

PROCESSOS EVOLUTIVOS **3** TÓPICO

Sônia Godoy Bueno Carvalho Lopes
Fanly Fungyi Chow Ho

- 3.1** Introdução
- 3.2** Fatores que promovem aumento da variabilidade genética
 - 3.2.1** Mutação
 - 3.2.2** Reprodução sexuada
 - 3.2.3** Migração
 - 3.2.4** Transferência horizontal de genes
- 3.3** Seleção Natural e Deriva Genética
 - 3.3.1** Seleção Natural
 - 3.3.2** Deriva genética
- 3.4** Especiação
 - 3.4.1** Especiação alopátrica
 - 3.4.2** Especiação Simpátrica
 - 3.4.3** Especiação parapátrica
 - 3.4.4** Especiação peripátrica
- 3.5** Isolamento Reprodutivo
 - 3.5.1** Barreiras reprodutivas pré-zigóticas.
 - 3.5.2** Barreiras reprodutivas pós-zigóticas
- 3.6** Gradualismo e equilíbrio pontuado

3.1 Introdução

Como já foi apresentado no tópico anterior, quando nos referimos à evolução, mencionamos os mecanismos que causam modificações genéticas nos organismos vivos e a transmissão dessas modificações a sucessivas gerações que, a longo termo, transformam as populações biológicas. Portanto, a unidade evolutiva é a população.

População é conjunto de indivíduos entrecruzáveis que ocupa uma dada área geográfica num dado momento. Os fatores evolutivos que atuam sobre a população, causando variações, podem ser analisados em dois níveis:

- Fatores que promovem aumento na variabilidade genética na população: mutação, reprodução sexuada, imigração e transferência horizontal (ou lateral) de genes. Esses fatores são a origem da variabilidade genética.
- Fatores que atuam sobre a variabilidade genética já existente, causando mudanças: seleção natural e deriva genética.
- Fatores que promovem aumento na variabilidade genética na população: mutação, reprodução sexuada, imigração e transferência horizontal (ou lateral) de genes. Esses fatores são a origem da variabilidade genética.

Objetivos

Espera-se que o aluno compreenda:

- os mecanismos pelo qual a evolução se processa;
- qual a origem e importância da variabilidade;
- quais os efeitos da seleção natural e da deriva genética sobre populações;
- o processo de especiação;
- quais são os mecanismos que isolam reprodutivamente as espécies;
- as teorias do Gradualismo e Equilíbrio.

3.2 Fatores que promovem aumento da variabilidade genética

3.2.1 Mutação

Por mutação entende-se qualquer alteração da sequência de DNA, podendo ser benéfica, maléfica ou neutra para o indivíduo. Popularmente, mutações referem-se a alterações no material genético que resultam em aberrações no organismo que a contém. Porém, é importante ressaltar que nem todas as mutações acarretam alterações fenotípicas.

Mutações podem ser causadas pela exposição do material genético a agentes externos (como luz ultravioleta, radiação) ou por mecanismos internos e naturais ao longo da vida do organismo. Diversos processos celulares, como por exemplo a duplicação do DNA, que durante a divisão celular pode acarretar erros e danos à molécula de DNA. Apesar de o material genético ser copiado de forma muito eficiente durante esse processo, as enzimas especializadas nesta função podem cometer erros e introduzi-los à mais nova cópia do DNA. Quando esses erros não são reparados, caracterizam mutações no DNA do organismo.

Esses “erros” são a origem primária da variabilidade genética nos organismos, e se forem transmitidos às gerações seguintes diz-se que possuem um **valor evolutivo**.

3.2.2 Reprodução sexuada

A vantagem da reprodução sexuada é o aumento da variabilidade genética nos descendentes.

Na reprodução sexuada podem ser considerados dois momentos importantes, que são geradores desse aumento da diversidade: a **meiose** na formação dos gametas e a **fecundação**.

Na meiose, o número de cromossomos das células iniciais é reduzido à metade e gera variação genética. Por exemplo: na espécie humana há 46 cromossomos organizados em 23 pares de homólogos em cada célula do corpo. De uma célula inicial são formados, por meiose, quatro gametas com 23 cromossomos, sendo um cromossomo de cada par (na meiose ocorre a separação dos cromossomos homólogos). Para se saber o número de tipos diferentes de gametas que uma só pessoa pode formar em um só processo de meiose, aplica-se o seguinte cálculo: 2^n , em que n corresponde ao número de pares de cromossomos homólogos. Como na espécie humana esse número é 23, ao aplicarmos a fórmula temos 2^{23} , assim, obtemos 8.388.608

tipos de gametas diferentes. Na fecundação, dois gametas, sendo um masculino e um feminino, se unem ao acaso e o cálculo do número de encontros possíveis entre esses gametas é dado por $(8.388.608)^2$, o que resulta em aproximadamente 70 trilhões de zigotos possíveis. Assim, a probabilidade de dois irmãos serem idênticos é muito pequena, a não ser nos casos de gêmeos monozigóticos, mas esses são casos especiais.

Todos esses cálculos foram feitos sem considerar um processo que ocorre na meiose: a permutação, que é a quebra e a troca de trechos da molécula de DNA entre cromossomos homólogos, o que aumenta ainda mais o número de gametas diferentes que um indivíduo é capaz de formar.

A cada geração, esse processo se repete de modo que novas combinações no material genético são introduzidas na população.

