à conservação é uma coisa bastante simples. Afinal, ela é apenas uma aplicação prática de tudo que você aprendeu ao longo de nosso curso! Para nós, o mais importante é que você tenha sentido como é urgente proteger a Natureza e de quantas maneiras diferentes a Genética pode ajudar nessa nossa missão.

## INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como explicações não-científicas da origem da vida na Terra têm procurado competir por espaço no ensino da Evolução nas escolas de vários países do mundo, principalmente nos EUA, mas também no Brasil. Exporemos os argumentos apresentados pelos chamados “criacionistas”, e debateremos suas teses à luz dos conhecimentos científicos atuais.



## Meta da aula

Contrastar a teoria científica da Evolução com o criacionismo.

## objetivos

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

- Analisar as principais críticas à Teoria Evolutiva apresentadas pelos criacionistas.
- Discriminar os sentidos popular e científico da palavra Teoria.
- Comparar o processo do fundamentalismo religioso que culminou com o julgamento de Galileu, no século XVII, com o criacionismo do século XXI.

## Pré-requisitos

Estamos quase terminando nossa disciplina sobre a evolução das espécies. Longe vão as primeiras aulas de nosso curso. Elas descrevem as bases empíricas e históricas que levaram o mundo científico a aceitar a teoria evolutiva; é delas que precisamos agora, em nossa discussão sobre a rejeição da Evolução como processo da Natureza, feita ainda hoje por alguns fundamentalistas religiosos. Então, é imprescindível que você, antes de começar esta aula, revise as Aulas 2 e 3 da nossa disciplina. Rer ler essas aulas também terá o efeito agradável de ver outra evolução: a sua, desde o início de nossos estudos!

## INTRODUÇÃO

Ao longo desta disciplina, você viu como a Evolução funciona. Você foi apresentado inicialmente ao conjunto de indícios que fizeram com que houvesse uma revolução no pensamento científico, no final do século XIX e início do século XX, passando do fixismo aristoteliano, que acreditava em uma Terra imutável desde sua criação, ao reconhecimento da evolução como movimento contínuo da Natureza. Você viu como funcionam a Micro e a Macroevolução, e como Evolução e Ecologia estão integrados nos processos de especiação e adaptação ao meio ambiente. Como você aprendeu na Aula 3 de nosso Curso, a teoria evolutiva não foi aceita imediatamente após a publicação do livro *A origem das espécies*, de Darwin. De fato, houve muita oposição, principalmente por parte da Igreja, que via nos ensinamentos de Darwin uma heresia (Samuel Wilberforce, Bispo de Oxford, em um dos debates com o biólogo evolucionista Thomas Huxley, que aconteceram na Inglaterra, a respeito da evolução em 1860, chegou a perguntar se ele seria descendente de macacos por parte do avô ou da avó. Huxley respondeu que era melhor ser descendente de um macaco do que se esconder da verdade!).

Conforme foram passando os anos, mais e mais evidências que apoiavam a teoria evolutiva apareceram; modificando-a, aperfeiçoando-a. Assim, hoje em dia, toda a comunidade científica e a maior parte da população informada em todo o mundo não duvidam mais do fato da Evolução. Entretanto, em alguns países (notadamente os EUA, mas também, em quantidades bem menores, vários países da América Latina – inclusive o Brasil), religiosos fundamentalistas têm lutado contra o ensino de Evolução nas escolas.

As pessoas que defendem esta posição são chamadas criacionistas, por entenderem que a versão bíblica da criação da vida não deve ser vista como mito de criação ou parábola, mas como a Verdade, literalmente como descrita no Gênesis. Para os criacionistas (que algumas vezes também se auto-intitulam “criacionistas científicos”), a versão bíblica da criação deveria, no mínimo, ter tanto espaço no ensino de Ciências e de Biologia quanto a versão científica.

O criacionismo é um movimento com muita força política nos EUA, e já aconteceu, em alguns de seus Estados, como o Kansas, de seu *lobby* conseguir banir o ensino da teoria da Evolução das escolas. Da mesma forma, houve uma tentativa de remover o tema Evolução do currículo do ensino médio feita pela Ministra da Educação, na Itália, em 2004, que foi revertida após apelos da Academia Italiana de Ciências e de cientistas de todas as partes do mundo (fonte: *Jornal La Repubblica*, 28 de abril de 2004).

Um caso bem mais próximo de nós é a recente introdução do tema criacionismo nas aulas de Religião nas escolas públicas do Estado do Rio de Janeiro, juntamente com a declaração da Governadora do Estado de que não acredita na Evolução (“Não acredito na evolução das espécies. Tudo isso é teoria”; fonte: *Jornal O Globo*, 18 de abril de 2004). O assunto, portanto, é importante para você, que será em breve licenciado em Biologia e poderá ver esse assunto debatido em sala de aula.

## EXISTE CONFLITO ENTRE RELIGIÃO E CIÊNCIA?

Apesar de não existir, necessariamente, um conflito entre Religião e Ciência (negar isso seria dizer que a Religião depende da ignorância para existir, ou que todos os cientistas deveriam ser ateus – o que não é verdade),

os criacionistas procuram radicalizar o debate, reduzindo-o à dicotomia “crer em Deus” X “crer na Evolução”. Para muitos criacionistas, cada palavra da Bíblia (particularmente do livro do Gênesis) deve ser tomada literalmente. Essa também era a posição da Igreja Católica no século XVII, quando a Inquisição declarou ser uma heresia a afirmação do matemático Galileu Galilei de que a Terra girava em torno do Sol (como dizia Copérnico), forçando-o, sob pena de morte, a afirmar, de joelhos, que, na verdade, era o Sol que girava em torno da Terra (como havia dito Ptolomeu). A visão de Galileu era considerada uma heresia, porque no Velho Testamento está declarado, explicitamente, que é o Sol que gira em torno da Terra. No livro de Josué, Capítulo 10, versículos 12-14, verifica-se que Josué ordena ao Sol e à Lua que parem seus movimentos no céu (“o Sol ficou parado, no meio do céu, durante um dia inteiro, sobre Gabaon, e a Lua, sobre o vale de Ajalon”), para que, com um dia mais longo, os exércitos de Israel pudessem derrotar os Amorreus, em Gabaon. Também no livro de Jó, Capítulo 9, versículo 7, está declarado que Deus pode “ordenar o Sol a não nascer” (em vez de dizer que ele pode “ordenar a Terra a parar de girar”). Curiosamente, somente em 1992 o Papa João Paulo II reconheceu que a Inquisição havia sido injusta com Galileu (350 anos após a sua morte!).

Na Aula 1, você conheceu algumas idéias do biólogo Stephen Gould. A respeito da temática que estamos discutimos, Gould afirmou:

Nenhuma teoria científica, incluindo evolução, ameaça a religião, pois esses dois grandes instrumentos da humanidade para entender o mundo funcionam de maneiras complementares (não contrárias), em domínios completamente distintos: a Ciência investiga os fatos do mundo natural, enquanto que a Religião busca o sentido espiritual e os valores éticos.

## OS TIPOS DE CRIACIONISMO

Do ponto de vista da interpretação dos escritos religiosos da criação do mundo, da vida e do homem, existem três linhas religiosas principais, particularmente em relação à versão judaico-cristã, do livro do Gênesis:

- a) *Criacionistas de uma Terra jovem*: esses criacionistas acreditam que cada dia descrito no Gênesis corresponde a 24 horas de



nosso tempo. Assim, a Terra não poderia ter mais de 7.000 anos (baseado em cálculos feitos sobre as várias gerações descritas no Velho Testamento), e toda a vida no planeta teria permanecido inalterada desde o sétimo dia da criação.

- b) *Criacionistas de uma Terra antiga*: esses criacionistas aceitam as evidências geológicas de que a Terra tem bilhões de anos e consideram que cada dia do Gênesis deve ser visto de maneira figurada, podendo significar milhões de anos. No entanto, não acreditam em evolução por ancestralidade: para eles, cada espécie foi criada independentemente.
- c) *Teístas evolutivos*: da mesma forma que os criacionistas de uma Terra antiga, para esses a Terra tem, conforme evidências da Geologia, vários bilhões de anos, ou seja, cada dia do Gênesis deve ser visto de maneira figurada. Os teístas evolutivos, no entanto, crêem que a evolução biológica de fato ocorreu, conforme evidências da Paleontologia e do próprio estudo da Evolução, sem ver nisso, porém, qualquer conflito com sua fé religiosa. Para os teístas evolucionistas, da mesma forma que os dias no Gênesis podem ser vistos de forma figurada, também pode ser vista assim a origem das espécies. A Evolução, então, pode ter sido a maneira que Deus usou, e ainda usa, para completar sua Criação. Para os teístas, o livro do Gênesis se refere mais ao porquê, e não ao como foi feita a Criação.

Não somente os profetas ensinam coisas sobre Deus. Também os cientistas fazem ensinamentos proféticos, pois a verdade é uma só. O ensino religioso deveria mostrar o capítulo do Gênesis (da Bíblia) como uma maravilhosa alegoria ou parábola, de grande valor moral. Jesus pregava freqüentemente por parábolas. As novas gerações muitas vezes não sabem sequer o que é uma parábola. Desconhecem o fato de que hoje inúmeros cristãos e muitos adeptos de outras religiões reconhecem e aceitam a importância da evolução biológica (NOGUEIRA-NETO, 2004).

Esses três tipos de criacionismo são incompatíveis entre si, e uma das perguntas a que os criacionistas têm dificuldade de responder é se acreditam que os outros criacionistas estejam tão errados quanto os evolucionistas, já que é difícil crer, ao mesmo tempo e usando a mesma (única) fonte de informações, que a Terra tenha tanto sete mil quanto vários bilhões de anos de idade.

**ATIVIDADE 1**

Relacione a coluna da esquerda com a da direita (você pode colocar várias letras entre cada parênteses, se achar necessário).

( ) O Sol gira em torno da Terra	a) Criacionistas de Terra jovem
( ) Terra tem cerca de sete mil anos de idade	b) Criacionistas de Terra antiga
( ) Terra tem vários bilhões de anos	c) Teístas evolutivos
( ) Deus criou a Terra	
( ) As espécies atuais se originaram de outras	

**RESPOSTA**

( ) O Sol gira em torno da Terra	a) Criacionistas de Terra jovem
( ) Terra tem cerca de sete mil anos de idade	b) Criacionistas de Terra antiga
( ) Terra tem vários bilhões de anos	c) Teístas evolutivos
( ) Deus criou a Terra.	
( ) As espécies atuais se originaram de outras	

**COMENTÁRIO**

Nessa atividade, vemos que as três escolas religiosas sobre a origem da Vida atribuem a Deus a criação da Terra. Elas só diferem quanto à interpretação de como Deus relatou ter executado a Criação. Hoje em dia, nenhuma das escolas acredita que o Sol, ao contrário do declarado na Bíblia, gire em torno da Terra. Mas nem sempre isso foi assim!

**DO CRIACIONISMO AO TEÍSMO EVOLUTIVO**

A posição criacionista de uma Terra jovem era predominante no mundo até o século XIX. No entanto, a descoberta dos fósseis, o desenvolvimento da Geologia, os trabalhos de Darwin e os estudos científicos sobre Genética e Evolução apresentaram evidências que refutaram essa posição. Praticamente todas as religiões do mundo seguiram esse movimento, aceitando, da mesma forma como aceitaram que não é o Sol que gira em torno da Terra, que a vida na Terra é resultado da evolução, sem, no entanto, diminuir em nada

sua fé. Houve, então, uma transição no século XX: do criacionismo para o teísmo evolucionista. Afinal, um problema fundamental para o criacionismo passou a ser a falta de consistência: como alguém poderia exigir que a Bíblia fosse interpretada literalmente em relação à criação das espécies e, ao mesmo tempo, aceitar que o Sol não girava em torno da Terra?

A falta de contradição entre Religião e Ciência pode ser exemplificada pela posição da Igreja Católica: Em 1950, o papa Pio XII declarou que “não existe oposição entre Evolução e a doutrina da fé sobre o Homem e sua vocação” (Encíclica do Gênero Humano, 42, p. 575-576). Mais recentemente, em outubro de 1996, em uma mensagem sobre “Evolução e origem do Homem” à Academia Pontifícia de Ciências do Vaticano, o Papa João Paulo II declarou que “nós devemos ser capazes de nos beneficiarmos do diálogo entre a Igreja e a Ciência” (Capítulo 1). Na mesma mensagem, o Papa reconhece que, após quase meio século da referida encíclica de Pio XII, novas descobertas feitas pela Ciência permitiram que a teoria evolutiva fosse progressivamente aceita por todos, e que “a convergência dos resultados desses trabalhos, que foram conduzidos independentemente, são um argumento significativo a favor da teoria da Evolução” (Capítulo 4).

## OS ARGUMENTOS CRIACIONISTAS

Apesar de representar uma posição minoritária no mundo, o criacionismo, por ter como sede a nação econômica e militarmente mais poderosa da Terra, tem exercido forte pressão sobre vários países, através, principalmente, de religiões fundamentalistas de origem protestante. A estratégia dos criacionistas é muito habilidosa e tem girado em torno de quatro eixos:

- a) radicalizar o debate, procurando criar a imagem de que as pessoas precisam escolher Deus ou Ciência. Dessa forma, procuram tornar a questão mais emocional do que racional, gerando dilemas de ordem pessoal nos políticos e no seu eleitorado;
- b) argumentar que a visão religiosa da Criação tem valor científico (daí a autodenominação “Criacionismo Científico”). Assim, podem exigir que a versão bíblica seja incluída nos currículos de Biologia, como uma explicação científica alternativa à teoria evolutiva;

- c) procurar evidências contra a evolução biológica, frequentemente retiradas da própria literatura científica evolucionista e citadas fora de contexto, para demonstrar suposta falta de consenso sobre os processos evolutivos no campo científico. Procuram desmoralizar o conhecimento atual sobre Evolução, explorando o desconhecimento popular a respeito do processo de construção do conhecimento científico. Ao fazer isso, tentam reduzir o conhecimento sobre Evolução a uma questão de escolha pessoal, como se ele fosse também uma questão de fé;
- d) argumentar que, em nome da liberdade de expressão, os alunos deveriam receber, em sala de aula, uma visão pluralista para os fenômenos naturais. Desse modo, não incluir a explicação criacionista no currículo de Biologia seria um sectarismo – uma parcialidade incompatível com um mundo democrático.

As estratégias “a” e “c” são mais eficazes nas camadas menos informadas da população (frequentemente seguidores de religiões fundamentalistas), enquanto as estratégias “b” e “d” são mais usadas com legisladores e em meios intelectuais. Vamos analisar, a seguir, as várias estratégias:

#### SINCRETISMO

É palavra que vem do Grego, une o prefixo *sin*, que quer dizer “unir”, com a palavra *Creta*, nome da maior e mais importante das ilhas gregas. Foi usada pela primeira vez pelo escritor grego Plutarco, no século I, para designar a necessidade de os povos de Creta se unirem contra inimigos comuns. Desde então, a palavra passou a ser usada significando a união de filosofias ou religiões distintas, mesmo quando aparentem ser completamente opostas. Um dos nossos sincretismos religiosos mais conhecidos foi a assimilação da religião católica pelos cultos politeístas africanos, como a Umbanda, o que pode ser visto bastante claramente nas tradições da Igreja do Senhor do Bonfim, na Bahia.

#### Estratégia A: Fé e Ciência

Na estratégia “A”, o líder religioso declara que seus fiéis não podem acreditar ao mesmo tempo em Evolução e em Deus; ele apela à fidelidade e ao mistério da fé. No entanto, particularmente no Brasil, existe bastante espaço para **SINCRETISMOS**, e o povo pode ver que é possível acreditar na Ciência sem ter de abrir mão de sua fé. Nesse caso, a melhor abordagem a ser seguida pelos professores de Ciências é apresentar inicialmente a questão da transição da visão ptolomaica (a Terra é o centro do Universo) para a visão copérnica (a Terra gira em torno do Sol) ao falar sobre o Universo, chamando atenção aos alunos, nessa fase (ou seja, bem antes de Evolução ser introduzida), de que a mudança de visão das posições relativas da Terra e do Sol, apesar de não concordar com o que está escrito na Bíblia, não fez com que as pessoas deixassem de acreditar em Deus.

Até 1990 existia uma seita nos EUA – chamada *Flat Earth Society* (Sociedade da Terra Plana) – que, de fato, dizia, baseada em uma interpretação literal da Bíblia, que a Terra era plana e parada no

espaço, e que o Sol girava em torno dela. No entanto, praticamente todos os criacionistas concordam, hoje em dia, que a Terra gira em torno do Sol. Assim, fica mais fácil introduzir, através dessa polêmica do século XVII, a compatibilidade entre a Ciência e a Religião. Posteriormente, ao ser abordado o tema da Evolução, pode ser lembrada aos alunos essa compatibilidade também para a teoria evolutiva. Você pode saber mais sobre essa questão no *site*: <http://www.comciencia.br/200407/reportagens/08.shtml>

### **Estratégia B: um criacionismo científico?**

Essa estratégia depende, naturalmente, da definição do que é Ciência ou do que é o conhecimento científico. O conhecimento científico pode ser definido da seguinte forma:

se caracteriza por ser objetivo, quantitativo, homogêneo, generalizador, diferenciador; por estabelecer relações causais depois de investigação árdua e comprovações que as justifiquem. É, portanto, resultado da pesquisa científica. Como o trabalho científico é permanente e contínuo, está aberto a mudanças. É um conhecimento em construção, logo, é uma produção histórica e social (HORA, 2004).

