

Seleção Natural

Pré-requisitos:

Variabilidade genética (hereditária)

Alto número de descendentes na prole

Competição (luta pela existência)

Sobrevivência e reprodução diferenciada

Seleção Natural

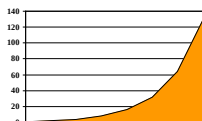
- **1. Variação:** membros da população apresentam variantes individuais hereditárias

A seleção natural não ocorre em uma população de **clones**!



Seleção Natural

- **2. Super-reprodução:** – populações naturais reproduzem exponencialmente...



Seleção Natural

- **3. Competição:** indivíduos competem pelos recursos limitados (alimentos, território ou fêmeas/privilegio reprodutivo).

Darwin chamava este componente de “luta pela existência”



Seleção Natural

- **4. Sobrevivência/reprodução:** aqueles indivíduos melhor adaptados ao ambiente sobrevivem e reproduzem mais, deixando maior descendência que os outros. Indivíduos mais aptos passam para sua prole as características vantajosas (seus genes).



Existe uma grande variação dentro das espécies (observação feita com espécies silvestres e domesticadas).

Em cada espécie, nascem mais indivíduos do que sobrevivem e deixam descendentes na próxima geração (influência de Malthus).

Se alguns indivíduos com determinada característica (vantajosa) deixam mais descendentes do que outros, esta característica aumenta em frequência ao longo das gerações.

Se alguns indivíduos têm uma característica (desvantajosa) que leve a um menor número de descendentes, esta tende a diminuir em frequência ao longo das gerações.

Essa ação diferencial sobre indivíduos (e suas características) cujo resultado é uma mudança gradual e “determinística” das populações ao longo de várias gerações, Darwin e Wallace chamaram de **Seleção Natural**.

Seleção Natural não é uma força, mas uma consequência da reprodução diferencial de indivíduos por causa de suas diversas características em relação ao ambiente em que eles se encontram.

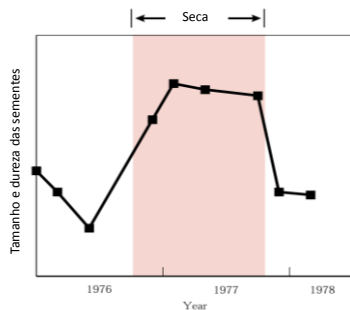
Tentilhões de Darwin (evolução dos bicos)



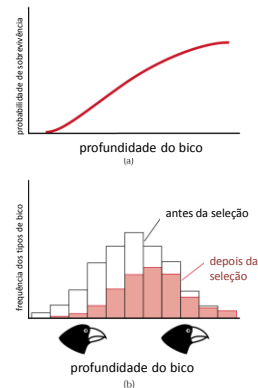
Três postulados de Darwin

1. A habilidade de uma população se expandir é infinita, mas há uma restrição do ambiente em sustentar esta população : “luta pela existência”
2. Organismos dentro de populações variam e esta variação afeta a habilidade deles em sobreviver e reproduzir: “sucesso reprodutivo diferencial”
3. As variações são hereditárias, i.e., transmitidas dos pais à prole: “herança das variações”

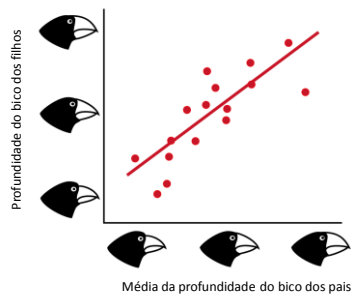
Tentilhões de Darwin: Seleção (primeiro postulado de Darwin: ambiente restritivo)



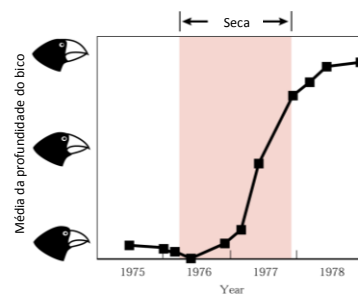
Tentilhões de Darwin: Seleção (segundo postulado de Darwin: variantes com diferenças adaptativas)



Tentilhões de Darwin: Seleção (terceiro postulado de Darwin: hereditariedade)



Tentilhões de Darwin: Como se deu a Evolução por Seleção Natural?