Assim, a reprodução sexuada entre os indivíduos de uma mesma população promove aumento na variabilidade genética dessa população.

3.2.3 Migração

Por migração entende-se entrada (imigração) ou saída (emigração) de indivíduos de uma população.

A imigração pode promover aumento na variabilidade genética da população, pois os imigrantes podem conter outras combinações de genes geradas em suas populações de origem. Ao se reproduzirem sexuadamente com os indivíduos da população para a qual imigraram, passam essas variações aos descendentes.

As imigrações permitem que se estabeleça fluxo gênico entre populações distintas da mesma espécie, diminuindo as diferenças genéticas entre elas.

Por outro lado, as emigrações podem reduzir a variabilidade genética da população de origem. Em geral, esses eventos de emigrações são mais importantes em populações pequenas, em que a saída de alguns indivíduos pode significar considerável redução da variabilidade genética.

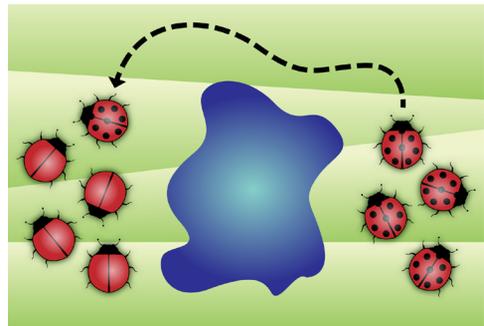


Figura 3.1: Representação do mecanismo de imigração que contribui com o fluxo gênico entre populações. Algumas joaninhas pintadas podem se juntar à população de joaninhas não-pintadas. Isso poderia fazer com que a presença de pintas passasse a ser mais frequente na população na qual essas joaninhas imigraram. / Fonte: Cepa

3.2.4 Transferência horizontal de genes

Ao contrário da transferência vertical de material genético, em que a transferência ocorre de um ancestral para a geração seguinte por reprodução, a transferência horizontal não é vinculada à produção de descendentes, mas sim à transferência de material genético entre indivíduos de espécies diferentes, sem que haja reprodução entre eles. Por esse motivo, até mesmo organismos que possuem alto grau de divergência (distantemente relacionados) são capazes de trocar informações genéticas: organismos dos domínios *Archaea*, *Bacteria* e *Eukarya* são capazes de transferir genes horizontalmente. Embora presente em todos os domínios, a transferência horizontal de genes é um instrumento central como fonte de variabilidade genética em micro-organismos.

A transferência de material genético foi primeiramente evidenciada em procariontes. Por esse processo surgiu, por exemplo, a linhagem multi-resistente de *Staphylococcus aureus*, bactéria comumente encontrada em infecções hospitalares, resistente a diversas classes de agentes antimicrobianos.

3.3 Seleção Natural e Deriva Genética

Sobre a variabilidade genética, já estabelecida nas populações pelos mecanismos descritos no item anterior, atuam os processos de seleção natural e deriva genética. Para que ocorra evolução, é fundamental a existência de variações, sejam morfológicas, fisiológicas e de comportamento, codificadas no material genético e passíveis de transmissão aos descendentes.

3.3.1 Seleção Natural

Talvez, uma das características mais inspiradoras quando observamos a natureza é a adaptação dos seres vivos ao meio em que vivem. É o caso das orquídeas, cujas flores possuem uma de suas pétalas especialmente modificada, capaz de enganar os machos de certas espécies de insetos. Estes, achando se tratar de uma fêmea, entram na flor da orquídea e, ao fazerem isso, coletam e dispersam involuntariamente o pólen da planta. Essa adaptação da flor da orquídea propicia um eficiente método de polinização, garantindo a reprodução sexuada da planta. Outro exemplo é o dos insetos chamados esperanças (família *Tettigonidae*), que possuem o par anterior de asas semelhante a folhas. Quando parados sobre as plantas das quais se alimentam, ficam imperceptíveis, de modo que seus predadores têm mais dificuldade em localizá-los. Esse mecanismo, chamado camuflagem, evita a predação.

Para explicar essas e outras inúmeras adaptações que resultam num aprimoramento da sobrevivência e da capacidade reprodutiva, Darwin e Wallace propuseram a **Teoria da seleção natural**, central no processo evolutivo.

Em um exemplo bastante simples, consideremos uma população de gafanhotos. Suponhamos que um dos gafanhotos dessa população, por um processo qualquer de variação genética, passe a apresentar uma coloração que permita se camuflar melhor no habitat em que vive. A camuflagem, que dificulta sua predação por aves, aumenta as chances de sobrevivência do gafanhoto. Uma maior chance de sobrevivência leva a um maior número de oportunidades para reprodução e, consequentemente, a um maior número de descendentes. Esses descendentes, que carregam geneticamente a adaptação vantajosa da nova coloração, geração após geração, passam a aumentar em frequência na população. A população de gafanhotos passa, então, a ter a cor variante como predominante e como característica determinante para a sobrevivência da espécie. Nesse exemplo, dizemos que essa população de gafanhotos está sendo **selecionada naturalmente**.