Ou seja, conhecimento científico procura relações causais e comprovações, o que o torna aberto a mudanças. Baseado nessa definição, podemos dizer que o criacionismo é uma ciência? Que evidências poderiam fazer um criacionista mudar de idéia? Na Ciência, fatos novos são produzidos com frequência, que confirmam ou contrariam as teorias existentes. As teorias científicas são constantemente aperfeiçoadas, através de contínuos testes (a própria Teoria da Evolução mudou bastante desde a sua formulação original por Darwin, como você pode constatar relendo as Aulas 3 e 4 de nosso Curso). A única fonte de informações do criacionismo é a Bíblia. É como se os biólogos usassem até hoje, sem questionamentos, *a origem das espécies*, de Darwin. Assim, o único evento que poderia, de fato, abalar a crença de um criacionista seria a descoberta de uma bíblia mais antiga que os escritos do Mar Morto, comprovadamente original, em que fosse declarado que as espécies haviam sido produto da Evolução.

O criacionismo não é uma ciência. A sua base é um único livro, que só pode ser considerado como verdade absoluta através da fé. O conhecimento criacionista não está aberto a questionamentos ou experimentações; ele é parte integral de uma abordagem fundamentalista religiosa e deve ser respeitado como tal: toda pessoa tem direito à fé em qualquer religião. Mas esta não pode ocupar um espaço na escola, dentro da disciplina de Ciências.

### **Estratégia C: críticas à Evolução**

Em relação ao item c (argumentos contra a Evolução), existem várias estratégias que dependem do tipo de crítica feita. Apresentamos adiante as mais frequentes, que você poderá ouvir, provavelmente, em sala de aula. Para cada argumento, convidamos você a refletir e encontrar suas falhas e maneiras de rebatê-los.

#### **Argumento 1 – A Evolução é só uma teoria**

Esse argumento não surgiria se as pessoas tivessem uma visão melhor sobre Filosofia da Ciência e do processo de construção do conhecimento científico. Todo o conhecimento científico evolui, e as bases sobre as quais as modificações acontecem são as **Teorias Científicas**. Já se passaram 150 anos desde a publicação, por Darwin, do livro *A origem das espécies*. Ao longo desse tempo, a teoria foi constantemente testada. O assunto é tão importante que, se algum cientista conseguisse evidências concretas (genes não respondendo à seleção natural, fósseis de humanos encontrados em rochas do período Cambriano, seqüências de DNA de genes humanos mais próximos dos genes de lagartos do que dos macacos, descoberta de mamíferos com seis membros etc.) de que a teoria evolutiva estivesse errada, ele certamente ganharia grande fama – provavelmente até um Prêmio Nobel! No entanto, todos os testes feitos até hoje serviram para confirmá-la e aperfeiçoá-la, como você viu ao longo de nossas aulas.

Baseados nisso, podemos dizer que o criacionismo é uma teoria?



O criacionismo só pode ser chamado de teoria no sentido mais popular da palavra (palpite, hipótese). O criacionismo não pode ser uma teoria científica porque: a) não é aberto à comprovação experimental; b) não tem como ser refutado (que tipo de fato natural poderia provar que o criacionismo está errado?); c) tem como base a fé, que é uma experiência individual e espiritual, não científica.

#### O que é uma teoria científica?

A palavra teoria pode ser usada, no dia-a-dia, com o sentido de palpite: "Eu tenho uma teoria sobre quem está namorando o Pedro". Também pode ser usada com o sentido de hipótese: "Minha teoria é a de que os cariocas são mais altos que os paulistas". Ou como contraponto à prática: "Nosso curso tem aulas teóricas e práticas". No entanto, quando os cientistas falam sobre teoria, referem-se ao sentido original da palavra. Uma teoria se origina a partir de um conjunto de hipóteses testadas e confirmadas. As teorias científicas evoluem constantemente: até mesmo a Teoria da Evolução que conhecemos hoje apresenta várias diferenças em relação à hipótese da seleção natural originalmente descrita por Darwin. Tais teorias não são palpites ou hipóteses; elas são constantemente testadas, tanto empiricamente como pela descoberta de fatos naturais novos. A base da Ciência são as teorias. Exemplos bem conhecidos são a Teoria da Evolução, a Teoria da Relatividade, a Teoria Quântica, a Teoria dos Conjuntos e as Teorias da Probabilidade.

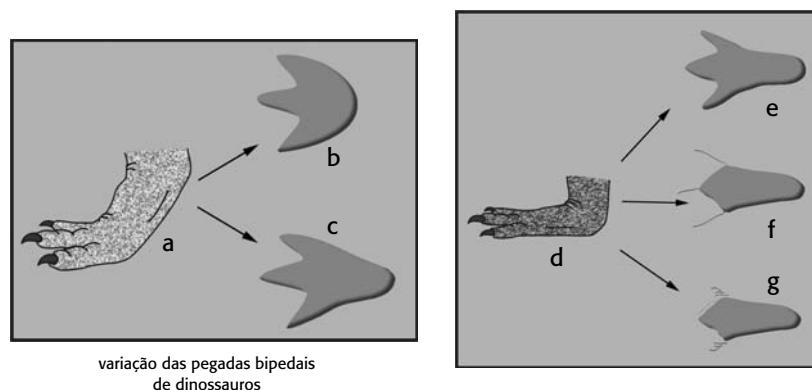
#### Argumento 2 – Pegadas humanas junto com pegadas de dinossauros?

Os evolucionistas dizem que o homem só surgiu 60 milhões de anos depois de os dinossauros já estarem extintos. Como é que eles explicam, então, que pegadas de humanos foram encontradas, lado a lado, com pegadas de dinossauros, no Texas (EUA)?



Realmente, se fossem encontradas pegadas humanas junto a pegadas de dinossauros enfrentaríamos um questionamento muito claro sobre o que conhecemos, hoje em dia, a respeito da evolução do Homem. O fato de nunca terem sido encontradas tais pegadas (ou crânios, ferramentas, ou qualquer outro indício humano) junto a fósseis de dinossauros é, na verdade, um dos argumentos que apoiam a teoria evolutiva contra a idéia de que tanto os Homens quanto os dinossauros foram criados ao mesmo tempo. Essas pegadas, como explicá-las? Elas foram descritas na década de 1960 por um pesquisador criacionista do Texas, Stanley Taylor, e amplamente

divulgadas em livros, folhetos, filmes e jornais. No entanto, uma análise cuidadosa dessas pegadas revelou, na década seguinte, que se tratavam, em sua maioria, de artefatos gerados pela erosão de pegadas de dinossauros tridáctilos (com três dedos), comuns naquela região (Figura 29.2).



**Figura 29.1:** Marcas deixadas por dinossauros tridáctilos andando com a parte dianteira do pé (a, b, c) e com a sola do pé inteira (d, e, f), mostrando como a erosão pode acabar gerando impressões parecidas com as de pés humanos gigantes (g). O reconhecimento dessas marcas como figuras de erosão foi feita através de análise detalhada dos padrões de desgaste das impressões, e atualmente é aceita até mesmo pelos criacionistas.

Você pode estar se perguntando: “Epa, ele falou ‘em sua maioria!’ Então, pelo menos algumas vezes, as pegadas eram verdadeiras.” Em realidade, não. Quando não se tratava de artefatos de erosão, as pegadas revelaram-se fraudes, ou seja, pegadas que haviam sido forjadas por pessoas inescrupulosas, tentando confundir os estudos dos paleontologistas. No final, o próprio Stanley Taylor reconheceu que nenhuma das pegadas era legítima, e o assunto foi considerado encerrado. Entretanto, mesmo já tendo sido provado que elas eram falsas, o argumento continuou sendo usado por muitos criacionistas, na esperança de influenciar pessoas que não soubessem da verdadeira história das pegadas do rio Paluxy. Se você quiser ver uma ampla discussão sobre o assunto, consulte o *site* (em inglês: <http://www.talkorigins.org/faqs/paluxy.html>).



### Argumento 3 – Os cientistas nunca viram a especiação acontecendo

Todo mundo sabe que filhotes de cachorro são cachorros, assim como filhotes de macaco são macacos, da mesma espécie que os pais. Os cientistas nunca viram uma espécie gerar filhotes de uma nova espécie. A idéia de que espécies apareçam a partir de outras espécies, então, é apenas uma hipótese, que nunca foi nem poderá ser provada, não é mesmo?



De fato, a especiação é um processo muito lento, podendo levar milhares de anos, que é muito mais tempo que a vida de um cientista. Assim, a maioria das especiações aconteceu mesmo sem ter um testemunho ocular que pudesse relatá-las. No entanto, a especiação, em alguns casos, pode acontecer de maneira muito rápida, de modo que as semelhanças nas seqüências gênicas permaneçam muito altas, apesar da presença do isolamento reprodutivo que caracteriza as espécies diferentes. Isso foi observado, por exemplo, nos peixes que vivem no Lago Vitória, na África. Esse lago passou por vários ciclos, em função do clima: em alguns momentos, era um grande lago (como hoje em dia), e, em outros, era fragmentado em muitos pequenos lagos. Com esse processo, várias espécies de *Tilapia* se originaram, mesmo em uma escala temporal muito reduzida (poucos milhares de anos), de modo que é possível acompanhar, a partir da alta semelhança genética, todo o processo. Mais surpreendente ainda: a especiação já foi produzida experimentalmente em moscas-da-fruta (*Drosophila*), através de muitas gerações criadas em laboratório, em isolamento e com populações pequenas.

De qualquer forma, a Ciência não pode se basear apenas naquilo que podemos observar hoje em dia. Senão, como seria possível existir uma ciência como a História?! Alguém já viu Júlio César? Então, será que ele não existiu? Ninguém duvida de que Júlio César tenha existido porque há evidências múltiplas e claras de sua existência. Assim, será razoável dizer que se ninguém houvesse visto a especiação ocorrer isso significaria que ela não existe, considerando que o número de evidências de especiações passadas é muito superior ao das evidências da existência de César?

Finalmente, a observação direta, que os criacionistas argumentam ser indispensável para a comprovação da Evolução, não é, de fato, necessária. Senão, não poderíamos acreditar que a Terra gira em torno do Sol (alguém já se posicionou fora do sistema solar para ver isso?) ou que o núcleo dos átomos é feito de prótons e nêutrons. O cientista age, muitas vezes, como um detetive, que consegue descobrir quem cometeu um crime a partir das evidências deixadas. Se fosse sempre necessário haver uma testemunha ocular para que os crimes fossem elucidados, como seria o trabalho da Justiça?

**Argumento 4 – Se o crescimento do pescoço da girafa se deu porque era vantajoso ter pescoço longo para conseguir comer as folhas altas das árvores, por que os outros herbívoros não têm pescoço longo?**

O argumento aqui é: se a seleção natural explica a evolução do pescoço da girafa, seria esperado que ela operasse também, com o mesmo fim, em outros animais, de modo que teríamos elefante de pescoço comprido, vaca de pescoço comprido etc. Essa é uma argumentação ingênua, embora possa aparecer em sala de aula. Como você a rebateria?



A evolução das espécies depende, ao mesmo tempo, do potencial suficiente (dado pela variabilidade gênica) e das pressões seletivas específicas que atuam sobre ele. Achar que todos os herbívoros deveriam ter seguido o mesmo caminho evolutivo da girafa é considerar que as várias outras adaptações a nichos diferentes (comer grama, comer pequenos arbustos etc.) são menos importantes que poder comer folhas altas de árvores. Na verdade, o preço que as girafas pagam para poder explorar o nicho exclusivo de comer folhas do topo das árvores é fisiologicamente muito alto (como a necessidade de um sistema circulatório especializado para enviar o sangue até a cabeça). Assim, a evolução de um mamífero com pescoço tão comprido foi um evento raro, e poderia nem ter ocorrido. O fato de ele ter acontecido, portanto, não significa que seria a tendência natural de todos os herbívoros, já que muitos estão perfeitamente bem adaptados a comer grama ou pequenas plantas.

**Argumento 5 – Vários crânios encontrados em escavações, considerados como sendo de ancestrais humanos (como o “Homem de Nebraska”, o “Homem de Piltdown”), revelaram-se fraudes. Isso prova que a teoria evolutiva é, ela mesma, uma fraude.**

Na verdade, encontrar tais fósseis e depois descobrir que eles eram falsos é mais uma evidência de como a Ciência funciona bem. Todas as evidências que aparecem são submetidas ao teste do tempo. Em alguns casos, elas são equívocos ou fraudes (o “Homem de Piltdown” foi uma piada feita por um biólogo e teólogo francês com seus amigos ingleses, montando, cuidadosamente, um crânio de humano com uma mandíbula de orangotango, que teve os dentes limados para simular o hábito alimentar onívoro). Nesses casos, elas são descartadas e passam a fazer parte da História da Ciência. Por outro lado, as evidências consideradas corretas são aquelas (como o *Australopithecus* ou o *Homo habilis*) que são encontradas independentemente por vários pesquisadores e que sejam coerentes com algum cenário evolutivo.

Uma das bases das várias religiões é a fé. As religiões apresentam dogmas, que são as verdades reveladas direta ou indiretamente por Deus. A fé consiste em confiar, independentemente da presença de provas, em uma declaração, considerada a Verdade. A fé transcende os sentidos. Assim, por exemplo, um católico tem fé que o que come durante a comunhão é uma parte do corpo de Cristo. Não há nada a ser duvidado ou testado. A verdade da religião é baseada na fé em seus dogmas, que são imutáveis.

A Ciência, por outro lado, está aberta a questionamentos. Ela evolui de acordo com os novos fatos observados, em uma espiral em que os conhecimentos obtidos são integrados às teorias existentes ou são usados para contestá-las ou propor teorias novas e mais compatíveis com o conjunto de dados disponíveis naquele momento.

**Argumento 6 – O Homem de Cro-Magnon tinha uma capacidade craniana quase tão grande quanto a do *Homo sapiens*. Portanto, o Homem de Cro-Magnon não pode ser considerado um ancestral de nossa espécie.**

É verdade. Os evolucionistas concordam com essa afirmação (veja nossa Aula 25 sobre evolução humana). A linhagem do Homem de Cro-Magnon é irmã da que originou o homem atual. O Homem de

Cro-Magnon viveu na Europa, tendo-se extinguido. Isso não significa, no entanto, que nossa espécie não se tenha originado de outras. Da mesma forma que temos evidências de que o Homem de Cro-Magnon não é nosso ancestral, temos evidências de que o *Homo habilis* e o *Homo erectus* o eram. Os dados dos vários crânios de *Homo habilis*, *H. erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens*, assim como análises de DNA de fósseis de algumas dessas espécies, permitem atualmente delinear hipóteses bastante claras sobre a evolução de nosso gênero nos últimos dois milhões de anos.

**Argumento 7 – Se o homem evoluiu do macaco, como é possível que ainda existam macacos?**

O homem não evoluiu do macaco. Ele evoluiu de um macaco. Os macacos atuais não são nossos ancestrais; eles são nossos primos. Todas as evidências fósseis, morfológicas e de seqüências de DNA indicam que nós e os macacos atuais descendemos – todos – de primatas africanos. Esses macacos evoluíram para várias linhagens, uma das quais originou nossa espécie.

**Argumento 8 – Por que, em lugar nenhum do mundo, se observa uma coluna geológica completa, com fósseis desde o Cambriano até os tempos atuais?**

É impossível encontrar-se uma coluna completa porque as colunas são formadas a partir da deposição, sob a água, dos fósseis. Não existe nenhuma parte do Planeta que tenha ficado submersa durante os 3,5 bilhões de anos da evolução! No entanto, exemplos parciais da coluna geológica aparecem em várias partes do mundo, independentemente, e com sobreposição suficiente para se reconstituir a seqüência geológica completa.

**Argumento 9 – A Segunda Lei da Termodinâmica estabelece que todo processo tem tendência à desordem (também chamada Entropia). A teoria evolutiva depende de um aumento de organização; portanto, é incompatível com as leis da Física.**

Quando você nasceu, era menor e menos organizado do que é agora. No entanto, você cresceu, produziu novas moléculas, aumentou sua complexidade, ou seja, diminuiu sua entropia. Como isso foi possível? Você contrariou a Segunda Lei da Termodinâmica?



Pode ficar tranquilo, você não quebrou a lei! Na verdade, a Segunda Lei da Termodinâmica diz que em um sistema fechado, haverá uma tendência a aumento de entropia. Você não é um sistema fechado, ou seja, existe energia entrando e saindo de você. Assim, você usou essa energia (na forma de alimentos) para se organizar. Em outras palavras, diminuiu sua entropia (crescendo) à custa do aumento da entropia da comida que comeu.