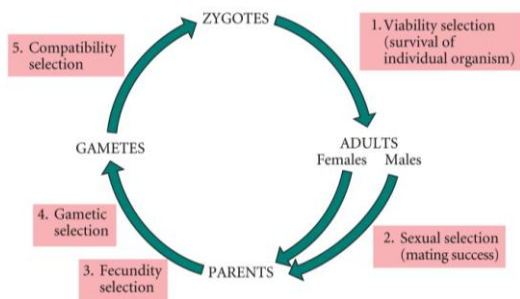


Mariposas de Manchester

Mariposas com fenótipo escuro ou claro são selecionadas negativamente em árvores claras (com musgo) ou escuras (ambiente poluído), respectivamente



Componentes da **Seleção Natural** que afetam o **valor adaptativo (fitness)** no ciclo de vida de organismos sexuados



EVOLUTION 2e, Figure 12.3

Valor adaptativo (w - fitness)

W – valor adaptativo relativo: é a medida da proporção de indivíduos com determinado fenótipo/genótipo que deixam descendentes ao longo das gerações, sob determinadas condições ambientais (bióticas e abióticas) em relação aos indivíduos com o fenótipo mais apto.

AA	Aa	aa	Valores W para genótipos de um fenótipo parcialmente dominante que favorece o aumento da frequência de A
W_{11}	W_{12}	W_{22}	
1	0,9	0,4	

$\bar{W}$ – valor adaptativo médio: é o W médio dos indivíduos dentro de uma população em relação ao fenótipo mais apto. Pode ser estimado pela fórmula:

$$\sum f_{xy} * W_{xy}$$

f_{xy} → Frequência do genótipo
 W_{xy} → Valor adaptativo do genótipo

Esta medida permite acompanhar o processo de adaptação e comparar populações sob o ponto de vista adaptativo

Valor adaptativo (w) e seleção de genótipos

$W_{AA} = W_{Aa} > W_{aa}$ – vantagem do alelo dominante

$W_{AA} > W_{Aa} > W_{aa}$ – vantagem do alelo parcialmente dominante

$W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$ – vantagem do heterozigoto: super-dominância

$W_{AA} > W_{Aa} < W_{aa}$ – desvantagem do heterozigoto: sub-dominância

Coeficiente seletivo (S)

É definido como a diferença entre o valor adaptativo relativo de indivíduos com um dado genótipo e aqueles com o genótipo de referência ($W = 1$)

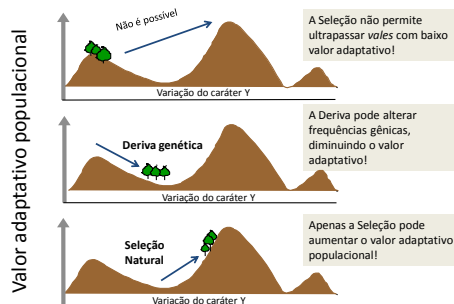
$$S = 1 - W$$

É o coeficiente utilizado em várias equações para avaliar o efeito da Seleção Natural.

Ex: $S < \frac{1}{2N_e}$

Esta equação indica que em populações pequenas, se o S for menor que a fração $1/2N_e$, o caráter evolui de forma neutra.

Paisagem adaptativa de Sewall Wright



O efeito da deriva genética e seleção natural nas populações podem acarretar ao longo das gerações no deslocamento a diferentes picos de valor adaptativo médio (W)

Adaptação

Característica ou processo populacional ocorrendo ao longo de várias gerações que confere uma "adequação" do organismo ao meio ambiente em que se encontra.

Apenas a Seleção Natural está relacionada com o aumento do valor adaptativo (*fitness*) de uma característica ou de uma população.