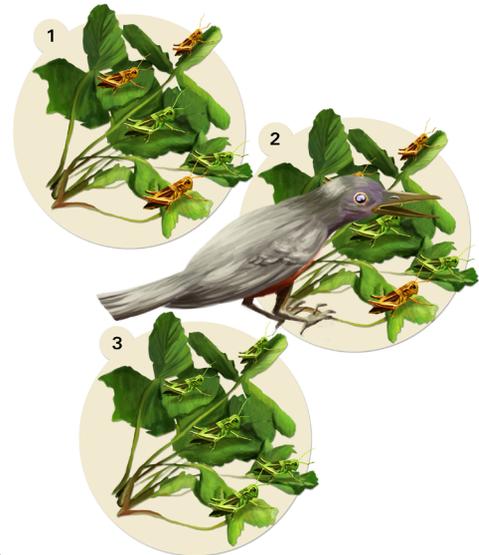


Figura 3.2: clique na imagem para visualizar a animação /
Fonte: Cepa



A seleção natural é um processo evolutivo que atua constantemente nos seres vivos. Assista ao [vídeo 1 da atividade complementar](#) para descobrir um exemplo de seleção natural que podemos observar nos dias de hoje.

Uma variante da seleção natural é a **seleção sexual**, em que as adaptações selecionadas referem-se ao sucesso na obtenção de parceiros, em vez de adaptações para aprimoramento da sobrevivência. Mas em organismos sexuais, sobrevivência não tem valor evolutivo quando não há reprodução, e, portanto, a transmissão de seu material genético para os descendentes. Para demonstrar seu vigor e convencer a fêmea de que são os mais bem adaptados ao meio, os

machos podem utilizar duas estratégias: exibição para a fêmea de padrões de cores, ou disputar com outros machos para que vença o mais forte. As fêmeas também podem escolher com quem acasalar, sendo esse mais um fator de seleção sexual.



Assista ao **vídeo 2 da atividade complementar** para expandir seus conhecimentos sobre seleção sexual.



Seleção artificial

Em **A Origem das Espécies**, Darwin também discorreu sobre a variação e a seleção de organismos domesticados, denominando-as de **seleção artificial**. Esse tipo de seleção difere da seleção natural por focar em uma ou poucas características do organismo de interesse para o ser humano, ao invés da adaptação do ser vivo ao ambiente em que vive. Assim, seleção e manutenção de características em um organismo também podem ser feitas de modo artificial. Fala-se em seleção artificial quando a ação humana age



Figura 3.3: Cães domésticos (*Canis familiaris*) apresentam grande variação devido à seleção artificial de características físicas e comportamentais desejadas pelo ser humano. / Fonte: Thinkstock

como força seletiva e direciona o desenvolvimento de determinadas características. Um exemplo cotidiano é a domesticação e a produção de novas raças de cães. Apesar de todos os cães domésticos serem da espécie *Canis familiaris*, podem apresentar imensa variação de tamanho, coloração e estrutura corporal. Dependendo das preferências físicas ou comportamentais que se deseja ressaltar no animal – companheirismo, caça, pastoreio, padrões de cor, pêlo – determina-se quais indi-

víduos vão se reproduzir, selecionando as características a serem propagadas aos descendentes.

Durante toda a história, o ser humano selecionou artificialmente diversas espécies animais e vegetais, visando seu benefício. Um exemplo interessante de versatilidade é a mostarda selvagem (*Brassica oleracea*).



Agora é com você:
Realizar **atividade online 1**





Agora é com você:
Realizar **atividade online 2**

3.3.2 Deriva genética

A deriva genética corresponde à flutuação da composição genética das populações como consequência do **acaso**. Consideremos uma população com indivíduos que apresentam variações genéticas entre si. A cada geração, alguns indivíduos podem, somente pela força do acaso, deixar mais descendentes do que outros indivíduos, aumentando a frequência de uma certa variação dentro da população. Note que a variação em questão não aumentou na população por conferir uma “melhor chance de sobrevivência” ou por proporcionar alguma “vantagem qualquer” ao indivíduo, mas aumentou simplesmente ao acaso, aleatoriamente. É por esse motivo que eventos de deriva genética são chamados de **não adaptativos**.

São exemplos de eventos que podem causar a deriva genética: desastres ecológicos como incêndios florestais, inundações, desmatamentos, que podem reduzir drasticamente o tamanho de uma população, mencionando aqui o efeito de gargalo da garrafa.

Ao reduzir o número de indivíduos, esses eventos também reduzem a quantidade de variação genética da população. Por ser de natureza aleatória, há chance de certa variação genética passar a ter frequência maior na população simplesmente por acaso, e não porque confere alguma vantagem adaptativa aos indivíduos que a contêm.

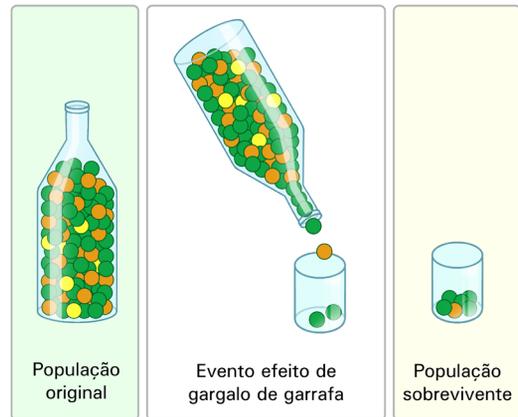


Figura 3.4: Representação do efeito de gargalo de garrafa. Por algum evento aleatório, o número de indivíduos da população (representado pelas bolinhas) é drasticamente reduzido. A variabilidade genética (representada pelas cores das bolinhas) também é drasticamente reduzida na população sobrevivente / Fonte: Cepa; Adaptado de Campbell e Reece, 2008