Mas de onde a vida no nosso planeta retirou energia para se organizar?



De nossa grande fonte de energia: o Sol. O Sol está aumentando sua entropia, desorganizando-se e perdendo energia. Parte dessa energia é recebida pela Terra; é a fonte que permite que os sistemas vivos se organizem, cresçam e evoluam.

**Argumento 10 – O cientista francês Louis Pasteur provou, ainda no século XIX, que geração espontânea de vida a partir de matéria inanimada não era possível. Como podem os evolucionistas, então, desmentir Pasteur para explicar a origem da vida na Terra?**

Ao contrário do que se pensava na época, Pasteur mostrou que as moscas não eram geradas espontaneamente da carne podre nem os ratos do lixo. Ele demonstrou que as moscas se originavam de outras moscas, e que o processo de apodrecimento se devia a organismos muito pequenos (os microorganismos). Se, por um lado, isso mostra que a vida no intervalo de tempo de alguns dias – ou anos, ou séculos – não se cria do nada, isso também não significa que, em uma escala de bilhões de anos, em condições propícias, a vida não possa ter se originado espontaneamente, ainda que inicialmente e, em formas extremamente simples.

**Argumento 11 – Como estruturas tão perfeitas e complexas – como o olho humano – poderiam ter aparecido apenas por acaso? Certamente, sua existência comprova a existência de um ser superior, que as desenhou.**

A evolução será devida apenas ao acaso? Essa é uma visão deturpada do que seja a Evolução! A mutação é devida, basicamente, ao acaso. A deriva gênica também é. Mas a seleção natural certamente não é um processo aleatório! Você viu, em uma de nossas primeiras simulações com o programa Populus (usando o módulo da wozzleologia), a força que a seleção natural pode ter ao dirigir o processo evolutivo. O olho humano, na verdade, nem é uma estrutura tão perfeita, pois apresenta – devido a contingências anatômicas decorrentes de nossa origem evolutiva como vertebrados – um ponto cego que precisa ser compensado por mecanismos neurológicos complexos. Curiosamente, os olhos das lulas e dos polvos são muito mais eficientes: eles não têm pontos cegos. Será que o ser superior que criou os homens e todos os animais preferia as lulas, desenhando para elas olhos mais eficientes que aqueles dos homens e outros mamíferos?

### **Estratégia D: liberdade de expressão**

Nessa estratégia argumenta-se que o aluno não deveria receber, na escola, apenas a mais aceita visão científica da origem da vida e da evolução das espécies. Esse argumento, de fato, é bastante interessante, e acreditamos que deveria ser seriamente considerado. No entanto, não é isso que os criacionistas realmente querem! Eles não desejam que haja discussão crítica sobre os diversos mitos religiosos para a origem do mundo e do Homem. Eles almejam que seja contraposta à teoria evolutiva somente a versão bíblica, que é apenas uma dentre dezenas de versões religiosas sobre nossas origens.

Desde que os homens tornaram-se conscientes de sua existência, passaram a questionar sua posição no contínuo do Universo. De onde eles vinham? Para onde eles iam? Para responder a essa primeira pergunta, as religiões de várias partes do mundo produziram os chamados mitos de criação. Vejamos alguns exemplos:

**China:** Deus cuspiu nas mãos e bateu palmas. Isso criou a Terra e os céus. Os homens, as mulheres e os demônios foram criados a partir das lendas.

**Judaico-cristianismo:** Deus criou o Universo a partir do Caos. O homem foi criado após todas as plantas e animais, a partir do barro, ao qual Deus deu o sopro da vida. A mulher foi criada do homem.

**Egito:** No início, o Universo era feito de água. Nesse universo, o deus Atum desejou existir e surgiu. Por não conseguir ficar em pé na água, Atum criou a terra firme, onde construiu um templo. Ele, porém, se sentiu sozinho e decidiu gerar dois filhos. O menino foi cuspidor, e se chamou Shu. A menina foi vomitada, e se chamou Tefnut. Depois de algum tempo, os deuses Shu e Tefnut viajaram. Atum ficou com saudades e enviou seus dois olhos em busca dos filhos. Quando os olhos retornaram, trazendo Shu e Tefnut, Atum chorou de emoção. Conforme as lágrimas caíam no chão, iam-se tornando homens e mulheres.

**Índia:** No início, só existia Purusha, o deus de mil cabeças, mil olhos e mil braços, que tinha 1/4 de si na Terra e 3/4 no paraíso. Purusha foi sacrificado pelos deuses. Do ritual de sacrifício foram criados cânticos, versos, cavalos, vacas e carneiros. Quando os deuses dividiram o corpo de Purusha, criaram a lua a partir de sua mente. Seus olhos geraram o sol; seu hálito, o vento; seu umbigo, a atmosfera; sua cabeça o firmamento. Dos seus pés surgiu a Terra; os pontos cardinais surgiram de suas orelhas. Sua boca originou os homens e mulheres Brahman, seus braços originaram os Rajanya, suas coxas originaram os Vaishya e seus pés originaram os Shudra (esses termos descrevem os quatro níveis de castas da sociedade Hindu).

**Noruega:** O deus Odin criou o Universo e a Terra, no formato de um círculo plano. Um dia, Odin e seus irmãos, Vili e Ve, andavam na praia, onde encontraram dois troncos de árvores caídos na areia. Odin lhes deu o sopro da vida. Vili lhes deu pensamentos e sentimentos. Ve lhes deu audição e visão. Esses foram o primeiro homem, Ask, e a primeira mulher, Embla.

**África, povo Orubá:** No início, só existia água e caos. O deus Olorum enviou seu assistente, Obatala, até a água por uma enorme corrente de ouro, carregando um galo, um pouco de ferro e uma pequena palmeira. Quando Obatala chegou à água, colocou o galo em cima do ferro. O galo arranhou o metal e gerou a terra firme. Ele, então, plantou nessa terra a palmeira, que se reproduziu criando as florestas. Em seguida, Obatala fez um homem de terra e Olorum lhe deu o sopro da vida.

**Peru, povo Inca:** No início, só existia a montanha e o lago Titicaca. Do lago surgiu o Deus-Sol, Pachacamac. Quando isso ocorreu, o céu ainda era vazio; então, ele criou as estrelas e a lua, com quem se casou. Os primeiros seres humanos foram feitos por Pachacamac, a partir de uma pedra retirada de uma enorme montanha. Os primeiros homens não sabiam como sobreviver no mundo; então, Pachacamac e a lua geraram um filho, que ensinou aos homens como cultivar a terra, e uma filha, que ensinou às mulheres como fazer tecidos e comida.

Nos Estados Unidos, onde normalmente não existe ensino de religião nas escolas, a estratégia criacionista tem sido procurar obter tempo nos cursos de Biologia para o ensino da versão bíblica (ou seja, religiosamente unilateral) da origem. No Brasil, como o ensino de religião é comum nas escolas, a estratégia criacionista tem sido ensinar a versão bíblica na disciplina de Religião, que é ensinada muito antes de os alunos começarem a aprender evolução na disciplina de Ciências. Dessa forma,

uma abordagem que poderia ser útil na formação crítica do aluno seria a introdução dos vários mitos de criação, logo que fosse apresentado o conteúdo programático de Evolução, de modo a mostrar aos alunos a diversidade de hipóteses, para a origem da vida e da nossa espécie, geradas pelas várias sociedades. A teoria evolutiva poderia ser apresentada, em seguida, como a única que não se desenvolveu a partir de uma religião, sendo socialmente muito mais recente (150 anos de idade, comparada com os milhares de anos de existência dos mitos de criação) e baseada no método científico.

## **A ARCA DE NOÉ E A BIOGEOGRAFIA**

Além de argumentarem que a Terra tem menos de sete mil anos, os criacionistas também dizem que os eventos descritos na Bíblia sobre o Dilúvio Universal devem ser interpretados literalmente. Ou seja, Noé colocou numa arca, em sete dias (Gn, 7: 4-10), um casal de cada uma de todas as espécies terrestres do planeta. Após o dilúvio, que, segundo a Bíblia (Gn, 7: 21-23), matou todos os animais terrestres que não estavam na arca, Noé e sua família espalharam os animais e plantas pelo planeta. A história do Dilúvio é uma bela parábola. No entanto, a tentativa de interpretá-la literalmente é um dos pontos fracos do criacionismo, que podem ser explorados em discussões. Se a Bíblia deve ser interpretada literalmente e dá um relato muito detalhado do evento do dilúvio, os criacionistas devem ser capazes de responder:

- a) Bois e carneiros são animais extremamente úteis, que são explicitamente listados na Bíblia, na passagem sobre o dilúvio. Escorpiões, cobras e pragas não são listados; mas, como são animais terrestres, também deviam estar presentes na arca. Por que será que os filhos de Noé, que seguiram para as Américas e Oceania, não trouxeram consigo camelos, bois e carneiros, apesar de sua clara utilidade, mas escorpiões, cobras e pragas?
- b) Atualmente são conhecidas cerca de 2 milhões de espécies de insetos. A maioria delas tem distribuição geográfica restrita a continentes específicos. Como foram transportadas até a arca em apenas sete dias? E como todas elas foram levadas de volta, do monte Ararat aos seus locais de origem?



- c) Os criacionistas dizem que os fósseis dos dinossauros foram produzidos durante o dilúvio. Existiam dinossauros na arca? Se sim, considerando-se o tamanho imenso de vários deles (e são conhecidas centenas de espécies de dinossauros grandes), como foram acomodados na arca? Se não, isso significa que a Bíblia mente ao dizer que todas as espécies terrestres estavam presentes na arca?
- d) Os pingüins são animais terrestres que não conseguem permanecer por longo tempo na água. Portanto, eles teriam morrido no dilúvio, a não ser que estivessem também na arca. Como eles foram da Antártida para a arca? Como voltaram?
- e) Por que várias espécies como preguiças, sagüis, onças, centenas de orquídeas, dezenas de espécies de ratos etc. só existem na América do Sul? Se elas foram salvas pela arca, por que algumas não foram mantidas em outras partes do mundo? A mesma coisa com cangurus, avestruzes, ornitorrincos etc. na Oceania.
- f) A batata e o milho são plantas especialmente úteis na agricultura. No entanto, elas só foram introduzidas no Velho Mundo após a descoberta da América por Colombo. Essas plantas não poderiam ter sobrevivido a um dilúvio universal; então, elas estavam na arca. Por que plantas tão úteis, que poderiam ter amenizado a fome da população, não foram aproveitadas pelo povo de Noé, sendo levadas apenas para as Américas, não sendo deixadas em nenhuma outra parte do mundo?
- g) São conhecidas dezenas de espécies de vermes, vírus e parasitas que são exclusivas da espécie humana. Esses organismos não podem viver por muito tempo fora do homem, e muitos deles teriam se extinguido durante o dilúvio, a não ser que estivessem na arca. Seriam, então, Noé e seus familiares portadores de todas essas doenças ao mesmo tempo?
- h) Por que não há registro de qualquer dilúvio nos escritos históricos de outras civilizações (como a egípcia) existentes na época descrita, na Bíblia, como a do dilúvio universal (2000 a.C.)?

Na verdade, a explicação mais lógica é a de que houve mesmo uma enorme enchente na região do Oriente Médio. O povo judeu – como a maioria dos povos da época – pensava que o mundo fosse muito menor; conseqüentemente, acreditou que tal enchente houvera atingido o

mundo inteiro, ou seja, que ele tivesse sido um dilúvio universal. Vista dessa forma, a história do dilúvio é coerente, sua explicação religiosa é indiscutível e não há qualquer incompatibilidade com os dados científicos. A incompatibilidade surge, apenas, quando se tenta ler o texto da Bíblia de maneira literal, esquecendo que ele foi escrito para um povo específico e com linguagem adaptada àquele povo.



Você pode encontrar uma longa discussão (em inglês) sobre a logística da Arca de Noé em <http://www.talkorigins.org/faqs/faq-noahs-ark.html#gathering>.

## CONCLUSÃO – A CIÊNCIA NOS TORNA HUMILDES

A evolução do conhecimento humano sobre o Universo se assemelha à evolução individual de uma pessoa. Da mesma forma que as crianças percebem o mundo como algo que existe apenas para elas, as sociedades antigas acreditavam que nós éramos o centro do Universo e da Criação. Quando a Bíblia foi escrita, não se conheciam as Américas e a Oceania, pensava-se que o mundo fosse plano e que o Sol e a Lua girassem em torno da Terra. Por essa visão de mundo, era fácil conceber, por exemplo, que uma arca, como a de Noé, pudesse acolher um casal de cada uma de todas as espécies do mundo (já que, na época, o mundo conhecido era bem menor, sem os 2 milhões de espécies que conhecemos atualmente). Com o desenvolvimento da sociedade, nossa espécie foi, aos poucos, expandindo seu conhecimento sobre o mundo e o Universo. À descoberta de que o mundo era redondo seguiu-se, graças ao desenvolvimento do telescópio, a de que a Terra não era o centro do nosso sistema solar. Depois, descobriu-se que nosso sistema solar não era o centro do Universo, que nossa espécie não era separada das outras e nem sequer representava o clímax da evolução. Finalmente, chegou-se a conclusão de que nosso pensamento não é todo razão, pois temos também um inconsciente, que muitas vezes determina nosso comportamento. Ou seja, da mesma forma que o nosso crescimento pessoal resulta no reconhecimento progressivo de nossos limites e nossa posição na sociedade, o desenvolvimento das sociedades, graças à Ciência, foi no sentido de mostrar que não somos o centro, mas sim uma parte integrante do Universo. Não é porque não somos o centro do Universo, nem do nosso sistema solar, nem da

Natureza e nem mesmo de nossa própria razão, que não deixamos de ser especiais. A dimensão espiritual fortalece nossa ética e provê uma explicação existencial adequada e adaptada a cada cultura. Nesse sentido, a Ciência, com sua interpretação física da Natureza (aí incluído o fato da Evolução), e a Religião, com sua explicação metafísica da Alma (aí incluídos os mitos de criação) tornam-se complementares.

Navegar é preciso

Aqui estão alguns *sites* interessantes sobre o debate Teoria Evolutiva X Criacionismo

<http://www.xr.pro.br/EVOXCRIA.HTML>

<http://www.talkorigins.org/>

<http://www.religioustolerance.org/welcome.htm#new>

<http://www.jornalinfinito.com.br/series.asp?cod=118>

**RESUMO**

A consciência da própria existência é uma característica que separa a nossa espécie de todas as outras. Essa consciência resulta em perguntas existenciais sobre de onde viemos e para onde vamos. Na ausência de metodologias adequadas para explicar até as coisas mais simples – como a existência do Sol ou da Lua –, os povos antigos criaram mitos de criação. Esses mitos permaneceram como a Verdade nas sociedades durante milhares de anos, até que o desenvolvimento científico e tecnológico permitiu que os fatos da Natureza pudessem ser explicados de maneira materialista. Essa revolução começou com a criação do telescópio, o reconhecimento de que os fósseis eram vestígios de espécies que haviam vivido no passado, o desenvolvimento da Geologia e as grandes viagens científicas do século XIX. Desde então, a evolução biológica proposta por Darwin foi repetidamente testada, e novas evidências foram surgindo, de modo que ela se tornou uma teoria científica.

Teorias científicas não são teorias comuns, como aquelas que usamos no dia-a-dia para dar palpites sobre fenômenos à nossa volta. As teorias só podem ser chamadas científicas quando apresentam uma sustentação racional sólida, são baseadas em modelos e já foram testadas repetidas vezes. Teorias científicas evoluem, são modificadas, aperfeiçoadas.

A Igreja Católica, assim como a maioria das igrejas do planeta, aceita a evolução das espécies e não vê nisso qualquer contradição com a fé ou com os ensinamentos de Deus. No entanto, um grupo minoritário no mundo, formado por fundamentalistas religiosos, em geral de igrejas evangélicas, nega a existência da evolução e prega que a Terra tem menos de 7000 anos (ao contrário dos mais de 4 bilhões de anos indicado pelos dados da Geologia e da Astronomia). Para esse grupo, chamado de criacionistas, todos os relatos da Bíblia devem ser interpretados literalmente. Todas as pessoas têm direito à fé e religião; portanto, não há nada de repreensível na posição criacionista. No entanto, o movimento criacionista tem procurado, dentro da tradição da evangelização, intervir no ensino de Ciências, tentando refutar a teoria evolutiva e introduzir o ensino do criacionismo nas escolas, em detrimento do ensino de Evolução ou o dos mitos de criação das outras religiões. Essa é uma proposta inaceitável, por ser discriminatória as outras religiões e incompatível com o ensino científico e o desenvolvimento de uma atitude crítica pelos alunos.



2. *Homo sapiens* (nossa espécie) e *Pan troglodites* (chimpanzé) têm 99,4% de seus genes iguais (WILDMAN *et al.*, 2003); ambos têm 98% de seus genes iguais aos do gorila. Da mesma forma, dos 16.000 genes expressos no cérebro humano, 15.000 também são expressos no cérebro do chimpanzé, 14.000 no cérebro do gorila, e menos de 10000 no cérebro de *Macaca mulata* (macaco Rhesus) (UDDIN *et al.*, 2004). Na sua opinião, quais as conseqüências desses resultados recentes para o debate criacionismo x teoria evolutiva?