Equívocos e exageros do **Adaptacionismo extremo** (1940-)

adaptação sempre produzirá um fenótipo "ótimo"

todos caracteres (fenótipos) possuem evolução independente

Características que permitem organismos sobreviverem/reproduzirem em um ambiente particular



Adaptatividade e evolução

Vários processos (não apenas a Seleção Natural) tais como mutações e deriva genética promovem a evolução das populações, mas só a **Seleção Natural** resulta em **adaptações**.

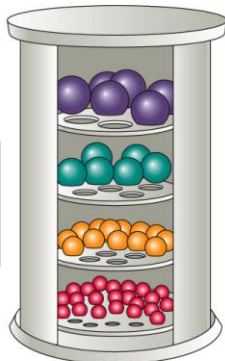
Nem todas as características são independentes umas das outras, pois há fenômenos **epistáticos** e **coadaptação gênica**, nos quais podem haver vantagens adaptativas de determinadas combinações diferentes de variantes de genes sobre outras.

Uma dada característica fenotípica que atualmente é uma adaptação, pode ter sido mantida no passado por **deriva** (era **neutra**), ou até mesmo ter sido ligeiramente desvantajosa.

Características são consideradas adaptativas se estas atualmente conferem alguma vantagem aos indivíduos que as possuem em relação aos outros, não importando se originalmente tinham esta função (**adaptação**) ou outra diferente (**exaptação**).

Seleção de... e Seleção por...

Há uma **seleção de** esferas vermelhas, que são também as menores, mas esta é uma **seleção por** tamanho e não por cores.



A adaptação neste caso é o tamanho da esfera e não as cores que pegam "corona" no processo adaptativo.

EVOLUTION 2e, Figure 11.5

© 2008 Sinauer Associates, Inc.

Adaptação

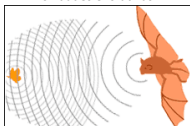
característica que aumenta a sobrevivência ou sucesso reprodutivo de uma população em um ambiente específico.



Figure 3 All species exhibit adaptations that make them well suited to their particular environment.

Adaptações

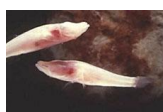
novidades evolutivas



camuflagem



regime seletivo alterado



dimorfismo sexual



Adaptação — uma característica fixada por Seleção Natural de acordo com sua correspondente função atual (ex: ecolocalização em morcegos e a maior parte das características que reconhecemos nos indivíduos de importância para sua sobrevivência e reprodução).



Pré-adaptação — característica que eventualmente pode servir a outra função (ex: o papagaio Kea também usa seu bico atualmente para cortar a pele e se alimentar da gordura de ovelhas na Nova Zelândia)



Exaptação — é uma adaptação associada a uma função atual específica, mas que foi fixada inicialmente por Seleção Natural com outra função, diferente da que atualmente executa, para a qual foi cooptada posteriormente. Por exemplo, as penas provavelmente se originaram no contexto da seleção para isolamento térmico e posteriormente foram cooptadas para o voo. Neste caso, as penas são uma adaptação (inicial) para o isolamento térmico e uma exaptação (adaptação atual) para o voo.



Exaptação e adaptação

(A)



As asas de algumas aves aquáticas funcionam como uma exaptação durante o mergulho.

EVOLUTION 2e, Figure 11.18

(B)



As asas modificadas dos pinguins são uma adaptação para o mergulho, funcionam como remos, uma novidade evolutiva do grupo.

© 2008 Sinauer Associates, Inc.

Evolução de novas características

O polegar do Panda



Um osso sesamóide alongado do Panda funciona como um pseudo-polegar.

Uma nova função que apareceu a partir da modificação de uma estrutura pré-existente.