Figura 3.5: Evento de deriva genética sobre uma população de besouros composta por indivíduos verdes e marrons. Neste exemplo, a variação ‘cor marrom’ não confere nenhuma vantagem adaptativa aos besouros, e ao acaso, aumentou em frequência na população (a pessoa, por acaso, matou somente os besouros da cor verde ao pisar nesta população). Há agora uma maior probabilidade desta população ser futuramente composta por indivíduos somente da cor marrom. / Fonte: Cepa

A redução da variação genética significa que a população pode não se adaptar a novas pressões seletivas, como mudanças climáticas ou mudança da disponibilidade de recursos, porque a variação genética sobre a qual a seleção natural atuaria pode já ter sido excluída aleatoriamente pela redução severa da população. Dessa forma, nem todas as populações conseguem se recuperar de um evento de deriva, em especial de um evento do efeito de gargalo, podendo levar populações à extinção.

Uma importante variável no impacto de um evento de deriva depende do número de indivíduos que compõem a população: a deriva genética tem um efeito maior quanto menor for o tamanho da população. Resumidamente, em uma população pequena há um menor número de variações entre os indivíduos do que em uma população grande. Assim, a probabilidade de certa variação se tornar presente (ou deixar de existir) em **todos** os indivíduos da população é mais alta.

O princípio do fundador é um caso especial de efeito de gargalo. Ele refere-se à perda da variação genética quando uma pequena quantidade de indivíduos de uma população migra e funda uma nova população. Mais uma vez, a pequena população estabelecida contém uma fração da variação genética da população original (redução da variação genética). O isolamento geográfico desta nova população pode resultar em surgimento e estabelecimento de características bem distintas de seus ancestrais.

As Ilhas Galápagos são de origem vulcânica e localizam-se longe da costa oeste da América do Sul, e a diversidade de espécies nela presente reflete o efeito de fundador.

3.4 Especiação

Há vários modos para se definir espécie, sendo esse um tema que gera muitas discussões. De acordo com o conceito biológico considera-se uma *espécie* grupos de populações que podem ou não cruzar com outras populações, porém são isoladas reprodutivamente de outros grupos. Ou seja, o limite entre espécies se dá pela descontinuidade reprodutiva entre populações e não pelas diferenças fenotípicas que apresentam.

Mas o que leva a formação de novas espécies dentro desse conceito?

Existem dois processos básicos envolvidos na especiação: a anagênese e a cladogênese.

A **anagênese** (*ana*=para cima; *gênesis*=origem) compreende processos pelos quais um caráter surge ou se modifica numa população ao longo do tempo, sendo responsável pelas “novidades evolutivas”.

A **cladogênese** (*clado*=ramo) compreende processos responsáveis pela ruptura da coesão original em uma população, gerando duas ou mais populações que não trocam mais genes entre seus indivíduos.

Se permanecerem separadas, sem trocar genes, cada uma das populações originadas passa a ter sua própria história evolutiva e, em função de eventos anagenéticos, modificam-se ao longo do tempo podendo originar uma espécie distinta.

Essa ruptura pode ocorrer por meio de quatro processos de especiação: alopátrica, simpátrica, parapátrica e peripátrica.

Vamos falar de cada um deles.

3.4.1 Especiação alopátrica

A palavra alopatria deriva do grego (*allos* = outro; *patrã* = pátria).

Essa forma de especiação ocorre em função do surgimento de barreiras reprodutivas entre populações que estão geograficamente separadas.

A alopatria pode ocorrer quando surge uma barreira geográfica (formação de uma cadeia montanhosa ou um novo afluente), dividindo uma população em duas, reduzindo o cruzamento e, portanto, a troca de material genético entre elas. Cada uma das populações, em seus novos nichos ecológicos, passa a ter sua própria história evolutiva, o que pode levar ao surgimento de uma nova espécie. Por exemplo: ocorreu especiação alopátrica em vários grupos de animais marinhos, cujas populações ancestrais foram separadas com a formação do Istmo do Panamá, fenômeno que ocorreu há cerca de três milhões de anos. Esse istmo separou populações que ficaram no Oceano Pacífico e outras que ficaram no Oceano Atlântico. Foi o caso da especiação dos camarões-pistola (Família *Alpheidae*), como explicado na **Figura 3.6**. As diferentes espécies atuais de camarões-pistola possuem características fenotípicas semelhantes, mas não pertencem à mesma espécie. Quando indivíduos de uma população são colocados artificialmente em contato com indivíduos de outra população, não há reprodução entre eles, o que nos permite dizer que são espécies diferentes.