This image shows a blank sheet of white paper with horizontal ruling lines. The lines are evenly spaced and run across the width of the page. There are no margins, text, or other markings on the paper.**RESPOSTA COMENTADA**

*Esses resultados demonstram que a espécie dos chimpanzés está extremamente próxima da nossa. De fato, isso tem levado os cientistas a concluir que eles deveriam ser transferidos do gênero Pan para o gênero Homo, que passaria a ter dois subgêneros, com as espécies atuais Homo (Homo) sapiens e Homo (Pan) troglodites. A consequência para o debate criacionismo x teoria evolutiva é que fica cada vez mais clara a nossa relação evolutiva com os macacos. Repare que o Homem e o chimpanzé não têm em comum apenas os genes expressos (poderia ser argumentado que eles têm esses genes apenas porque têm corpos/fisiologia parecidos), mas também as substituições sinônimas – que não mudam as proteínas. A semelhança nas substituições não-adaptativas não pode ser explicada por semelhança morfológica ou fisiológica; é o resultado esperado de espécies que têm um ancestral comum.*

3. Em 1925, o professor de Biologia John Scopes, de 25 anos, foi condenado por júri popular (o que ficou conhecido como “O julgamento do Macaco”) por ter ensinado Evolução aos seus alunos, no Estado do Tennessee-EUA, onde era proibido tal ensino. O que o julgamento de John Scopes e o de Galileu, no século XVII, tem em comum?

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Nos dois casos, o fundamentalismo religioso foi usado para reprimir a manifestação científica. Ambos os réus, considerados culpados pela intolerância religiosa da época, foram, anos mais tarde (no caso de Galileu, 350 anos; no caso de John Scopes, 25 anos), reconhecidos como inocentes, quando finalmente os legisladores se convenceram da verdade científica que eles ensinavam. Você pode ter mais informações sobre o julgamento de John Scopes em <http://www.sabbatini.com/renato/correio/ciencia/cp990820.htm>.*

## **AUTO-AVALIAÇÃO**

Esta aula é fundamental em nosso Curso, pois a Evolução é uma disciplina integradora da Biologia. Não pode deixar de ser ensinada e nem confundida com explicações religiosas que fogem do mundo científico e do conteúdo programático dos cursos de Ciências e de Biologia no Ensino Fundamental e Médio. Frequentemente, os professores se sentem intimidados para argumentar sobre Evolução com seus alunos, o que resulta, muitas vezes, em evitar o assunto, deixando-o para ser abordado apenas no último ano do Ensino Médio. Esperamos que você tenha sido devidamente instigado, nesta aula, a argumentar contra as teses criacionistas e procurar a alternativa de consenso, em que Religião e Ciência não sejam contraditórias. Revise os argumentos criacionistas apresentados e veja, a partir deles, como tem sido a estratégia usada para tentar desacreditar a Evolução, através da desinformação disfarçada em argumento científico.

## **INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Na próxima aula, falaremos sobre o estado do ensino de Evolução no Brasil e de como esse ensino pode ser mais bem incorporado ao de Ciências nas escolas.



## O ensino de Evolução

# AULA 30

### Meta da aula

Discutir a percepção dos alunos brasileiros sobre Evolução e apresentar algumas estratégias no ensino dinâmico da disciplina.

Ao final da aula, você deverá ser capaz de:

- Enumerar algumas das maiores deficiências que os alunos do Ensino Fundamental e Médio têm no estudo de Evolução.
- Descrever maneiras alternativas para o ensino de Evolução.

### Pré-requisitos

É pré-requisito desta aula nada mais nada menos que a disciplina de Evolução. É possível, ainda, sugerir a você que reveja, especialmente, as Aulas 1, 16 e 29.

## INTRODUÇÃO

Ao longo de nossa disciplina, você viu como a idéia da Evolução surgiu para os cientistas no século XIX; como essa idéia se consolidou através de inúmeros testes e do acúmulo de evidências e como foi modificada e aperfeiçoada ao longo do século XX. A teoria evolutiva era revolucionária e poderosa! Tanto era que provocou reações de grupos conservadores - principalmente dentro da Igreja - que não se viam desde o julgamento de Galileu, no século XVII. A teoria evolutiva é revolucionária e poderosa! Isto porque ela coloca nossa espécie dentro de um contínuo com o resto da Natureza e integra os conceitos dos vários campos da Biologia, bem como também da Paleontologia e da Geologia. É nesse contexto que os Parâmetros Curriculares Nacionais - Ciências Naturais indicam que a compreensão da história evolutiva dos seres vivos é de fundamental importância para que os alunos sejam capazes de organizar e integrar os conhecimentos em Ciências Naturais.

Nesta, como na nossa primeira aula, estamos mais uma vez diante de um epílogo (ver Aula 1: Introdução ao curso). É a última aula da nossa disciplina; nesse sentido, é o fim dessa nossa relação professor-aluno: mais uma etapa está cumprida! Contudo, mais uma vez, esse fim revela um início: estaremos discutindo o ensino e a aprendizagem de Evolução com você, futuro professor de Ciências e de Biologia. É, portanto, um recomeço, noutras bases, em desenvolvimento espiral (ver Aula 16 de Evolução: Controvérsias Evolutivas). Assim, vamos partilhar idéias, sugestões e propostas, pois o ensino de Evolução, em breve, será responsabilidade nossa!

## NÃO ESTAMOS SÓS

Existe todo um campo de pesquisas em ensino e aprendizagem. Podemos começar dizendo que, nesse tipo de abordagem, a tarefa principal nem sempre é a de resolver todos os problemas; o mais importante, muitas vezes, é contribuir com elementos para o aprofundamento da discussão sobre eles. Isto significa dizer que, antes de mais nada, é preciso abandonar a linha de **PENSAMENTO POSITIVISTA**, "(...) pois em educação as coisas acontecem de maneira tão inextricável que fica difícil isolar as variáveis envolvidas e mais ainda apontar claramente quais são os responsáveis por determinado efeito" (LÜDKE & ANDRÉ, 1986). Desse modo, o uso da subjetividade não é um fator limitante, uma vez que o objetivo nesse tipo de pesquisa é ajudar o professor a julgar aquilo que

### POSITIVISMO

Filosofia de August Comte. Baseia-se nos fatos e na experiência e deriva do conjunto das ciências positivas, repelindo a Metafísica e o sobrenatural. Por extensão, é qualquer filosofia que privilegie o conhecimento científico e combata a Metafísica.

para ele é significativo e o que trará benefícios às suas aulas, podendo servir para ajudá-lo a desenvolver novas idéias, confirmar ou rejeitar hipóteses de trabalho, dar origem a novos dados e a novas práticas.

Dentro desse campo existe uma área mais específica que é chamada Ensino de Biologia. Os trabalhos nessa área envolvem a compreensão das complexas relações estabelecidas entre alunos, professores e conhecimento, tanto em espaços formais como em sala de aula, quanto em espaços não-formais como museus, salas de cinema etc. Além disso, focaliza também os aparatos técnicos de mediação de conhecimento, tanto didáticos (livros, jogos) quanto midiáticos (TV, jornal, cinema). O ensino de Evolução integra essa área.

No Brasil, ocorrem, desde 1986, na Faculdade de Educação da Universidade de São Paulo (FEUSP), os encontros Perspectivas do Ensino de Biologia (EPEB), que reúnem pesquisadores e professores interessados nos problemas relacionados ao ensino de Biologia. Em 2004, ocorreu o IX Encontro, no qual foram apresentados 291 trabalhos, dos quais quase 5% (13 trabalhos) diziam respeito a problemas relacionados com o ensino, a aprendizagem e a apropriação dos conceitos evolutivos nas escolas, universidades, mídia etc.

Além dos EPEB, foi criada, em 1997, a Sociedade Brasileira de Ensino de Biologia (SBEnBio), que tem por finalidade promover o desenvolvimento do ensino e da pesquisa em ensino de Biologia. A SBEnBio promove, a cada dois anos, Encontros Regionais de Ensino de Biologia, os EREBIO. Já houve dois desses encontros no Rio de Janeiro (na UFF, em 2001, e na Faculdade de Formação de Professores da UERJ, em São Gonçalo, em 2003) e outro na Bahia (na Universidade Estadual de Feira de Santana - UEFS, em 2003). Nesses três encontros foi apresentado um total de 310 trabalhos, dos quais 22 diziam respeito à temática do ensino de Evolução (7% do total de trabalhos).

Você pode visitar o site do SBEnBio no endereço <http://www.sbenbio.org.br..>

Mundo afora, as pesquisas em ensino de Evolução têm despertado interesse crescente de pesquisadores e professores. Por exemplo, recentemente houve, nos EUA, uma conferência nacional sobre o ensino dessa disciplina (2002) e, no Canadá, foi criado um centro de pesquisas sobre o ensino de Evolução. A que se deve tanto interesse? Existem pelo menos três boas razões para isso:

1. A teoria evolutiva é fundamental para a compreensão e organização dos conhecimentos a respeito do mundo natural (esperamos que, “a esta altura do campeonato”, nossa 30ª aula, isto esteja bem claro para você).

2. Apesar disso, tem-se constatado que a compreensão dessa teoria, tanto pelo público leigo quanto por parte de muitos professores e pesquisadores, é pequena.

3. Tem havido um recrudescimento de movimentos e organizações contrários ao ensino de Evolução, especialmente nos EUA (ver Aula 29: Debatendo Argumentos Criacionistas).

Como você deve estar percebendo, esse assunto é sério, e é grande a nossa responsabilidade: mas não estamos sós! Uma vez que já discutimos em Evolução os itens 1 e 3, vamos tentar entender alguns dos problemas envolvidos com a aprendizagem da teoria evolutiva.

Mais informações sobre a conferência nacional a propósito do ensino de Evolução ocorrida nos EUA podem ser obtidas no site <http://www.ucmp.berkeley.edu/ncte>. O endereço do centro de pesquisa em ensino de Evolução no Canadá é: Evolution Education Research Centre, McGill University, 3700 McTavish, Montréal, Québec H3A 1Y2.

## CONCEPÇÕES ALTERNATIVAS

Durante muito tempo, grande parte das pesquisas em ensino-aprendizagem foram norteadas pelo modelo de mudança conceitual. Segundo esse modelo, os alunos possuem um conjunto de conceitos com os quais interpretam os fenômenos naturais. Tais conceitos são concepções a respeito de como o mundo funciona. Por exemplo, uma criança observa seu cachorro, seu gato, as baratas e percebe que todos eles andam. Ela conclui, então, que seres vivos são aqueles que têm movimento. Esse conjunto de conceitos é o que ela utiliza para resolver situações-problema. Porém, toda vez que esses conceitos fracassarem ao explicar determinadas situações concretas, a criança estará aberta para mudá-los por outros que sejam mais eficientes na resolução do problema. Esse processo de aceitação de conceitos novos, mediada pelo fracasso dos antigos, é a mudança conceitual. No exemplo de que estamos falando, a criança deveria abandonar a idéia de que seres vivos são aqueles que andam a partir do momento em que se depara com a realidade das plantas, que são seres vivos e, no entanto, não se movimentam. Segundo o modelo, a mudança conceitual é mediada por conflito cognitivo e opera uma reestruturação nas idéias do estudante.

Esse modelo foi muito criticado, porque assume a aprendizagem como um processo exclusivamente racional. Pesquisas recentes têm demonstrado que as concepções dos alunos são extremamente resistentes à mudança conceitual e que, no processo de aprendizagem, existe não só uma decisão racional, como também uma teia de relações entre as concepções prévias do aluno sobre o assunto, respeito e afeto dele o pelo professor, pelas crenças religiosas, influência da mídia, visão de mundo, opinião a respeito da natureza da atividade científica etc. Desse modo, o aprendizado ocorre em um fundo de múltiplas influências (racionais, afetivas e culturais), naquilo que foi denominado ecologia conceitual.

Essa teia de relações parece ser muito importante, especialmente no que diz respeito ao aprendizado da teoria evolutiva. Primeiramente, essa teoria tem sido um tópico muito controverso, fundamentalmente por causa da sua interseção com as crenças religiosas; do mesmo modo, a mídia se apropria dela o tempo todo, promovendo uma divulgação muitas vezes distorcida e simplista, com interpretações do conhecimento “enriquecidas” de novos significados. Além disso, existe, também, um discurso de senso comum sobre a teoria evolutiva que é **TELEOLÓGICO** e **ANTROPOMÓRFICO**, contribuindo para a construção de concepções errôneas por parte dos estudantes. O resultado dessas múltiplas influências é que no momento em que os estudantes entram em contato com o ensino formal da teoria evolutiva, eles já trazem consigo uma série de concepções alternativas que são o "produto e o processo de uma atividade de construção mental da realidade" (GIORDAN, 1987). Devido a isso, muitas vezes fica difícil para o aluno aceitar uma nova noção que não condiz com sua vivência.

A pesquisa sobre concepções alternativas pode e deve auxiliar os professores em sala de aula. É indicado que essa estratégia seja desenvolvida pelo levantamento dessas concepções, por meio de questionários aplicados antes do início de determinado conteúdo. Alternativamente, as avaliações periódicas em sala de aula indicam erros recorrentes relacionados com as concepções alternativas. Tais erros se repetem em diferentes turmas, em diferentes anos, em diferentes regiões brasileiras e, também, em diferentes partes do mundo. Algumas vezes, o sucesso no ensino da teoria evolutiva pode estar na utilização das concepções alternativas mais comuns como ponto de discussão entre os alunos. Sabendo disso, vamos ver alguns resultados de pesquisas sobre concepções alternativas desenvolvidas em escolas do Rio de Janeiro.

#### TELEOLÓGICO

Doutrina acerca das causas finais. Teoria que pretende explicar os seres pelo fim a que aparentemente são destinados.

#### ANTROPOMORFISMO

Tendência para interpretar a Natureza segundo os hábitos e sentimentos humanos.

## NO ENSINO FUNDAMENTAL

Foi realizada uma pesquisa com turmas de 5ª e 6ª séries de duas escolas do município do Rio de Janeiro, uma pública e outra privada (MOREIRA & SILVA, 1995). O universo trabalhado incluía oito diferentes turmas, num total de 257 alunos. Os resultados serão apresentados em três questões que representam as respostas mais interessantes dos alunos:

1. O que é Evolução?

2. A Evolução nunca ocorreu, ocorreu e já chegou ao fim, ou ainda ocorre?

3. Como foi que desapareceram os dinossauros?

A grande maioria dos alunos, tanto da 5ª como da 6ª série, admitiram a Evolução. Poucos foram aqueles que afirmaram que o processo evolutivo não ocorre (6% na 5ª e 4% na 6ª série). Entre os que a admitiram, entretanto, muitos a relacionaram com a Criação (60% na 5ª série e 52% na 6ª série). Isso significa que menos de 50% dos alunos pesquisados aceitavam a teoria evolutiva como explicação suficiente para a origem da diversidade biológica no planeta (34% dos alunos na 5ª e 44% na 6ª série).

As respostas dos alunos foram muito claras em relação àquilo que eles pensavam. Por exemplo, uma aluna da 6ª série respondeu: "Evolução é uma coisa que foi evoluída por Deus, e ele soube fazê-la para que os seres se desenvolvam" (Evolução com Criação), ou, então, "Deus criou a maçã com um gosto e a laranja com outro gosto. Já pensou tudo com um gosto só? Por isso a variedade das frutas, cores, tamanhos... Eu penso assim porque não acredito na Evolução e, sim, na criação".

Para aqueles que admitiram a Evolução, nenhum da 5ª série foi capaz de explicar corretamente alguma etapa do processo; menos de 10% dos da 6ª foram bem-sucedidos nas suas explicações. Em geral, eles pensavam a Evolução do ponto de vista lamarckista, como um processo de mudança que está associado ao melhoramento e aperfeiçoamento das espécies.

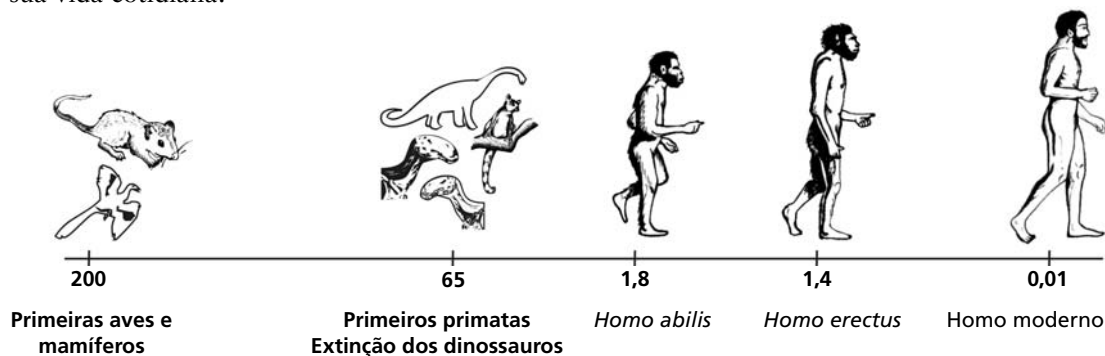
Quanto ao tempo de duração da Evolução, a resposta de que esta não terá necessariamente um fim foi a que teve maior frequência (67% na 5ª e 80% na 6ª série). Os alunos podiam ver a Evolução como um processo que acontece no dia-a-dia ou como algo que gera um aperfeiçoamento ou uma deterioração dos seres vivos. Por exemplo,

um aluno respondeu: "Evoluir é progredir, melhorar, dar um passo à frente"; enquanto outra explicou: "Aconteceu aos seres vivos e já chegou a um fim, porque a gente, ao invés de evoluir, está voltando. Não estamos melhorando nada."