Figure 3-11b Evolutionary Analysis, 4/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Coadaptação: polinização pseudocopulatória

(A)



EVOLUTION 2e, Figure 11.2

(B)

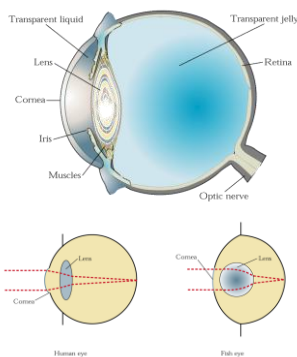


© 2008 Sinauer Associates, Inc.

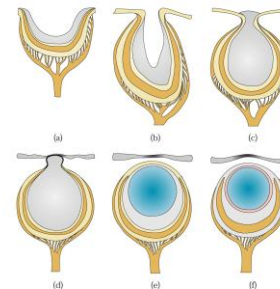
Processos macroevolutivos associados à Seleção Natural

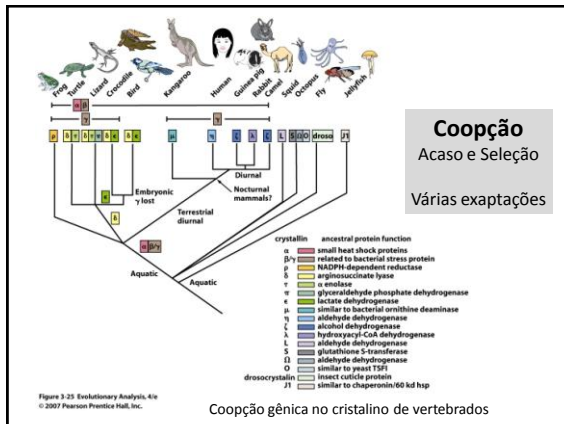
- **Evolução de órgãos complexos.** Ex: olhos.
- **Evolução radiativa.** Ex: passeriformes suboscines e morcegos na América do Sul.
- **Evolução convergente.** Ex: mamíferos com nichos "análogos" em diferentes continentes.
- **Tendências evolutivas de longo prazo.** Ex: evolução dos dígitos em equinos.

Evolução dos olhos por Seleção Natural

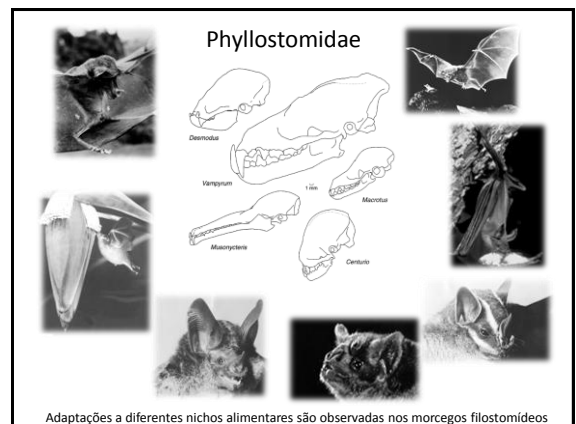
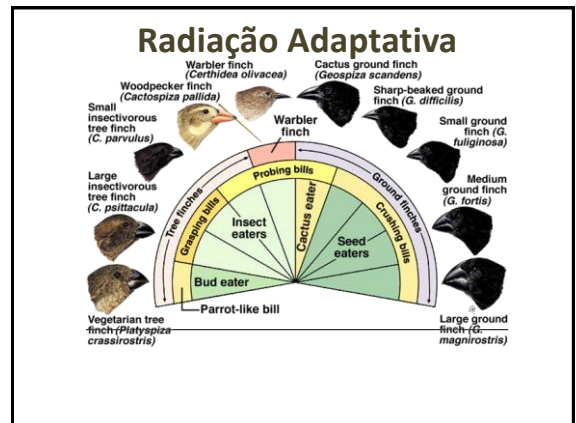
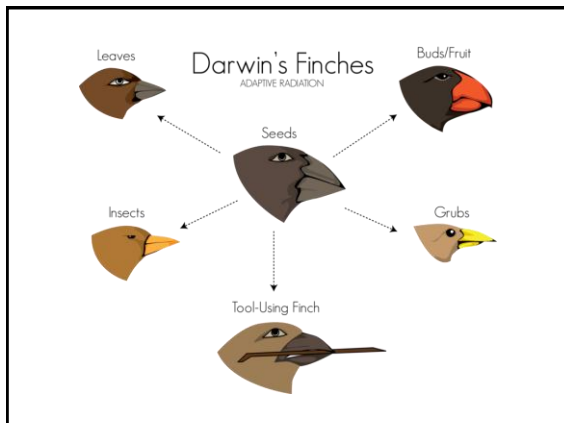
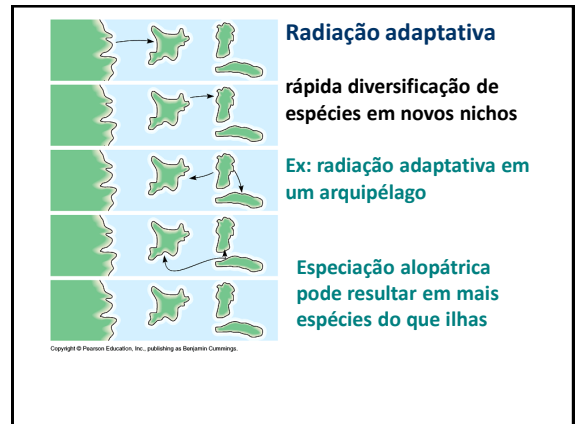