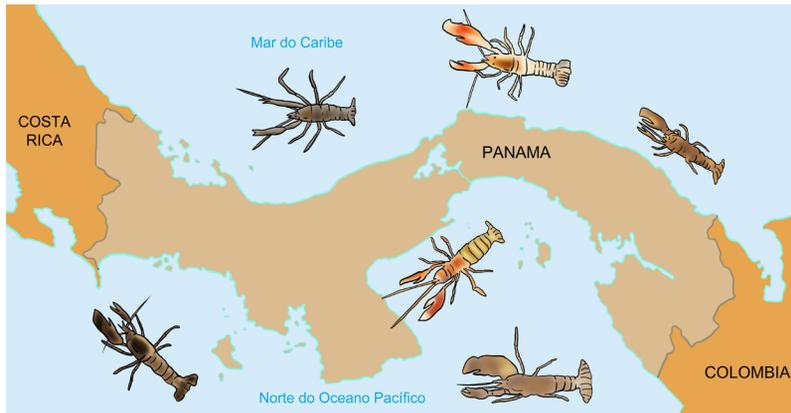


Figura 3.6: O Istmo do Panamá apareceu há 3 milhões de anos atrás. Populações de camarão-pistola foram divididas pelo Istmo e divergiram em diferentes espécies. / Fonte: Cepa



Agora é com você:
Realizar **atividade online 3**

3.4.2 Especiação Simpátrica

A palavra simpatria deriva do grego (*sym-* = junto; *patrã* = pátria).

Nesse caso, o isolamento reprodutivo ocorre sem haver isolamento geográfico das populações. Diferenças genéticas acumulam-se gradualmente entre membros de uma população inicialmente entrecruzável. A exploração de um novo nicho ecológico no mesmo ambiente por alguns indivíduos de uma população pode gradualmente reduzir o fluxo gênico entre eles e os demais indivíduos da população. Por exemplo, insetos herbívoros que passam a explorar preferencialmente uma determinada planta no mesmo ambiente.

3.4.3 Especiação parapátrica

A palavra parátrica deriva do grego (*para*, ao lado de; *patrã* = pátria).

Esse tipo de especiação ocorre em populações que ocupam ampla área geográfica. Com isso, é menor a chance de reprodução entre indivíduos que vivem nos extremos dessa distribuição. Gradualmente, esses indivíduos podem passar a apresentar diferenças e originar espécies distintas.

Embora a população seja contínua sobre uma vasta região geográfica, a população não é inteiramente entrecruzável. Indivíduos têm maior probabilidade de cruzar com vizinhos mais próximos do

que com indivíduos de áreas mais distantes. Assim, diferentes pressões seletivas encontradas ao longo da área de distribuição da população acabam gerando espécies diferentes.

3.4.4 Especiação peripátrica

A palavra peripátrica deriva do grego (*peri* = em torno).

Esse tipo de especiação ocorre em pequenos grupos, periféricamente localizados em relação a uma população maior, ou quando um pequeno grupo dessa população se isola, configurando um processo de efeito de gargalo.

Esses pequenos grupos, como já explicado anteriormente, contêm apenas uma parte da variação genética da população inicial. Esse grupo vai passar pelos processos evolutivos, podendo dar origem a novas espécies. Essa é a forma mais comum de especiação em ilhas, com a colonização de organismos que vêm do continente e mesmo de outras ilhas.

Veja na **Figura 3.7** seguir, um resumo desses quatro tipos de especiação:

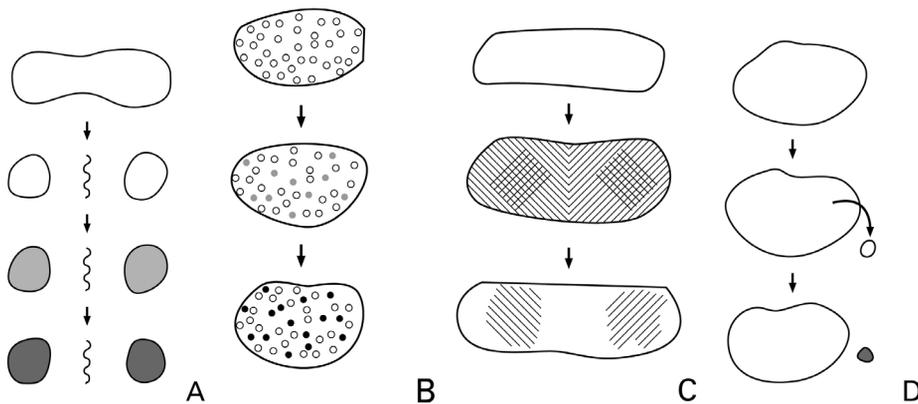


Figura 3.7: Diagramas de sucessivos estágios de quatro modos de especiação. Em todos eles a população inicial é contínua. Na especiação alopátrica (**a**), surge uma barreira física e as duas populações acabam por divergir, resultando em incompatibilidade reprodutiva. Na especiação simpátrica (**b**), diferenças genéticas (representadas pelas bolinhas pretas) acumulam-se gradualmente entre membros de uma população inicialmente entrecruzável; na especiação parapátrica (**c**), há a preferência de cruzamento entre indivíduos mais proximamente localizados em espécies que são amplamente distribuídas e a divergência ocorre devido a diferentes pressões seletivas em diferentes partes da área de distribuição; e na especiação peripátrica (**d**) um pequeno grupo periféricamente localizado isola-se e passa a sofrer diferentes pressões seletivas, originando nova espécie. / Fonte: Cepa



Agora é com você:
Realizar **atividade online 4**

3.5 Isolamento Reprodutivo

Sabemos que o isolamento reprodutivo entre duas populações é importante para o processo de especiação.