Para outros alunos, a Evolução ocorreu e já acabou, ou ainda ocorre, mas um dia terminará (15% na 5ª e 6% na 6ª série). Uma aluna da 6ª série disse: "A evolução aconteceu aos seres vivos e já chegou ao fim. Porque eu acho que os seres não vão mais mudar a sua aparência." Por fim, alguns alunos consideravam que a Evolução não tivesse ocorrido (5% na 5ª e 5% na 6ª série).

Quando foram perguntados sobre a causa do desaparecimento dos dinossauros, a resposta mais citada dizia respeito a um meteoro, mas que nem sempre, na explicação do aluno, aparecia dessa maneira, podendo ter vindo sob a forma de asteróide, meteorito, chuva de meteoros, cometa, diamante gigante etc. Porém, o dado mais interessante foi que alguns alunos colocavam o Homem como contemporâneo dos dinossauros e, além disso, como responsável pelo desaparecimento desses répteis (ver, na **Figura 30.1**, o tempo de separação entre o Homem e os dinossauros). Um aluno, inclusive, disse o seguinte: "O aparecimento dos homens: nós, para conseguirmos viver, começamos a atacar os dinossauros, provocando a sua total extinção."

Uma observação interessante foi a existência de contradições internas nas respostas dos alunos: aqueles mesmos que negavam o processo evolutivo ofereciam algumas versões "oficiais" de como a coisa deveria ter ocorrido. Os pesquisadores interpretaram esse resultado como evidência de que os alunos podem apresentar, para o mesmo problema, dois tipos de resposta: uma versão "oficial", para a escola; e outra, para sua vida cotidiana.



**Figura 30.1:** Linha do tempo evidenciando que Homem e dinossauros estão muito separados no tempo.

## NO ENSINO MÉDIO

De modo similar à pesquisa anterior, foram estudadas as concepções alternativas sobre Evolução, extraídas dos alunos de todas as séries do Ensino Médio em duas escolas do estado do Rio de Janeiro, uma da rede pública, localizada no município de Maricá, e outra da rede privada, situada no município de São Gonçalo, num total de 103 alunos (AZEVEDO & SILVA, 2002). Os resultados dessa pesquisa também serão apresentados com referência às três questões já descritas para o Ensino Fundamental.

Para os alunos, a Evolução é principalmente o resultado da ação do tempo (20,4%), como definiu a seguinte resposta: "Para mim, a Evolução é uma transformação que ocorre com os seres vivos com o passar do tempo." Muitos alunos acreditavam, também, que Evolução é sinônimo de progresso (18,5%), ou que simplesmente representa o ciclo vital (18,5%), como indicaram, respectivamente, as repostas. "Evolução para mim é como se fosse o progresso de algo, ou crescimento"; "A Evolução acontece no ciclo vital: quando uma mulher gera um filho, é aí que acontece a Evolução porque ele vai nascer, crescer, reproduzir e morrer." O desenvolvimento humano foi apontado por 9,7% dos alunos como sendo aquilo que definia a Evolução. Por exemplo, disse um aluno: "É a má divisão do mundo. Porque para os que têm, existe evolução. E para os que não têm, só existe melhora ou piora."

Com relação à duração do processo evolutivo, a maior parte dos alunos respondeu que a Evolução está acontecendo e não tem tempo para terminar (82,5%). Outro grupo (4,9%) considerou que a Evolução aconteceu, mas já teve fim, associando esse fim a processos como extinção e matanças. Por exemplo, uma aluna do 3º ano disse: "A evolução aconteceu aos seres vivos e já chegou ao fim, pois já existem vários animais em extinção."

Três alunos (2,9%) acreditavam que a Evolução está acontecendo; tendo, contudo, um tempo para terminar. Expressaram suas opiniões com respostas como: "A Evolução está ocorrendo, mas corre o risco de acabar, graças aos produtos químicos lançados na atmosfera e na biosfera." Foi possível notar, ainda, que, para alguns alunos (3%), a Evolução estava relacionada aos avanços científicos e tecnológicos, tais como a clonagem e a manipulação genética. Como exemplos dessa



associação feita pelos alunos, foram obtidas respostas tais como: "Não. Eu acho que muitos vieram dos laboratórios" ou "Não, muitas espécies foram criadas por meio de experiências, através de modificações nas células"; ou, ainda, "Não, porque a Evolução do mundo faz com que várias espécies apareçam elaboradas em laboratório; por isso, acho que as espécies que existem hoje não existiam em nosso passado".

Com respeito a espécies já extintas, como é o caso dos dinossauros, 7,8% dos alunos atribuíram esse desaparecimento à ação humana. Os argumentos utilizados nas respostas apresentavam uma preocupação ecológica: "O ser vivo evolui de acordo com suas necessidades e situação do meio em que vive: por ter o homem conseguido dominar o mundo, foi destruindo as plantas que sustentavam o animal, e até mesmo matando muitos (dinossauros)".

Tanto no caso do Ensino Fundamental como no do Ensino Médio, os pesquisadores não foram capazes de perceber diferenças marcantes entre as concepções alternativas dos alunos da escola pública ou privada. Você deve estar percebendo que a diferença entre essas concepções também não é tão grande assim, não é mesmo? Pois bem, como já havíamos dito antes, tais concepções são muito resistentes e parecem repetir-se sempre. Entretanto, uma outra observação interessante apontada por esses pesquisadores é que, dependendo do nível de escolaridade, as concepções alternativas se travestem de termos mais técnicos, palavras oriundas da teoria evolutiva, como mutação, adaptação, camuflagem e outras, sem, contudo, mudar a natureza da explicação.

Então, os alunos aprendem Evolução em um processo em que falam muitas vozes... Nós, professores, portanto, no ensino de Evolução, temos que ser todos ouvidos.

## LIÇÕES DE APRENDIZ

As concepções alternativas dos alunos, tanto do Ensino Fundamental quanto do Médio, têm evidenciado uma marcante tendência a visões antropocêntricas. Esse antropocentrismo se apresenta de três formas:

1. A Evolução é interpretada como tendo o Homem como seu fim. Isso se parece muito com a visão dos criacionistas, que vêem o Homem como a obra máxima de Deus, por quem todas as coisas foram criadas.

### RPG ou ROLE PLAYING GAME

É um jogo de interpretação. Nele, você é um ator de improviso. O jogador não tem falas ou ações predefinidas, mas deve assumir uma personalidade, que ele interpreta. O RPG tem dois elementos importantes: o Mestre e um Sistema. O Mestre deve guiar os jogadores pelo mundo da fantasia e dar suporte ao desenrolar da história. O Sistema é um conjunto de regras associadas ao mundo onde a história se passa; serve para ajudar o mestre a resolver impasses e dar realismo à história, determinando o modo de agir dos jogadores.

2. O Homem é encarado como responsável pela Evolução. Nesse caso, a Evolução é condicionada aos problemas ambientais provocados pela civilização humana ou é associada ao desenvolvimento científico e tecnológico. Isso se dá, provavelmente, devido ao fato de os problemas ambientais serem muito presentes na vida cotidiana e terem ampla divulgação nos meios de comunicação. A associação com a Ciência e Tecnologia, por outro lado, é explorada, freqüentemente, na ficção científica, que abrange filmes, desenhos animados, revistas em quadrinhos, livros, jogos (**RPG**, videogames) etc.

3. O Homem é visto como um ser extranatural. Este tipo de idéia era comum nos livros didáticos de Ensino Fundamental, em que os seres vivos eram classificados, segundo o critério de utilidade para o Homem, em úteis e nocivos. Essa perspectiva parece estar, ainda, presente nas concepções dos alunos. A idéia do Homem à margem da Natureza (Homem x Natureza) e sua posição de ápice do processo evolutivo é o que faz os alunos se referirem a ele, algumas vezes, como a própria causa da Evolução.

Outro aspecto interessante das concepções alternativas é o uso de termos evolutivos sem o sentido correto. Evolução, por exemplo, é sempre usada no sentido de progresso. Nesse caso, a principal causa talvez seja o sentido coloquial da palavra. Mutaç  o   usada como sin  nimo de grandes mudan  as nos indiv  duos, ou causando grandes malef  cios ou produzindo seres fant  sticos, como nas hist  rias em quadrinhos. A adapta  o, por sua vez,   encarada como uma mudan  a lamarckista: os seres se adaptam pelo uso e desuso.

O que a an  lise das concep  es alternativas revela de maneira mais impressionante, entretanto,   o fato de que, mais de 100 anos depois da publica  o da *Origem da esp  cies*,

1. a varia  o g  nica n  o   vista como importante para a Evolu  o; ou seja, os alunos ainda n  o adotaram a perspectiva materialista da varia  o;

2. os alunos pensam as caracter  sticas dos organismos como sendo determinadas pela a  o direta do ambiente sobre elas. O processo de sobreviv  ncia diferencial (sele  o natural) de variantes produzidas pela recombina  o g  nica e muta  o n  o   compreendido;

3. a mudan  a evolutiva   encarada como a transforma  o lenta e gradual das caracter  sticas dos indiv  duos, e n  o como a mudan  a

das proporções de indivíduos com diferentes características dentro de uma população. A visão tipológica se mantém (ver Aula 3: Histórico do Estudo da Evolução);

4. por fim, a Evolução até hoje é encarada como progresso, e o Homem é, ainda, o final dessa marcha triunfal. Os alunos também vislumbram uma hierarquia no mundo vivo, que reflete uma ordem superior (a essência, a idéia, a criação). A noção de contingência está, praticamente, ausente das concepções alternativas.



### ATIVIDADE 1

Na primeira coluna são apresentados exemplos de concepções alternativas; na segunda, algumas origens e tipos de erros mais comuns dos quais elas podem vir. Numere a primeira coluna de acordo com a segunda, com base na origem mais provável da concepção alternativa.

- |   |                                    |
|---|------------------------------------|
| ( ) Evolução é progredir na vida.                                     | 1 Filmes, histórias em quadrinhos. |
| ( ) Os homens destruíram os dinossauros.                              | 2 Crenças religiosas.              |
| ( ) O planeta Terra é muito jovem para que a Evolução tenha ocorrido. | 3 Senso comum.                     |

### RESPOSTA

- |   |                                    |
|---|------------------------------------|
| ( 3 ) Evolução é progredir na vida.                                     | 1 Filmes, histórias em quadrinhos. |
| ( 1 ) Os homens destruíram os dinossauros.                              | 2 Crenças religiosas.              |
| ( 2 ) O planeta Terra é muito jovem para que a Evolução tenha ocorrido. | 3 Senso comum.                     |

### COMENTÁRIO

Se você foi bem-sucedido nesta atividade, então o seu trabalho de lidar com as idéias que os alunos trazem para a sala de aula será, possivelmente, tranquilo. Caso você tenha encontrado alguma dificuldade, é preciso voltar à leitura, para se familiarizar melhor com as concepções alternativas.

## CULTURA DE MASSA

Quando falamos de cultura de massa, estamos nos referindo a todas as manifestações que produzidas e difundidas pelos meios de comunicação e que, portanto, alcançam um grande número de pessoas. O termo foi cunhado em contraposição à cultura, no sentido das manifestações artísticas que têm uma circulação restrita como, por exemplo, a pintura, a escultura, o teatro, a literatura etc. O consumo desses produtos é, geralmente, restrito à elite intelectual e econômica, que tem acesso aos ambientes especiais onde se dá o seu consumo, como os museus de artes, as salas de concerto etc. A cultura de massas inclui os produtos do rádio, da tevê, do cinema, as histórias em quadrinhos, os jornais etc. Esses produtos têm baixo custo, não precisam de locais especiais para ser consumidos e apresentam ampla circulação. O surgimento deles estabeleceu relações novas nos sistemas político e socioeconômico, modificando e até criando formas de vestir, falar, ouvir música, escolher candidatos políticos etc. Em síntese: uma nova cultura!

Como não poderia deixar de ser, o surgimento da cultura de massa incluiu mais uma variável no processo de apropriação do conhecimento que, cada vez mais, deixa de ser assunto para o qual apenas a escola tem função e papel. A mídia tem participado intensamente nessa tarefa. Grande parte da informação que obtemos hoje provém da internet, da televisão, do jornal, de revistas e até mesmo das histórias em quadrinhos. Para você, que participa de um programa de ensino a distância, isto não deve ser nenhuma novidade, não é mesmo? Pois bem... o problema é que tem crescido a preocupação com o poder da linguagem dos veículos de massa sobre os indivíduos e a sociedade. Isso porque as informações veiculadas, na maioria das vezes, são deterministas, reducionistas, fragmentárias, com pouco conteúdo explicativo e com forte teor ideológico. Isso não contribui minimamente para a formação de um sujeito com senso crítico a respeito do seu mundo e do seu tempo. É aí que nós entramos!

Recentemente, muitos trabalhos na área de ensino de Biologia, alguns livros didáticos e até mesmo os Parâmetros Curriculares Nacionais têm sugerido a utilização de produtos da cultura de massa como recursos didáticos para discussão dos conteúdos em sala de aula. Diante do que acabamos de dizer a respeito desses produtos, fica evidente que precisamos

entender, pelo menos, como eles lidam com o conhecimento biológico. Sendo assim, gostaríamos de discutir com você alguns exemplos de como a mídia vem tratando a teoria evolutiva e como isso pode ter influência sobre os alunos.

### No escurinho do cinema...

O cinema rende milhões de dólares, atingindo milhões de espectadores em todo o mundo. Depois de exibidos nos cinemas, os filmes são exibidos na tevê, chegando assim a um número ainda maior de espectadores. Nas produções cinematográficas, utilizam-se muito a Ciência e os avanços tecnológicos, de tal sorte que parte das visões que temos sobre a Ciência é influenciada por elas.

Entre os temas científicos mais explorados pelo cinema encontra-se a teoria evolutiva. Seja como tema central, seja como pano de fundo ou mesmo como discurso lateral de algum personagem, a teoria evolutiva tem sido assunto freqüente nas produções cinematográficas. Isso se deve, provavelmente, às discussões que suscitam a respeito das origens, especialmente dos seres humanos e, também, em relação ao futuro das espécies. Por tudo isso, produzem ótimos enredos, que possuem elementos de polêmica, fantasia, aventura e suspense.

Tem sido constatado, em vários estudos, que o discurso dos alunos sobre a teoria evolutiva reflete, algumas vezes, enredos explicativos presentes em filmes, desenhos animados e histórias em quadrinhos. Assim, por exemplo, seres humanos e dinossauros vivendo lado a lado constituem um enredo recorrente na ficção científica. Do mesmo modo, o avanço científico (manipulação genética, robôs, clonagem etc.) é responsável pela produção de novas espécies e pela extinção de outras. Um outro aspecto presente nos filmes, bem como nos desenhos animados e histórias em quadrinhos, é o uso excessivo e muitas vezes indevido de termos evolutivos. A mutação talvez seja a palavra campeã de uso no mundo dos super-heróis.

Esse fascínio pela teoria evolutiva vem de longe. Em 1912, o escritor britânico de romances policiais **SIR ARTHUR CONAN DOYLE** escreveu *O mundo perdido*. Esse romance é um clássico da literatura mundial e conta a história de quatro ingleses que vêm à Amazônia e passam a viver em um platô onde as condições da pré-história se mantêm, vivendo juntos dinossauros, seres fantásticos e o homem primitivo. A



**SIR ARTHUR CONAN  
DOYLE**

Arthur Ignatius Conan Doyle nasceu em 22 de maio de 1859, em Edimburgo, Escócia, e morreu em 7 de julho de 1930. Seu personagem mais famoso é o detetive Sherlock Holmes.

ligação entre o romance de Conan Doyle e o livro de lançamento da moderna teoria evolutiva é óbvia! Por exemplo, o personagem principal, George Edward Challenger, é um estudioso dos trabalhos de Darwin e menciona, nos diálogos, outros naturalistas da época, como Alfred Russel Wallace (co-propositor das hipóteses defendidas no livro *A origem das espécies*) e Henry Bates.

Por seu enredo bem-humorado e aventureiro, este clássico ganhou várias versões para o cinema. Em 1925, aparece a primeira versão cinematográfica dessa história e, desde então, outras versões foram produzidas para cinema e tevê. No cinema, a mais recente é o segundo filme da trilogia *Parque dos Dinossauros* (1993) e, na tevê brasileira, está sendo exibida (2004) uma série americana baseada no romance de Conan Doyle. O mundo perdido teve, também, versões em quadrinhos.