Seleção Natural é um processo gradual: a partir de estruturas ou características pré-existentes, ocorre a mudança ao longo das gerações porque algumas formas são relativamente mais adaptadas do que outras naquela linhagem evolutiva em determinado ambiente.





Coopção gênica no cristalino de vertebrados



Evolução convergente

Niche	Placental Mammals	Australian Marsupials
Burrower	Mole	Marsupial mole
Anteater	Lesser anteater	Numbat (anteater)
Mouse	Mouse	Marsupial mouse
Climber	Lemur	Spotted cuscus
Glider	Flying squirrel	Flying phalanger
Cat	Ocelot	Tasmanian "tiger cat"
Wolf	Wolf	Tasmanian wolf

Evolução Convergente

mamíferos comedores de formigas e cupins



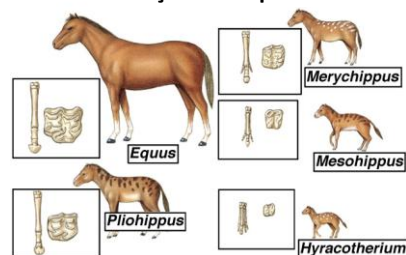
Toupeira marsupial

Toupeira insetívora

Rato Toupeira

Tendências Evolutivas de Longo Prazo

Evolução dos Equinos



Molares tendem a aumentar o número de franjas e os membros a diminuírem o número de dígitos na linhagem dos equinos

Há dois mecanismos gerais na **Seleção Natural**:

1) Sobrevivência diferencial

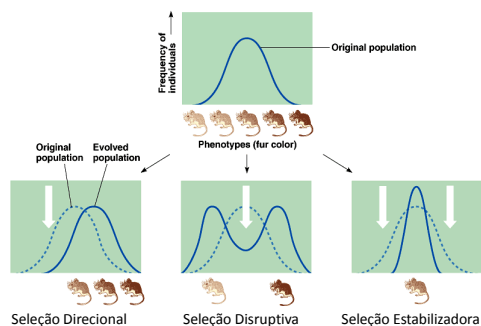
2) Reprodução diferencial

Ambos são importantes, mas em algumas linhagens evolutivas um destes mecanismos pode ser mais prevalente do que outro.