Há casos, no entanto, em que ocorre especiação em função da reprodução entre espécies diferentes, falando-se em hibridação. Em geral os descendentes desse cruzamento (os híbridos) não são viáveis, ou não são férteis, mas há vários casos em que esse processo gera novas espécies viáveis. Esse processo foi documentado em algumas espécies animais e é especialmente frequente em plantas.

Veja um exemplo na **Figura 3.8**:

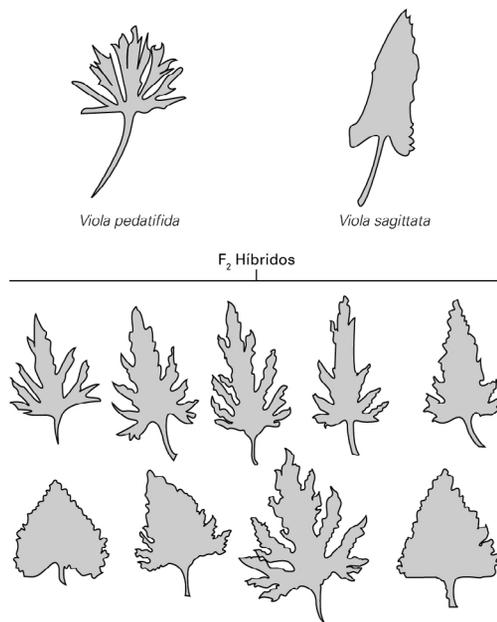


Figura 3.8: Exemplo da origem de variação fenotípica que pode surgir a partir da hibridização (cruzamento) entre duas espécies. Híbridos descendentes do cruzamento entre as espécies de violeta *Viola pedatifida* e *Viola sagittata* apresentam muitas variações morfológicas nas folhas. As variações nas folhas foram encontradas em híbridos naturais entre duas espécies de violetas / Fonte: Cepa; Adaptado D. J. Futuyma, 1998.

Uma vez que houve o estabelecimento de duas espécies distintas, a diferenciação biológica que impede o fluxo gênico entre elas pode ocorrer de diversas formas:

3.5.1 Barreiras reprodutivas pré-zigóticas

São as diferenças fenotípicas ou comportamentais que impedem o encontro dos gametas de duas espécies diferentes e assim a formação do zigoto híbrido.

- **isolamento de habitat ou ecológico:** se dá pelas diferenças nos habitats ou nos recursos disponíveis em cada um deles. No Japão, a joaninha *Epilachna nipponica* alimenta-se de espécies vegetais do gênero *Cirsium*, enquanto as joaninhas da espécie *E. yasutomii* alimentam-se de espécies do gênero *Caulophyllum*. Assim, cada espécie de joaninha cruza com indivíduos residentes da mesma planta hospedeira, estando isoladas somente pelo micro-habitat em que vivem.
- **isolamento estacional:** ocorre quando o período de acasalamento de duas espécies não coincide. Alguns insetos, por exemplo, procuram parceiros a certas horas do dia ou da noite, ou amadurecem sexualmente em épocas distintas do ano. Os grilos *Gryllus pennsylvanicus* e *G. Veletis*, por exemplo, atingem a idade reprodutiva em estações diferentes do ano.
- **isolamento sexual ou etológico:** mudanças ou preferências nos ritos de acasalamento podem contribuir para a especiação. Pode haver o encontro das duas espécies, mas o cruzamento simplesmente não ocorre devido ao não reconhecimento de estímulos utilizados no processo de corte entre macho e fêmea das espécies distintas. Por exemplo, insetos e pássaros possuem uma rica diversidade de sons ou cantos para a atração de fêmeas, ou ainda diferentes composições químicas de feromônios que são espécie-específicos. Outro incrível exemplo é o ilustrado pelo comportamento de construção de ninhos pelos machos de várias espécies da família de aves *Ptilonorhynchidae* que vivem na Austrália e na Nova Guiné. Os machos constroem abrigos bastante elaborados para atrair as fêmeas. A cor utilizada na decoração desses abrigos é diferente, dependendo da espécie. Os machos de uma das espécies da família, popularmente chamado satin-azul, constroem uma via entre gravetos, decorando com objetos azuis, enquanto machos de outra espécie da mesma família (*Amblyornis* sp.) constroem torres de gravetos e decora com pedaços de carvão.



Figura 3.9: As diferentes cores e objetos utilizados na construção dos chalés pelas aves da família *Ptilonorhynchidae* são estímulos específicos para atração de suas respectivas fêmeas. À esquerda, o satin azul (*Ptilonorhynchus violaceus*) e à direita, o chalé do *Amblyornis inornatus* / Fonte: [Latinstock](#)

- **isolamento mecânico:** trata-se da diferenciação estrutural dos órgãos reprodutivos de diferentes espécies, impedindo mecanicamente a cópula.
- **isolamento por diferentes polinizadores:** espécies vegetais podem apresentar estruturas, cores e perfumes especializados para seus polinizadores.
- **isolamento gamético:** resulta da incompatibilidade entre óvulos e espermatozoides de diferentes espécies. Essa barreira reprodutiva é importante, por exemplo, em ambientes aquáticos onde as espécies liberam os óvulos e espermatozoides no meio. Mesmo que gametas de outras espécies estejam presentes, somente os da mesma espécie possuem capacidade de fecundação. É o caso dos moluscos gastrópodes do grupo dos abalones, cujos espermatozoides possuem proteínas específicas que, na fecundação, atuam apenas em óvulos provindos de fêmeas da mesma espécie.