Existem também os desenhos animados! *Em busca do vale encantado* (1988), por exemplo, narra a história de Littlefoot, um brontossauro órfão que vai em busca de um legendário vale de luxuriante vegetação, onde os dinossauros podem crescer e viver em paz. Na trajetória, num clima de muita diversão e aventura, Littlefoot encontra-se com outros jovens dinossauros (de espécies diferentes) que com ele enfrentam muitos obstáculos até concretizarem o seu objetivo: encontrar “o vale encantado”. O enredo desse desenho animado não é completamente destituído de saber científico, mas como todos os filmes que temos analisado aqui, ele parte de alguns fatos ou teorias científicas que são usados pela ficção com maior ou menor liberdade. No caso de *Em busca do vale encantado*, as bases do desenho são as hipóteses a respeito da causa do desaparecimento dos dinossauros.

Mais interessante que tudo é a cadeia de relações que existe entre todos esses filmes e desenhos animados. Por exemplo, no desenho que estamos comentando, existe um vale onde dinossauros herbívoros de várias espécies conseguiram sobreviver e escapar da extinção devido à abundância de alimento e a existência de poucos predadores. Nos filmes da série *O mundo perdido*, o grupo de pesquisadores aventureiros vai sempre em busca de um vale, onde os dinossauros foram capazes de resistir e sobreviver à extinção. Logo, não é surpreendente que os alunos sejam fortemente influenciados em suas idéias sobre a teoria evolutiva por enredos que estão presentes, desde a década de 1920, em filmes, desenhos animados e mesmo em histórias em quadrinhos.

Além de filmes diretamente relacionados com o romance *O mundo perdido*, que se relaciona diretamente com o livro *A origem das espécies*, existem muitos outros que lidam com a teoria evolutiva de maneira menos óbvia. Homens e animais são elaborados/confeccionados em laboratórios, como nos filmes *A experiência*, *Blade Runner*, *Alien*, *a ressurreição*, *Medidas extremas*, *Robocop*, *O Exterminador do futuro*, *Gattaca*, *a experiência genética* etc.

Diante de tais fatos, parece importante que o professor de Biologia esteja atento à cultura de massas, usando, inclusive, os filmes e os desenhos animados como contra-exemplos ou mesmo como situações-problema que os alunos devem confrontar com os conceitos evolutivos, de modo a julgar a sua possibilidade real ou não.

### **No calor da notícia**

Reportagens de jornais, bem como documentários de TV e telejornais, utilizam recursos de linguagem que simplificam, seduzem, encantam e emocionam. As reportagens, na maioria das vezes, são curtas e, geralmente, reducionistas, dando ênfase a aspectos sensacionalistas da pesquisa relatada. A Ciência é apresentada como sinônimo de verdade indiscutível, e não como conhecimento crítico. Quando aplicados, esses procedimentos reforçam aquela compreensão que o senso comum tem da Ciência como verdade indiscutível. Mesmo quando os repórteres utilizam os verbos corretos ao se referirem à pesquisa (uma pesquisa sugere/indica), a palavra “cientista” pode ser usada como uma forma de autoridade, o que passa a idéia de que os fatos relatados comprovam, revelam alguma verdade.

Um tema extremamente atual é o meio ambiente. As concepções de meio ambiente, degradação ambiental e consciência ecológica são de suma importância para a formação de cidadãos capazes de pensar o bem coletivo. Contudo, tais concepções foram construídas pela sociedade e, portanto, são ideológicas, estando impregnadas de interesses políticos, econômicos e sociais, altamente valorizados pelos meios de comunicação de massa. Algumas pesquisas em ensino de Biologia têm demonstrado que, muitas vezes, os alunos só são capazes de se referir ao meio ambiente a partir dos seus problemas, causados geralmente pelo próprio homem. Ou seja, o ambiente não existe independentemente de problemas como

poluição, desmatamento, caça predatória, extinção etc.; falar em ambiente significa falar desses problemas.

Essa confusão de conceitos em relação ao tema do meio ambiente parece extravasar os limites dos conteúdos de Ecologia e Educação Ambiental, chegando até a outros conteúdos como, no caso que nos interessa, a teoria evolutiva. Se você bem lembra, uma das características fundamentais das concepções alternativas era um forte antropocentrismo; a visão dos alunos era a de que a degradação ambiental é determinante do processo evolutivo. O “ecologismo” divulgado pelos meios de comunicação massifica o assunto por intermédio de textos e imagens. Dessa forma, podemos especular que perguntas relacionadas ao futuro, independentemente da área de estudo (Biologia, Português, Geografia etc.), obterão sempre respostas que indiquem que o Homem precisa aumentar sua consciência ecológica.

A teoria evolutiva também está frequentemente presente em reportagens de jornais, bem como em documentários de tevê e em telejornais. O tratamento da informação, nesse caso, não difere muito do que já comentamos; contudo, existe ainda o agravante de a interseção com o criacionismo ser explorada como notícia.

Para lidar com tais características, é necessário dominar a linguagem desses veículos de mídia, de modo a criar, a partir deles, um ambiente de reflexão para o aluno. Promover e incentivar leituras críticas das informações, revelando o uso das estratégias de linguagem desses veículos, pode ser uma forma de estimular os alunos a perceber a grande quantidade de informação (implícita, sugerida etc.) escondida numa suposta notícia única e neutra, anunciada por uma bela repórter de um telejornal das oito.

### **Aprendiz de feiticeiro**

Jean-Claude Carrière (*A linguagem secreta do cinema*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1995) conta que no início da era do cinema, para que a narrativa fosse entendida, era necessário um “explicador”, ou seja, alguém que, ao lado da tela, fosse fazendo a relação entre as imagens e a história que o filme queria narrar. Essa idéia nos parece ridícula hoje, porque todos nós já aprendemos a linguagem cinematográfica e já nos esquecemos de como tudo começou.



A produção e divulgação de conhecimentos não ocorre só na escola. Por exemplo, contar histórias sempre foi uma boa forma de transmitir conhecimento: veja as fábulas, as parábolas etc. Narrativas em imagem-som comportam o que se convencionou chamar currículo cultural, que se traduz em um conjunto mais ou menos organizado de informações, valores, saberes que, via cultura de massas, atravessam o cotidiano das pessoas e interferem na sua forma de ver, pensar e aprender. Os conhecimentos veiculados e/ou os efeitos do saber advindos da cultura de massa interagem com os saberes escolares. O que parece evidente, quando analisamos o efeito e o papel da cultura de massa no ensino, é a necessidade de uma alfabetização para televisão, revistas, anúncios, computador etc. Isso se faz necessário para que tal cultura possa ser dominada, e não dominadora.

Acreditamos que essa alfabetização só é possível se assumirmos uma visão construtivista, ou melhor, aquela visão segundo a qual é o aluno quem constrói o seu próprio conhecimento, de maneira crítica. Sendo assim, é possível que o papel do professor nessa construção seja o de mediador entre o aluno, sujeito cognoscente, e os veículos de informação, objetos de conhecimento.

Assim, ao lidar com diferentes produtos da cultura de massa, é importante que algumas perguntas sejam formuladas: O que é uma notícia/filme etc.? Como você lê/vê esses produtos? Que efeitos esse tipo de produto pode ter na vida das pessoas? Que representações culturais estão presentes nele? Que relações de poder estão envolvidas nas falas, nos escritos, nas imagens veiculadas? Que discursos são privilegiados e que verdades eles ajudam a construir? Do mesmo modo, a simulação de ambientes de debate pode ser, também, uma atividade interessante. A turma pode ser dividida em grupos, temas podem ser escolhidos, um tempo deve ser dado para a pesquisa, e os grupos podem tomar posições que devem ser discutidas.

O ensino de Evolução, se alienado do bombardeio da mídia, pode estar perdendo o seu papel de formador da cultura científica dos nossos alunos.



## ATIVIDADE 2

Use CM toda vez que a manifestação cultural citada for relativa à cultura de massa.

- ( ) Festas juninas.
- ( ) Concepções alternativas.
- ( ) Rock in Rio.
- ( ) Bienal de Arte de São Paulo.
- ( ) Indústria fonográfica.

## RESPOSTA

- ( ) Festas juninas.
- ( ) Concepções alternativas.
- (CM) Rock in Rio.
- ( ) Bienal de Arte de São Paulo.
- (CM) Indústria fonográfica.

## COMENTÁRIO

A indústria fonográfica e o Rock in Rio representam muito bem aquilo que definimos como CM: uma cultura nascida da produção industrial, uma arte industrializada, uma cultura industrial. Manifestações folclóricas e a Bienal de São Paulo não são produtos da cultura de massa. No primeiro caso, temos uma manifestação popular e, no segundo, uma expressão da cultura intelectual. Do mesmo modo, as concepções alternativas podem ser influenciadas, mas não constituem manifestações da CM. Mais uma vez, em caso de dificuldade, aconselhamos voltar à leitura.

## LIVROS DIDÁTICOS

O livro didático é um companheiro inseparável do professor! Todos nós recorreremos a ele, em algum momento, por várias razões: preparar nossas aulas, fazer o planejamento do ano letivo, apoiar o aluno na sala de aula, desenvolver estudos dirigidos etc. A sua importância para a atividade de ensino é incontestável e tem sido reconhecida há muito tempo. Tanto é assim, que já existe uma boa produção acadêmica sobre o assunto.

A partir de meados de 1995, o Ministério da Educação (MEC), por meio da Secretaria de Ensino Fundamental (SEF), da Fundação de Assistência ao Estudante (FAE) e do Centro de Pesquisas para Educação e Cultura (Cenpec) começou a coordenar um processo de análise dos livros didáticos de Ciências. Os resultados não foram muito animadores: do total de 430 títulos, 24 foram recomendados e 31 o foram com ressalvas. Se você fizer as contas, vai ver que, na melhor das hipóteses, menos de 15% deles foram aprovados pela avaliação do MEC (veja, na **Figura 30.2**, um painel com os livros de Ciências aprovados na avaliação de 2005). As principais críticas dos avaliadores aos mais de 85% de livros reprovados foram:

1. presença de muitos erros conceituais – a maioria devidos à displicência na pesquisa e veiculação da informação correta;
2. negligência com as concepções alternativas;
3. ênfase na enunciação de definições e modelos, sem a devida atenção aos fenômenos aos quais eles se aplicam;
4. solução de conflitos conceituais a partir de argumentos de autoridade, utilizando uma hierarquização das diversas formas de conhecimento que compõem o universo da cultura, colocando o conhecimento científico como superior;
5. conteúdos socialmente irrelevantes e inacessíveis à realidade dos alunos;
6. proposição de atividades pouco críticas, que estimulam a passividade;
7. falta de integração entre capítulos;
8. ausência de referências bibliográficas, citações e sugestões de leituras que pudessem auxiliar tanto os alunos quanto os professores.

Se você ficou muito interessado (ou preocupado) com este assunto, já pode encontrar, no endereço eletrônico do MEC, o Guia de Livros Didáticos 2005, com análise de todos os livros aprovados na última avaliação.



**Figura 30.2:** Painel com os livros didáticos de Ciências aprovados na avaliação de 2005 do MEC ([www.mec.gov.br](http://www.mec.gov.br)).

A avaliação do MEC diz respeito exclusivamente aos livros didáticos de Ciências, ou seja, aqueles utilizados no Ensino Fundamental. Os livros de Biologia usados no Ensino Médio ainda não foram submetidos à análise sistemática; porém, já existe uma produção acadêmica que lida com essa temática e tem apresentado resultados que apontam para um quadro que não difere muito daquele que vimos para os livros do Ensino Fundamental.

Os estudos com livros didáticos de Biologia têm indicado a existência de alguns problemas. Tem sido apontado, por exemplo, o uso excessivo de termos técnicos sem o devido esclarecimento ou contextualização, o que contribui para um aprendizado baseado na memorização. O maior problema, no entanto, tem sido a exposição de erros conceituais constantes em boa parcela dos livros de Biologia encontrados no mercado.

Vamos ver como é esse quadro no que diz respeito...

### **...Aos conteúdos de Evolução**

Mesmo naqueles livros considerados adequados pela avaliação do MEC, a análise realizada indica a existência de algumas imprecisões no que diz respeito à perspectiva da teoria evolutiva. Para nós, a observação mais marcante é aquela que indica uma tendência à visão antropocêntrica da Natureza. Embora, segundo os avaliadores, esse ponto de vista permeie os livros de forma sutil, é impossível deixar de lembrar que o antropocentrismo constitui uma das visões mais presentes nas concepções alternativas dos alunos. Assim, a perspectiva de que o ser humano não está inserido no ambiente, sendo, pois, um ser extranatural, pode estar sendo reforçada, de alguma forma, pelos livros didáticos de Ciências, mesmo aqueles aprovados pelo MEC.

Outro aspecto importante, citado pelos avaliadores, é a tendência de os livros apresentarem uma visão finalista sobre a Evolução. Mais uma vez, a coincidência com as concepções alternativas nos leva a imaginar que pode estar havendo uma relação entre os dois fatos, de modo que o aluno pode estar sendo levado a pensar, pelo próprio livro didático, que na Natureza tudo tem uma função e um fim determinados.

Como não existem avaliações sistemáticas dos livros de Biologia, torna-se mais difícil uma avaliação mais objetiva do quadro, no que diz respeito aos conteúdos de Evolução. Contudo, ainda assim é possível tecer algumas considerações.

De forma geral, os livros didáticos de Biologia tentam conduzir o aluno através do desenvolvimento histórico da teoria evolutiva. Porém, algumas vezes, a perspectiva histórica oferecida não é correta. O mais comum desses equívocos talvez seja aquele que apresenta Darwin em contraposição a Lamarck. A leitura do livro *A origem das espécies* deixa claro que Darwin defendia argumentos lamarckistas; logo, a perspectiva apresentada por muitos livros de Biologia não se sustenta. Do mesmo modo, é possível encontrar, ainda com relação a Lamarck, a utilização de argumentos modernos, como aqueles da Biologia Molecular, para rejeitar a hipótese lamarckista. Esse tipo de procedimento estaria correto se os autores não tivessem optado pela perspectiva histórica. Nesse caso, a coerência do argumento exigiria que, contra a teoria lamarckista, fossem usados argumentos e evidências daquele momento histórico (segunda metade do século XIX até a década de 1930)!

Outro procedimento comum, utilizado nos livros do Ensino Médio, é a aplicação de metáforas para explicar os conceitos evolutivos. Esse tipo de prática retórica foi muito utilizado pelo próprio Darwin; contudo, é preciso ter cuidado na sua utilização. Por exemplo, referir-se à “sobrevivência do mais forte”, como Darwin o fez, trouxe problemas para a compreensão do processo de seleção natural, fato que produz ecos até os dias de hoje.

### **Livro-aprendiz**

O que deve ficar evidente para você, a partir dessa breve análise dos livros didáticos de Ciências e Biologia, é que professores e alunos devem operar uma leitura crítica do livro didático, o qual não pode ser visto como um recipiente de verdades incontestáveis. Aliás, esperamos que tenha ficado claro para você, ao final desta disciplina, que Ciência não é sinônimo de Verdade: Ciência é produto da atividade humana, em seu trabalho de superar os erros da sua interpretação e ação sobre o mundo! É esta perspectiva ativa, humilde, histórica e social que se torna importante desenvolver no trabalho e no ensino da Ciência. O papel do livro didático é fundamental nessa tarefa, principalmente se for encarado em sua medida adequada: uma ferramenta útil no processo de construção do conhecimento, por parte do aluno.

Dessa forma, no ensino de Evolução, para lidar com erros conceituais, negligências, imprecisões e outros problemas apresentados pelo livro didático, é preciso a intervenção constante do professor.

## **E AGORA, JOSÉ? PARA ONDE?**

Você deve estar se perguntando: “O que fazer agora? São tantas as variáveis, são tantos os problemas! Será que é possível ensinar Evolução?”

Bem, estaremos sugerindo uma série de estratégias que podem ser úteis ao ensino de Evolução. Elas não são e não podem ser “receitas de bolo”. Não podem ser encaradas como protocolos que, uma vez seguidos, conduzem a resultados objetivos. Como já dissemos no começo desta aula, em Educação o subjetivo é muito importante. Da mesma forma, não custa repetir: o ensino de Evolução agora é responsabilidade nossa!