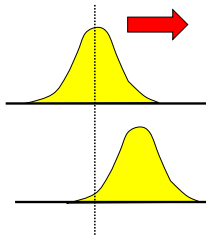
A **Seleção Natural** pode ser caracterizada e nomeada de forma diferente dependendo do seu efeito:

- variabilidade de fenótipos e genótipos
- valor adaptativo associado
- se os caracteres são contínuos/quantitativos
- se os caracteres são discretos

Seleção Natural e fenótipos contínuos



Seleção Direcional (positiva)

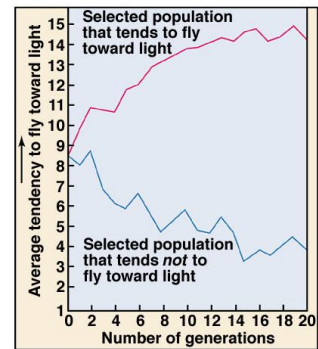


Uma extremidade da variação do caráter é favorecida

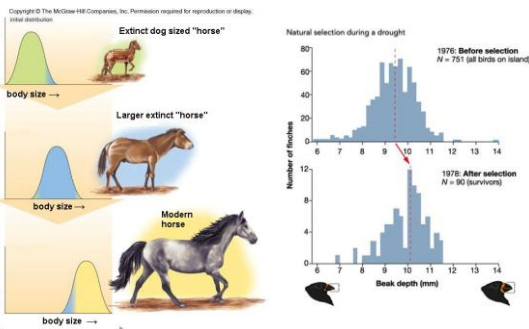
A distribuição do caráter muda ao longo do tempo em um sentido

Seleção direcional para o fototropismo em *Drosophila*

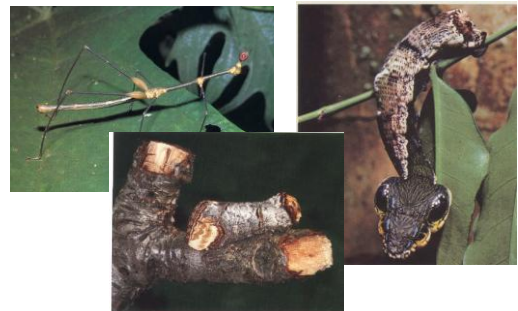
Duas populações com pressões seletivas diferentes, evoluindo por seleção natural (e deriva) ao longo das gerações.



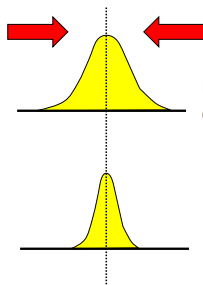
Seleção Direcional



Seleção direcional: mimetismo



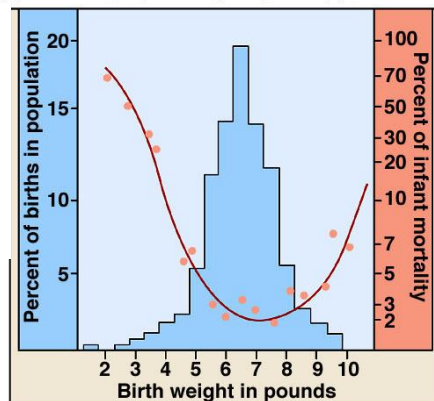
Seleção Estabilizadora



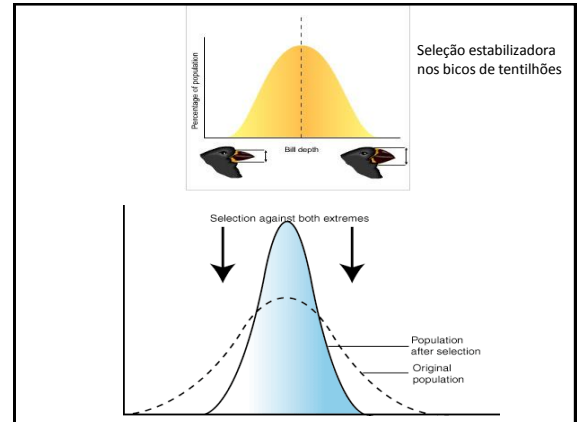
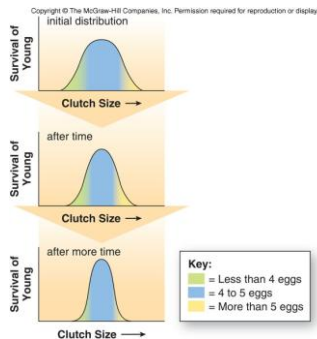
Favorece a média das características