Agora é com você:
Realizar **atividade online 5**

3.5.2 Barreiras reprodutivas pós-zigóticas

Caso ocorra a fusão de gametas provenientes de indivíduos de espécies diferentes, há outros processos que atuam sobre o zigoto híbrido formado ou sobre o adulto híbrido, que impedem a sobrevivência ou sua reprodução:

- **mortalidade do zigoto:** Nesta barreira reprodutiva, apesar de ocorrer a fecundação, o desenvolvimento embrionário é irregular, inviabilizando o zigoto. O embrião resultante do cruzamento entre as rãs *Rana pipiens* e *Rana sylvatica* não sobrevive além dos estágios iniciais de desenvolvimento (gástrula).
- **inviabilidade do híbrido:** o descendente resultante do cruzamento possui menor taxa de sobrevivência e eficiência para reprodução;
- **esterilidade do híbrido:** o descendente é incapaz de se reproduzir pela presença de gônadas anômalas ou problemas decorrentes da produção anômala de gametas. É o caso do cruzamento entre o jumento (*Equus asinus*) e a égua (*Equus caballus*) que resulta em um híbrido estéril (mula).

3.6 Gradualismo e quilíbrio pontuado

Há duas teorias vigentes que tentam explicar a velocidade com que ocorrem as mudanças evolutivas e o eventual aparecimento de novas espécies: o gradualismo e o equilíbrio pontuado. São teorias propostas geralmente usando registros fósseis para a construção de um panorama amplo sobre as mudanças morfológicas entre organismos que existiram e o que vemos hoje.

O gradualismo, inicialmente proposto por Charles Darwin, considera que a evolução e o aparecimento de novas espécies ocorrem gradualmente, com o incremento contínuo de pequenas modificações ao longo de milhares de anos. Esse conceito diz que tais variações se acumulam nos indivíduos, e que eles, eventualmente, tornam-se diferentes de seus ancestrais a ponto de serem considerados novas espécies.

Para apoiar a teoria do gradualismo, os registros fósseis de diferentes eras geológicas deveriam apresentar formas intermediárias de organismos, com **pequenas mudanças ao longo do tempo** que claramente mostrariam as formas intermediárias entre ancestral e descendentes.

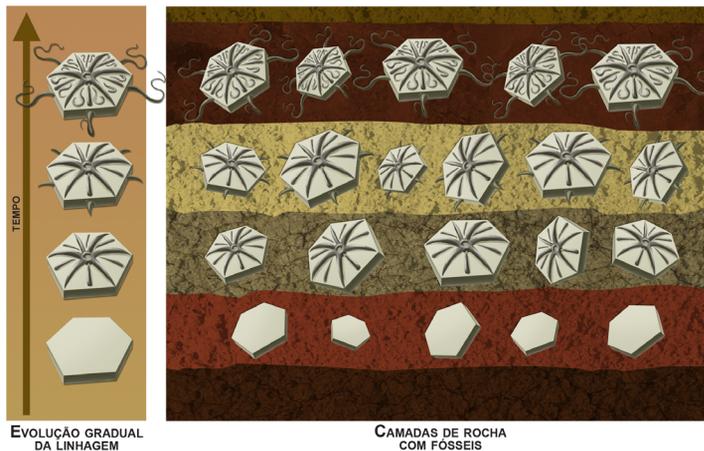


Figura 3.10: Se eventos de especiação ocorressem conforme o conceito de gradualismo, seria possível encontrar registros fósseis que demonstrassem a divergência gradual das espécies, como representado na figura acima, no qual diferentes camadas possuem diferentes formas intermediárias / Fonte: Cepa; Adaptado de http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/search/image/detail.php?id=224&topic_id=&keywords=

No entanto, a descoberta de um conjunto completo de registros fósseis apresentando tal continuidade morfológica é incomum, sendo restrita a poucos grupos de organismos.

Geralmente encontram-se fósseis semelhantes por camadas sedimentares correspondentes a centenas de milhares de anos e, de repente, ocorre uma rápida mudança no padrão das características fósseis. Em muitos casos, registros fósseis encontrados em camadas mais recentes apresentam maior diversidade, sugerindo explosão evolutiva naquele período geológico.

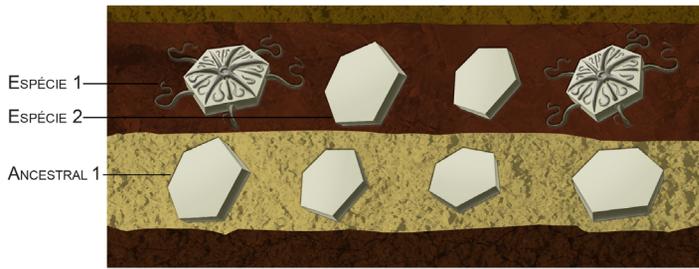


Figura 3.11: Registros fósseis geralmente não apresentam uma continuidade morfológica, mas uma rápida explosão evolutiva. Na camada inferior do esquema acima, vê-se a presença de uma forma ancestral 1. Na camada superior, vê-se duas espécies: a espécie 2 é semelhante a forma ancestral e a espécie 3, apesar de apresentar algumas diferenças, sugere a descendência do ancestral 1 / Cepa; Adaptado de http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/search/imagedetail.php?id=346&topic_id=&keywords=