## **Introduzir o processo científico ao longo do curso**

Aprender Evolução é, fundamentalmente, aprender Ciência. Poucas teorias demonstram, expressam, revelam tanto o fascínio, o labor e o encanto do fazer ciência quanto a teoria evolutiva. Portanto, trabalhar o processo científico com os alunos pode ser um ótimo ponto de partida para se chegar a uma compreensão da teoria evolutiva. Veja algumas sugestões:

- a) Processo indutivo – Mostrar um dado de seis lados, pousado sobre uma mesa; pedir para descobrirem qual o número que está virado para baixo (ou seja, o único número invisível). Como saber qual é o número sem tê-lo visto?
- b) Restrições evolutivas e o conceito de subotimalidade – Dar um pedaço de madeira macia (pedaço de tábua de caixa de frutas; ripa de pinho) e um parafuso para madeira, de cabeça redonda (e não-cortante), tamanho 6 a 8; pedir aos alunos que o aparafusem o máximo possível, sem usar chave de fenda. Após tentar por algum tempo (e, provavelmente, conseguir de maneiras improvisadas), discutir o conceito de subotimalidade e de como algumas vezes a solução encontrada depende das restrições existentes (nesse caso, a ausência da chave de fenda). Falar, então, sobre casos subótimos na Natureza (por

exemplo, a “asa” dos esquilos voadores) e pedir para que os alunos apresentem outros exemplos (as juntas humanas, que se desgastam com o uso; a nossa laringe, que tem uma posição mais baixa, permitindo a fala e, ao mesmo tempo, determinando que sejamos os animais que mais se engasgam).

- c) Para introduzir o conceito de evidências – Peça para que cada aluno pense sobre o que fez no dia anterior e escreva que tipos de evidências físicas eles deixaram (roupas sujas, papéis escritos, coisas mudadas de lugar, coisas quebradas, coisas construídas/compradas etc.). Depois, peça-lhes para imaginar como uma pessoa desconhecida poderia inferir as suas ações do dia anterior a partir dessas evidências.
- d) Conhecimento socialmente referenciado – Dê exemplos de como a Evolução afeta nossas vidas o tempo todo (como no caso de resistência aos antibióticos e inseticidas, espécies invasoras etc.)

### **Introduzir conceitos de Evolução ao longo do curso**

Como já vimos nesta aula, os alunos aprendem Evolução a partir das mais diversas fontes. Mais que isto, os livros didáticos de Ciências do Ensino Fundamental já lidam com o tema. Dessa forma, sugerimos algumas dicas de como ir discutindo os conceitos evolutivos a partir do segundo ciclo do Ensino Fundamental:

- a) 5ª série (meio ambiente) – As condições ambientais podem ser apresentadas como desafios às espécies (pode-se falar de sobrevivência em condições climáticas severas quando se falar do clima, ou dos problemas em relação à dessecação quando se falar da água etc. Ao mesmo tempo, é importante mostrar como as espécies alteram o meio ambiente (as plantas, que transformam rochas em terra; os microclimas dentro de florestas; as minhocas, que formam o húmus). Ao falar sobre a origem do Universo, pode-se enfatizar a questão de escala temporal, para introduzir o conhecimento da antiguidade do Universo, ponto que, posteriormente, será importante para o estudo da Evolução.

- b) 6ª série (seres vivos) – A apresentação dos seres vivos pode ser feita, facilmente, do ponto de vista evolutivo. Não se deve deixar que os alunos vejam as espécies atuais como ancestrais de outras (alguns livros didáticos cometem esse erro, tratam o tema como se as esponjas tivessem originado os Cnidários, que originaram os Triploblásticos, e assim por diante. Na verdade, as espécies atuais não podem ser ancestrais das espécies atuais! Os vários grupos que conhecemos hoje em dia são o resultado de uma evolução complexa, em que grupos ancestrais inteiros se extinguiram). Ao falar dos seres vivos, concentre-se não somente sobre os animais e plantas atuais; refra-se também aos animais e plantas do passado; fale sobre os fósseis, sobre como os dinossauros não existiam há um bilhão de anos, como apareceram, e foram ancestrais das aves e dos mamíferos, e depois desapareceram; discuta o fato de que as plantas que produzem flores só apareceram muito recentemente (nos últimos 100 milhões de anos); compare os membros anteriores de um lagarto (patas), de uma galinha (asas), de um gato (patas), de um morcego (asas) e de uma baleia (barbatanas) e mostre a evolução dos ossos desses membros nessas espécies. Todos esses exemplos dão uma dimensão evolutiva ao estudo da biodiversidade, mesmo para alunos de 6ª série, o que permitirá um aprendizado mais dinâmico.
- c) 7ª série (corpo humano e programa de saúde) – Este é um bom momento para voltar a falar de seleção natural, agora usando o exemplo do desenvolvimento de resistência a antibióticos em linhagens de bactérias. Do mesmo modo, quando estiver trabalhando com a formação de atitudes de respeito à integridade ambiental, desenvolva uma discussão sobre espécies invasoras, exemplificando como, no processo de bioinvasão, estão envolvidos eventos evolutivos extremamente rápidos (ver Aula 28: Genética da Conservação).
- d) 8ª série (Física e Química) – Uma das grandes dificuldades para entender o processo evolutivo diz respeito à diferença entre tempo de vida (o ciclo de vida dos organismos) e tempo geológico. Quando estiver trabalhando com escalas, em Física, tente deixar claras as diferenças de escala entre um e outro



tempo, dando exemplos de fenômenos biológicos (reprodução de bactérias, tempo de vida de um elefante, especiação etc.); históricos (Descobrimento do Brasil, Revolução Francesa etc.) e geológicos. Em Química, você pode aproveitar para trabalhar com os diferentes métodos de datação (urânio-chumbo, carbono 14) quando estiver falando de radioatividade.

## Fazer distinção de domínios

Muitos dos problemas associados ao aprendizado da teoria evolutiva podem ser sanados se os alunos forem levados a fazer distinção de domínios; por exemplo, distinguir conhecimento científico, senso comum e fé religiosa. Tente trabalhar com isso sempre que a oportunidade aparecer. E elas aparecem!

A seguir, falamos de três situações que são bem comuns:

- a) Não tente fazer com que os alunos “acreditem” em Evolução. Ciência não é uma questão de fé. Os alunos podem concluir, por eles mesmos, que a Evolução acontece – basta apresentá-lhes as evidências e auxiliá-los na superação das concepções alternativas que eles possam vir a apresentar. Não se esqueça da Navalha de Occam (Aula 2: Evidências da Evolução).
- b) Procure concentrar-se, dentre vários pontos do seu curso, no processo científico. Esclareça as divergências entre hipótese e teoria. Discuta a diferença entre o uso comum da palavra teoria (como na frase “isso é só uma teoria”) e o uso científico (como em “teoria da relatividade”, “teoria celular”, “teoria da Evolução” ou “teoria da gravidade”).
- c) Se alguém disser que a teoria da Evolução não foi provada, concorde! De fato, ela não foi, da mesma forma que a lei da gravidade tampouco o foi! Na verdade, nenhuma teoria científica pode ser provada. Para serem teorias científicas, elas devem ser passíveis de testes. E elas o são, freqüentemente; mas permanecem como teorias enquanto nenhum fato novo demonstre que estão erradas. A teoria da Evolução, da mesma forma que a Lei da Gravidade, tem sido testada inúmeras vezes nos últimos 100 anos, e nenhum dos testes demonstrou que ela esteja errada. Se um dia um cientista conseguisse demonstrar que a Evolução não aconteceu ou não acontece,

tal cientista provavelmente ganharia o milhão de dólares do prêmio Nobel, venderia milhares de livros, ficaria famoso... No entanto, apesar dessa forte motivação, até hoje ninguém conseguiu demonstrar que a teoria evolutiva esteja errada. Assim, os cientistas tendem a dizer, com relativa certeza, que a evolução das espécies é um fato. A afirmação mais correta seria a de que ela é um fato científico; nesse caso, não existe dúvida ou discussão.

### Jogos didáticos

Em todas as sociedades existem brincadeiras. Uma das formas mais comuns de brincar é jogar. Tanto crianças quanto adultos participam de jogos. Os jogos didáticos são uma apropriação da atividade lúdica com função bem definida: auxiliar o aprendizado de conteúdos escolares.

Em pesquisa recente (TIDON & LEWONTIN, 2004) sobre o ensino de Evolução em escolas brasileiras, os professores indicaram que, entre os vários tópicos com os quais trabalham no ensino de Evolução, frequências alélicas e equilíbrio de Hardy-Weinberg estão entre aqueles que sentem mais dificuldade de ensinar. Em algum momento, esta pode ser, também, sua dificuldade. Portanto, vamos partilhar com você um jogo didático que temos utilizado em aulas de Genética e Evolução, e que também pode ser útil para você em suas aulas.

#### O jogo

O jogo é composto de três populações com diferentes frequências alélicas. As populações são representadas por bolinhas de duas cores distintas.

POPULAÇÃO 1 - 100 bolinhas brancas representando o alelo A e 100 bolinhas pretas representando o alelo B [ $f(A) = 0,5$  e  $f(B) = 0,5$ ].

POPULAÇÃO 2 - 160 bolinhas brancas representando o alelo A e 40 bolinhas pretas representando o alelo B [ $f(A) = 0,8$  e  $f(B) = 0,2$ ].

POPULAÇÃO 3 - 40 bolinhas brancas representando o alelo A e 160 bolinhas pretas representando o alelo B [ $f(A) = 0,2$  e  $f(B) = 0,8$ ].

Você pode usar bolinhas nas cores que preferir; contudo, não se esqueça de que bolinhas verdes e vermelhas, por exemplo, trazem problemas para alunos daltônicos.

### As regras

Os alunos devem retirar ao acaso uma bolinha por vez, anotar o alelo que ela representa e devolvê-la ao saco. Um par de bolinhas constitui o genótipo de um indivíduo. Proceder dessa forma até obter uma amostra (prole - F1) com o total de 40 indivíduos para cada população.

### As perguntas

Peça ao aluno que responda a questões como as seguintes:

1. Calcule as frequências alélicas da F1 de cada uma das três populações.
2. Compare os valores de frequência obtidos com os da população parental. O que você observa?
3. Verifique se as frequências genóticas da F1 de cada uma das populações está em equilíbrio de Hardy-Weinberg.
4. Como você explica os resultados obtidos na questão 3?

Ao final desta aula, você vai encontrar o gabarito deste jogo, com exemplos reais de resultados obtidos por alunos que o jogaram.

## CONCLUSÃO

Como já dissemos uma vez (Aula 13: Seleção Natural 1), ensinar pode ser uma missão impossível; aprender é inevitável! Naquele momento, já estávamos anunciando aquilo que, esperamos, você esteja compreendendo agora: nosso papel, como professores, é participar de um espaço de aprendizagem. Que espaço é esse? Esse espaço, de fato, se parece muito com uma rede de conversações, em que professores, alunos, sala de aula, conhecimento, livros didáticos, cultura de massa, amigos, igreja, trabalho e vida cotidiana se entrelaçam. Esta perspectiva é necessária para que possamos participar dessa rede, privilegiando os nós nos quais estaremos atuando mais diretamente, ou seja, as relações entre alunos-professor-sala de aula, sem, contudo, ignorar ou discriminar o, os demais nós dessa rede.

**RESUMO**

Existe um vasto campo de pesquisas em ensino e aprendizagem e, dentro dele, a área de ensino de Biologia, em que se enquadram as pesquisas referentes ao ensino de Evolução. Tais pesquisas têm despertado interesse crescente de pesquisadores e professores devido a três razões principais: a teoria evolutiva é fundamental para a compreensão e organização dos conhecimentos a respeito do mundo natural; existe um recrudescimento de movimentos e organizações contrários ao ensino de Evolução, e tem-se constatado que a compreensão dessa teoria é pequena. Estudos a respeito das concepções alternativas dos alunos, por exemplo, têm demonstrado uma marcante tendência a visões antropocêntricas e a certa falta de compreensão da revolução darwiniana.

As origens das concepções alternativas podem ser as mais diversas. Recentemente, grande interesse tem sido devotado aos produtos da cultura de massa, tais como o cinema, as histórias em quadrinhos, a tevê e os jornais. Isso acontece porque muitas explicações dos alunos parecem reproduzir enredos presentes em filmes ou notícias permanentemente veiculados na mídia, como aquelas referentes aos problemas ambientais. Assim, parece importante que o professor esteja atento à linguagem da mídia, já que um ensino de Evolução alienado desse bombardeio pode estar perdendo o papel de formador da cultura científica dos nossos alunos.

Outra iniciativa recente em relação ao ensino tem sido a preocupação com os livros didáticos disponíveis no mercado. O MEC tem realizado avaliações de livros de Ciências e tem criticado, entre outras coisas, a presença de muitos erros conceituais, a ênfase na enunciação de definições e modelos sem a devida atenção para o seu uso efetivo na compreensão dos fenômenos, além de conteúdos socialmente irrelevantes e inacessíveis à realidade dos alunos. O que fica evidente, a partir das análises e avaliações realizadas com os livros didáticos de Ciências e Biologia, é que, no ensino de Evolução, para lidar com erros conceituais, negligências, imprecisões e outros problemas, é preciso a intervenção constante do professor.

Ao final desta aula, sugerimos algumas estratégias que podem ser úteis ao ensino de Evolução. Por exemplo: introduzir o processo científico, bem como os conteúdos de Evolução, ao longo da vida escolar dos alunos; fazer as devidas distinções de domínios (Ciência x Religião x Senso Comum, por exemplo) e a utilização de jogos didáticos. Contudo, é importante que se saiba que tais estratégias não são “receitas de bolo”. O que pretendemos ter deixado claro foi que o ensino de Evolução agora é responsabilidade nossa!

## ATIVIDADES FINAIS

1. Construa o jogo solicitado para auxiliar o ensino do teorema de Hardy-Weinberg; jogue e responda às perguntas propostas.

### RESPOSTA

a) Valores obtidos por alunos, após jogarem:

POP1	AA=10	POP2	AA=17	POP3	AA=01
	AB=22		AB=21		AB=09
	BB=08		BB=02		BB=30

$$f(A) = \frac{(2 \times 10) + 22}{80} = 0,52 \quad f(A) = \frac{34 + 21}{80} = 0,69 \quad f(A) = \frac{11}{80} = 0,14$$

$$f(B) = \frac{(2 \times 8) + 22}{80} = 0,48 \quad f(B) = \frac{4 + 21}{80} = 0,31 \quad f(B) = \frac{69}{80} = 0,86$$

b) Existe uma diferença entre os valores obtidos na formação da F1 e aqueles esperados pelo teorema de Hardy-Weinberg.

c) Use a fórmula:

$$\chi^2 = \sum [(o - e)^2 / e]$$

Onde: **o** = valores genotípicos observados e

**e** = valores genotípicos esperados.

Para verificar se as frequências genotípicas da F1 de cada uma das populações está em equilíbrio de Hardy-Weinberg.

A frequência genotípica esperada é obtida usando o binômio:

$$p^2 + 2pq + q^2$$

Onde: **p** = frequência do alelo A [ $f(A)$  da F1] e

**q** = frequência de B [ $f(B)$  da F1].

Os graus de liberdade são dados pela fórmula: **GL** =  $n(n-1)/2$

Onde: **n** = número de alelos.

Assim, teremos para POP1:

$$p^2 = (0,52)^2 \times 40 = 10,816$$

$$q^2 = (0,48)^2 \times 40 = 9,216$$

$$2pq = 2 \times (0,48) \times (0,52) \times 40 = 19,968$$

POP2:

$$p^2 = (0,69)^2 \times 40 = 19,044$$

$$q^2 = (0,31)^2 \times 40 = 3,844$$

$$2pq = 2 \times (0,69) \times (0,31) \times 40 = 17,112$$

POP3:

$$p^2 = (0,14)^2 \times 40 = 0,784$$

$$q^2 = (0,86)^2 \times 40 = 29,584$$

$$2pq = 2 \times (0,14) \times (0,86) \times 40 = 9,632$$

Para facilitar, componha uma tabela no formato a seguir:

POP1	O	E	o-e	(o-e)²	(o-e)²/e	P
AA	10	10,816	-0,816	0,665856	0,06156	
AB	22	19,968	2,032	4,129024	0,20678	
BB	08	9,216	-1,216	1,478656	0,1604	
$\chi^2$					0,42874	0,70 > P > 0,50
POP2	O	E	o-e	(o-e)²	(o-e)²/e	P
AA	17	19,044	-2,044	4,177936	0,21938	
AB	21	17,112	3,888	15,11654	0,883389	
BB	02	3,844	-1,844	3,40034	0,88458	
$\chi^2$					1,98735	0,20 > P > 0,10
POP3	O	E	o-e	(o-e)²	(o-e)²/e	P
AA	01	0,784	0,216	0,046656	0,05951	
AB	09	9,632	-0,63	0,399424	0,04146844	
BB	30	29,584	0,416	0,173056	0,005849648	
$\chi^2$					0,106828088	0,80 > P > 0,70

Compare com a tabela de distribuição de qui-quadrado ( $\chi^2$ ):

G.L. \ P	0,90	0,80	0,70	0,50	0,30	0,20	0,10	0,05	0,01
1	0,016	0,064	0,148	0,455	1,074	1,642	2,706	3,841	6,635
2	0,211	0,446	0,713	1,386	2,408	3,219	4,605	5,991	9,210
3	0,584	1,005	1,424	2,366	3,665	4,642	6,251	7,815	11,345
4	1,064	1,649	2,195	3,357	4,878	5,989	7,779	9,488	13,277
5	1,610	2,343	3,000	4,351	6,064	7,289	9,236	11,07	15,080

Como você pode observar pelos resultados de P, todas as três populações estão em equilíbrio de Hardy-Weinberg.

d) Os desvios não foram significativos. Isso é o esperado, uma vez que no jogo foram simulados cruzamentos ao acaso e ausência de forças evolutivas.