Elimina variações extremas como uma seleção negativa

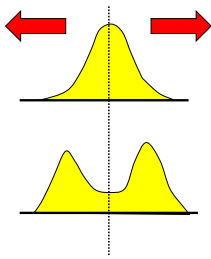
Seleção estabilizadora aparece na dinâmica populacional do peso dos recém-nascidos em humanos e outros mamíferos



Evolução do tamanho das ninhadas



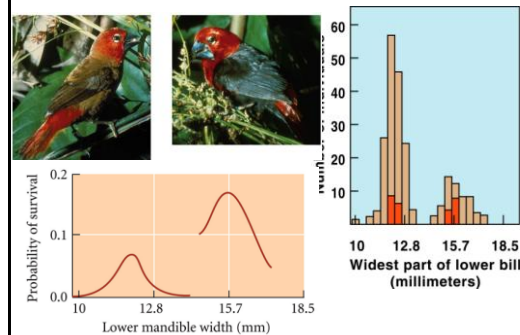
Seleção disruptiva (divergente)



Seleção favorece os extremos das variações

Há duas formas favoravelmente selecionadas após várias gerações. Aumenta a variabilidade.

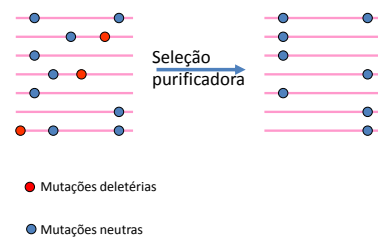
Seleção disruptiva no “bico-preto”



Seleção Natural e genótipos

1. Seleção direcional (positiva)
2. Seleção purificadora (negativa)
3. Seleção balanceadora (divergente)
 - Vantagem do heterozigoto (super-dominância);
 - Dependente de frequência;
 - Em direções diferentes, em ambientes heterogêneos.

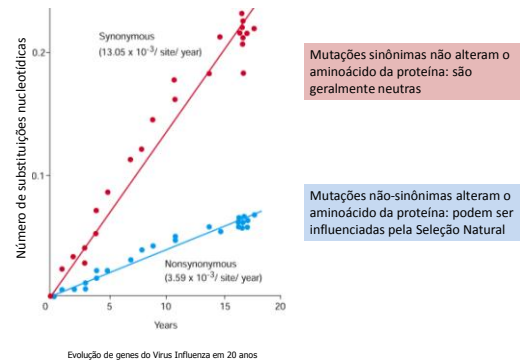
Seleção purificadora/negativa



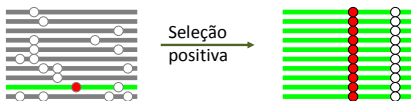
Taxas de substituição (por sítio por bilhão de anos)

Gene	
Histona 3	0,00
Actina-a	0,01
Insulina	0,13

Genes mais sujeitos à seleção purificadora (negativa ou conservadora) apresentam taxa de substituição (de aminoácidos) reduzida, portanto são mais conservados entre diferentes espécies.

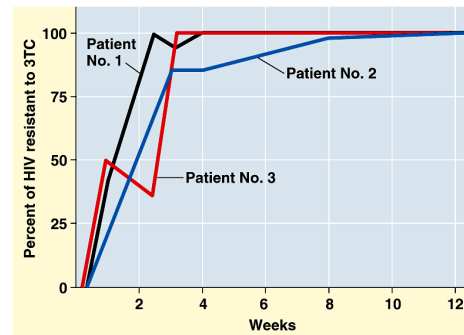


Seleção direcional/positiva

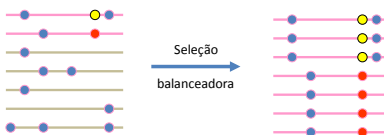


- Mutação vantajosa
- Mutação neutra

Algumas mutações neutras que acompanham outras adaptativas aumentam em frequências nas populações por um efeito carona (*hitchhiking*) da seleção natural