Com base nessas observações, Niles Eldredge e Stephen J. Gould propuseram, em 1972, a teoria do **equilíbrio pontuado**, segundo o qual, há relativamente longos períodos sem que ocorram inovações evolutivas (estase evolutiva), entremeados por períodos bem curtos de mudanças drásticas, correlacionados com eventos de especiação. Portanto, espécies bem estabelecidas e vastamente distribuídas seriam incapazes de originar mudanças evolutivas substanciais, devido à interação genética da população (fluxo gênico) por longos períodos. As mudanças morfológicas viriam de populações marginais, portanto, pequenas, e que, isoladas reprodutivamente, evoluem mais rapidamente, resultando em uma nova espécie. Se a nova espécie tiver a capacidade de se dispersar do ponto de origem, significa que se tornou abundante o suficiente para deixar registro fóssil. Os fósseis das formas intermediárias das espécies, pelo tempo relativamente curto que vivem, não deixariam fósseis.

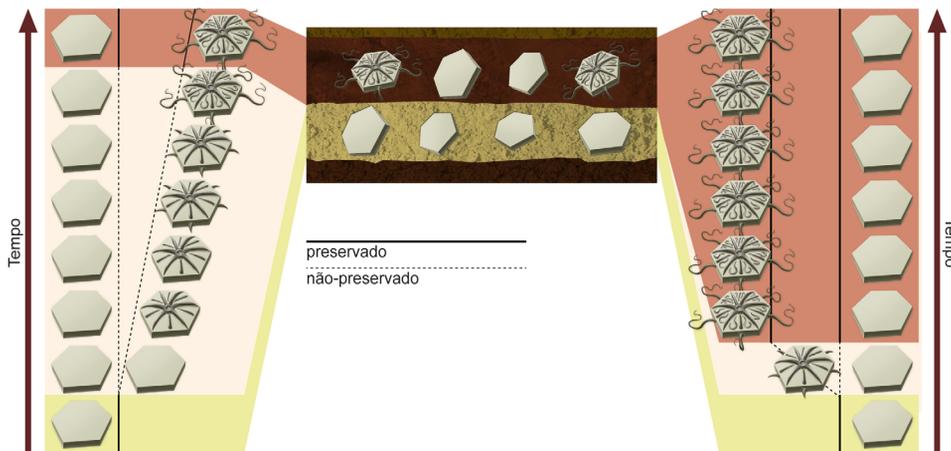


Figura 3.12: Diferenças entre o gradualismo e equilíbrio pontuado. O gradualismo (à esquerda) defende a idéia de que formas transitórias existiram, porém passou-se muito tempo entre a deposição das duas camadas de rochas, não preservando as formas intermediárias ou elas não foram ainda encontradas. Já o equilíbrio pontuado (à direita) propõe que o aparecimento de novas espécies ocorre através de grandes mudanças em um curto período, e permanece sem mudanças por um longo período de estase. O tempo curto vivido pelas formas intermediárias não possibilitou a fossilização desses organismos, e a probabilidade de encontrá-los como registro fósseis é extremamente pequena. / Fonte: Cepa; Adaptado http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/search/imagedetail.php?id=347&topic_id=&keywords= e http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/search/imagedetail.php?id=348&topic_id=&keywords=

Fechando o assunto

Neste tópico discutimos os processos evolutivos que atuam sobre o indivíduo e a população. Aprendemos a importância da variabilidade genética e seu papel central em sistemas biológicos, e que mecanismos não adaptativos como a deriva genética são igualmente importantes quanto a seleção natural na dinâmica das populações.

Aprendemos também que o entendimento sobre a história da vida e as causas da evolução não é completo. A descoberta crescente de novos fósseis, o avanço tecnológico e pesquisas em todas as áreas da Biologia trazem continuamente novas informações que contribuem para a elucidação dessas grandes questões.

Referências Bibliográficas

- BENTON, M. J., PEARSON, P. N. 2001. **Speciation in the fossil record**. Trends in Ecology & Evolution. Volume 16, número 7. pp 405-411.
- CAMPBELL, N.A., REECE, J.B. 2008. **Biology**. Oitava edição. Editora Pearson Benjamin Cummings. 1267 pp.
- ENRIGHT, M.C., ROBINSON, D. A., RANDLE, G., FEIL, E.J., GRUNDMANN, H., SPRATT, B.G. **The evolutionary history of methicillin-resistant Staphylococcus aureus (MRSA)**. Proceedings of the National Academy of Sciences. Volume 99, número 11. pp 7687-7692.
- FUTUYMA, D.J. 1998. **Evolutionary Biology**. Terceira Edição. Editora Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 763pp.
- HOSKEN, D.J. e STOCKLEY, P. 2004. **Sexual selection and genital evolution**. Trends in Ecology and Evolution. Volume 19, número 2. pp 87-93.
- LOPES, S., ROSSO, S. 2010. **Bio**. Volume 2. Primeira Edição. Editora Saraiva. 480pp.
- SIROT, L.K. 2003. **The Evolution Of Insect Mating Structures Through Sexual Selection**. Florida Entomologist. Volume 86, número 2. pp 124-133.
- Website “**Understanding Evolution**” - <http://evolution.berkeley.edu/>
- Website PBS – **Evolution** - www.pbs.org/wgbh/evolution/