2. Com base no jogo de Hardy-Weinberg que foi apresentado a você, elabore um outro que inclua a seleção natural; jogue e responda às questões que você propôs.

### RESPOSTA

*Segue uma das possibilidades de jogo a que você pode ter chegado.*

#### **JOGO SELEÇÃO NATURAL**

*A seleção natural é a reprodução (sobrevivência ou mortalidade) diferencial dos indivíduos presentes em uma população. Os genótipos mais vantajosos, nas condições do momento, têm sua frequência aumentada, enquanto aqueles que apresentam alguma desvantagem (como ocorre na maior parte dos casos de mutação) têm sua frequência diminuída.*

#### O jogo

*O jogo é composto de uma população com dois alelos (A & B) e de uma outra de reposição, que será usada para construção da população após o efeito da seleção natural. As populações são representadas por bolinhas de duas cores distintas.*

**População** - 50 bolinhas vermelhas e 50 bolinhas verdes

$[f(A) = f(B) = 0,5]$

**População de reposição** – 50 bolinhas verdes

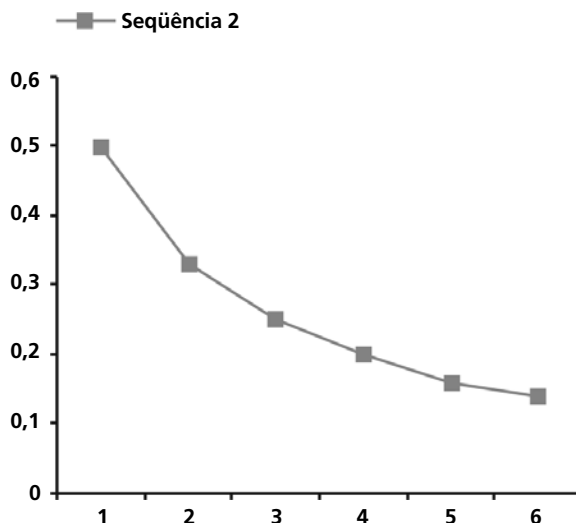
#### As regras

*Usando a **população** padrão, retirar ao acaso uma bolinha por vez, anotar o alelo que ela representa e devolvê-la ao saco. Um par de bolinhas constitui o genótipo de um indivíduo. Proceder dessa forma até obter uma amostra (prole - F1) com o total de 40 indivíduos. Toda vez que houver formação do genótipo AA, esse indivíduo deve ser desprezado.*

*Calcule as novas frequências dos alelos (A & B) e construa uma população do mesmo tamanho da anterior, com as frequências obtidas. Repita esta operação três vezes.*

Pede-se:

a) Construa um gráfico em que as gerações estejam no eixo x e as frequências alélicas no eixo y.



b) Como você explica tais resultados?

**Existe uma seleção natural que reduz a frequência do alelo A na população. Esse processo se dá por uma reprodução diferencial dos genótipos.**

c) O que acontecerá ao longo de muitas gerações, se esse processo prosseguir?

**A frequência do alelo diminuirá ao longo das gerações, mas permanecerá ainda nos heterozigotos.**

d) Se o alelo A fosse eliminado também dos genótipos AB (caso de dominância), quantas gerações seriam necessárias para que o alelo A desaparecesse da população?

**Uma.**

e) Quem são os alelos mais afetados pela seleção natural: os dominantes ou os recessivos? Por quê?

**Os dominantes. Porque são afetados tanto em homozigose quanto em heterozigose.**



## **AUTO-AVALIAÇÃO**

Esta aula fecha a nossa disciplina e co-responsabiliza você pelo ensino de Evolução, uma teoria que integra toda a Biologia. Esperamos que, com esta aula, você tenha obtido subsídios para pensar o processo de aprendizagem e o que significa a prática docente nesse processo. Tente imaginar uma aula de Evolução que você tenha de ministrar, veja quais elementos participaram mais das suas idéias. Se alguma das questões discutidas aqui não entrar no seu exercício de imaginação, tente revisá-la e imagine mais uma aula. Este exercício pode ser interessante para você ir amadurecendo as questões que discutimos.

## **INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Nesta aula, falamos de caminhos e caminhadas. A próxima aula é, e só pode ser, o seu próprio caminho. Tudo de bom! E lembre-se do dizer do poeta: O caminho se faz ao caminhar!



**Evolução**

Referências

## Aula 21

---

FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1997.

STEARNS, Stephen C.; HOEKSTRA, Rolf F. *Evolução: uma introdução*. São Paulo: Atheneu, 2003. 380p.

STRACHAN, Tom; READ, Andrew P. *Genética molecular humana*. 2.ed. Porto Alegre: Artmed, 2002. 576p.

## Aula 22

---

DARWIN, Charles Robert. *A Origem das espécies*. Belo Horizonte: Itatiaia, 2002. Tradução da obra *On The Origin of Species*, de 1859.

DOBZHANSKY, Theodosius. *Genética do processo evolutivo*. São Paulo: EDUSP; Ed. Polígono, 1973.

MAGURRAN, A.E.; MAY, R.M. Evolution of biological diversity: from population differentiation to speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London, Series B, v. 353, n. 1366, 1998.

MAYR, Ernest. *Populações, espécies e evolução*. São Paulo: EDUSP, 1977. Tradução da obra *Populations, species, and evolution*, de 1963.

OTTE, D. ENDLER, J.A. (Eds). *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, 1989.

## Aula 23

---

AVISE, J.C., ARNOLD, J., BALL Jr., R. M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J. E., REEB, C. A., SAUNDERS, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, v. 18, p. 489-522, 1987.

HALL, B.G. *Phylogenetic trees made easy: a how-to manual for molecular biologists*. Sunderland: Sinauer Associates, 2001. 180 p.

HILLIS, D.M., MORITZ, C.B., MABLE, K. *Molecular Systematics*. 2.ed. Sunderland: Sinauer Associates, 1996. 656 p.

JUKES, T. H.; CANTOR, C. R. Evolution of protein molecules. In: MUNRO, H.N. (Ed.) *Mammalian protein metabolism*. New York: Academic Press, 1969. p. 21-132.

LI, W-H. *Molecular Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, 1997. 490p.

MATIOLI, S. R. (Ed.). *Biologia Molecular e Evolução*. Holos Editora, 2001. 202 p.

NEI, M. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, v. 106, p. 283-292, 1972.

NEI, M.; KUMAR, S. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford: Oxford University Press, 2000. 333 p.

PAGE R. D.M.; HOLMES E.C. *Molecular Evolution: a phylogenetic approach*. Cambridge: Blackwell Science, 1998. 346 p.

---

#### Aula 24

KREUZER, H.; MASSEY, A. *Engenharia Genética e Biotecnologia*. 2.ed. Porto Alegre: Artmed, 2001. 434 p.

HALL, B.G. *Phylogenetic trees made easy: a how-to manual for molecular biologists*. Sunderland: Sinauer Associates, 2001. 180 p.

MATIOLI, S.R. (Eds.). *Biologia molecular e evolução*. Ribeirão Preto: Holos, 2001. 202 p.

SCHNEIDER, H. Métodos de análise filogenética: um guia prático. 2.ed. Ribeirão Preto: Holos, 2003. 114 p.

---

#### Aula 25

AYALA, F.J., ESCALANTE, A.A. The evolution of human populations: a molecular perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 5, n. 1, p. 188-201, 1996.

CAVALLI-SFORZA, Luca L., FELDMAN, Marcus W. The application of molecular genetic approaches to the study of human evolution. *Nature Genetics*, Supplement, v. 33, p. 266-275, 2003.

HUDSON, Richard R. *Gene genealogies and the coalescent process*. *Evolutionary Biology*, Oxford, v. 7, p. 1-44, 1990.

IBGE, 2000

PENA, Sérgio D. J. et al. Retrato molecular do Brasil. *Ciência Hoje*, v. 27, p. 16-25, 2000.

PENA, Sérgio D.J. et al. A major founder Y-chromosome haplotype in Amerindians. *Nature Genetics*, v. 11, p. 15-xx, 1995.

SANTOS, F.R., et al. The central Siberian origin for native American Y chromosome.. *American Journal of Human Genetics*, v. 64, p. 619-xx, 1999.

STEARNS, Stephen C.; HOEKSTRA, Rolf F. *Evolução: uma introdução*. São Paulo: Atheneu, 2003. 380p.

STRACHAN, Tom ; READ, Andrew P. *Genética Molecular Humana*. 2.ed. Porto Alegre: Artmed, 2002. 576p.

## Aula 26

---

LANDSHEERE, G. *Avaliação contínua e exames: noções de docimologia*. Coimbra: Livraria Almedina, 1976.

EBEL, R.L. *Measuring educational achievement*. Englewood Cliffs (USA): Prentice-Hall, Inc, 1965

PERRENAUD, P. *Avaliação: da excelência à regulação das aprendizagens – entre duas lógicas*. Porto Alegre: Artes Médicas Sul, 1999.

RIO DE JANEIRO (Estado). Fundação Cesgranrio. *Projetos de Avaliação de Larga Escala*. Programa Nova Escola. Avaliação do Desempenho Escolar: análise dos resultados das questões da prova 6ª série do ensino fundamental e faz VI do supletivo. Rio de Janeiro: Governo do Estado/Cesgranrio, 2000.

VIANNA, H.M. *Testes em educação*. São Paulo: IRASA. Fundação Carlos Chagas, 1973.

## Aula 27

---

ESTEBAN, M.T. (Org.). *Avaliação: uma prática em busca de novos sentidos*. Rio de Janeiro: DP&A, 1999.

LUCKESI, C.C. *Avaliação da Aprendizagem Escolar*. São Paulo: Cortez, 2003.

PERRENOUD, P. *Avaliação: da excelência à regulação das aprendizagens – entre duas lógicas*. Porto Alegre: ArtMed, 1999.

APTE, Smita, HOLLAND, Brenden S., GODWIN, Scott e GARDNER, Jonathan P.A. Jumping ship: a stepping stone event mediating transfer of a non-indigenous species via a potentially unsuitable environment. *Biological Invasions* 2000 v. 2 p. 75-79.

BOWEN, B.W. e AVISE, John C. Conservation genetics of marine turtles. Em: *Conservation Genetics*. 1991. Ed. John C. Avise e J. L. Hamrick, p. 199-237. Nova Iorque, Chapman & Hall.

CUNHA, Haydee A. e SOLÉ-CAVA, Antonio M. Molecular sexing of *Sotalia fluviatilis* (Cetacea: Delphinidae), using samples from biopsy darting and decomposed carcasses. *XIX Congresso Brasileiro de Genética*, 2004. Florianópolis, Sociedade Brasileira de Genética.

FISHER, R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. 1930. Nova Iorque, Dover.

FUKAMI, Hironobu, BUDD, Ann F., PAULAY, Gustav, SOLÉ-CAVA, Antonio M., CHEN, Chaolun A., IWAO, Kenji e KNOWLTON, Nancy. Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic Corals. *Nature* 2004 v. 427 p. 832-835.

HEYWOOD, V.H. e WATSON, R.T. *Global Biodiversity Assessment*. 1995. Cambridge, Cambridge University Press.

MATIOLI, Sérgio R. *Biologia Molecular e Evolução*. 2001. São Paulo. Editora Holos.

MIYAKI, Cristina Y., GRIFFITHS, Richard, ORR, K. NAHUM, L.A., PEREIRA S. L., e WAJNTAL A. Sex identification of parrots, toucans, and curassows by PCR: Perspectives for wild and captive population studies. *Zoo Biology* 1998 v. 17 p. 415.

MOORE Mary K., BEMISS John A., RICE Susan M., QUATTRO Joseph M. e WOODLEY, Cheryl M. Use of restriction fragment length polymorphisms to identify sea turtle eggs and cooked meats to species. *Conservation genetics* 2003 v. 4 p. 95-103.

PALUMBI, Stephen R. e CIPRIANO, F. Species identification using genetic tools: The value of nuclear and mitochondrial gene sequences in whale conservation. *Journal of Heredity* 1998. v. 89 p. 459-464.

ROMAN, J. e BOWEN B. W. The mock turtle syndrome: genetic identification of turtle meat purchased in the south-eastern United States of America. *Animal Conservation* 2000 v. 3 p. 61-65

SOLÉ-CAVA, Antonio M. Genética da Conservação. Em: *Biologia Molecular e Evolução*. 2001. Ed. S.R. Matioli. p. 171-192. São Paulo. Editora Holos.

BLOOM, B. et al. *Taxionomia de objetivos educacionais*: domínio cognitivo. Porto Alegre: Globo, 1972. v. 1

BONNIOL, J.J.; VIAL, M. *Modelos de avaliação*: textos fundamentais. Porto Alegre: Artmed, 2001.

ENCICLOPÉDIA Digital Master Milênio. Dialética (Sociologia). Disponível em: <[www.encyclopedia.com.br](http://www.encyclopedia.com.br)>. Acesso em : 08 maio 2004.

GAMA, Zacarias Jaegger. *Avaliação na escola de 2º grau*. 3.ed. Campinas,SP: Papirus, 2002.

\_\_\_\_\_; WERNER, J. *Parecer técnico avaliativo sobre a prova exigida para a obtenção do Título Superior em Anestesiologia (TSA)*. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Anestesiologia, 2000.

GILLET, P. *L'évaluation, saisie d'imaginaire ou pour une pratique raisonnable de rationalité en evaluation*. Dijon: INRAP, 1986.

GENTHON, M. *Apprentissage, evaluation, recherches: genèse des interactions comme ouvertures régulatrices*. Aix-en-Provence: Université de Provence, 1993.

GRONLUND, N.E. *A formulação de objetivos comportamentais para as aulas*. Rio de Janeiro: Ed. Rio, 1975.

LANDSHERE, V.; LANDSHERE, G. *Definir os objetivos da educação*. São Paulo: Martins Fontes, 1974.

POCZTAR, J. *La définition des objectifs pédagogiques, bases, compantes et références de ces techniques*. Paris: ESF, 1982.

POPHAM, W.J. *Manual de avaliação*: regras práticas para o avaliador educacional. Petrópolis: Vozes, 1977.

SAVIANI, D. *Escola e democracia*. 20.ed. São Paulo: Cortez, 1988.

SCRIVEN, M. *Evaluation thesaurus*. London: Sage, 1991.

TYLER, R. *Princípios básicos de currículo e ensino*. Porto Alegre: Globo, 1978.



ALTERS, Brian J.; NELSON, Craig E. Teaching evolution in higher education. *Evolution*, v. 56, n. 10, p.1891-190, oct. 12002.

AZEVEDO, Denise; SILVA, Edson Pereira. Comunicação, informação e educação: assimilação do discurso da mídia à fala dos alunos sobre a teoria evolutiva. *Movimento*, n. 5, p. 143-153, mai. 2002.

BIZZO, Nélío. Falhas no ensino de ciências. *Ciência Hoje*, Brasília, v. 27, n. 159, p. 26-31, abr. 2000.

\_\_\_\_\_. Graves erros de conceitos em livros didáticos de ciências. *Ciência Hoje*, Brasília, v. 21, n. 121, p. 26-35, jan. 1996.

DEMASTES, Sherry S.; GOOD, Ronald G.; PEEBLES, Patsye. Students conceptual ecologies and the process of conceptual change in evolution. *Science Education*, v. 79, n. 6, p. 637-666, 1995.

GIORDAN, Andre. Los conceptos de Biología adquiridos en el proceso de aprendizaje. *Enseñanza de las Ciencias*, Barcelona, v. 5, n. 2, p. 105-110, 1987.

LUDKE, Menga; ANDRÉ, Marli E.D. A. *Pesquisa em educação: abordagens qualitativas*. São Paulo: Ed. EPU, 1986. (Coleção Temas básicos de educação e ensino).

BRASIL. Ministério da Educação e Cultura. *Parâmetros curriculares nacionais (5ª a 8ª séries)*. Brasília: Secretaria de Educação Fundamental, MEC, 1998, 138 p. Disponível em: <<http://www.mec.gov.br/sef/estrut2/pcn/pdf/ciencias.pdf>>. Acesso em: 29 nov. 2004.

SANTOS, Silvana. 2002. *Evolução Biológica: Ensino e Aprendizagem no Cotidiano de Sala de Aula*. São Paulo: Annablume, 2002

MOREIRA, Maria Cristina do Amaral; SILVA, Edson Pereira. Ciência na escola: como a criança vê a evolução dos seres vivos. *Ciência Hoje*, v. 19, n. 114, p. 45-48, Out. 1995. (Ver errata *Ciência Hoje*, v. 20, n. 116, p. 4, dez. 1995).

TIDON, Rosana; LEWONTIN, Richard C. Teaching evolutionary biology. *Genetics and Molecular Biology*, v. 27, n. 1, p. 124-131, 2004.



ISBN 85-7648-246-0



9 788576 482468



**UENF**  
Universidade Estadual  
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA

Ministério  
da Educação