Seleção balanceadora (diversificadora)

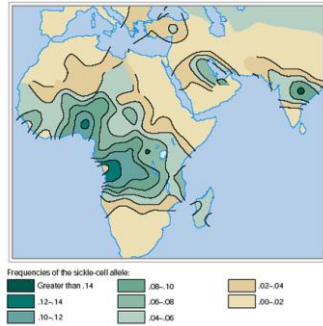


- Mutações 'balanceadas'
- Mutações neutras

Distribuição da Malária falciparum

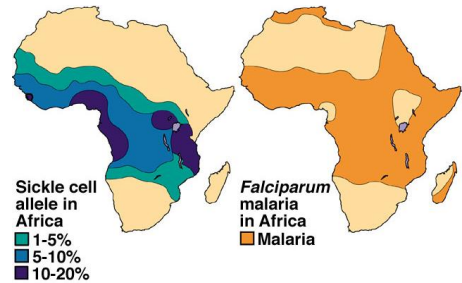


Frequência do alelo S da anemia falciforme

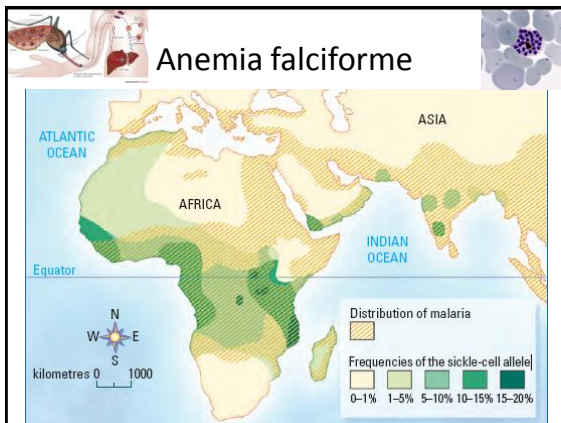


Seleção por vantagem do heterozigoto (super-dominância)

Associação entre a frequência do alelo da anemia falciforme e a ocorrência da malária

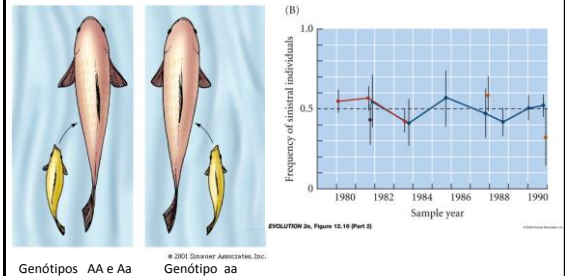


Anemia falciforme



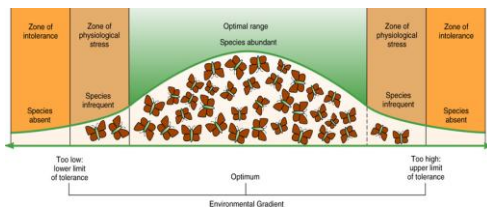
Seleção dependente de frequência

Ciclídeos comedores de escamas do Lago Tanganyika



Seleção inversa dependente de frequência: o fenótipo mais comum é desfavorecido. No exemplo acima, os fenótipos tendem para uma proporção 50/50, então aquele estado de caráter que estiver em frequência menor que 50%, fica favorecido.

Seleção balanceadora (divergente) em ambientes heterogêneos geograficamente e temporalmente

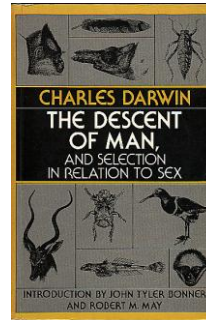
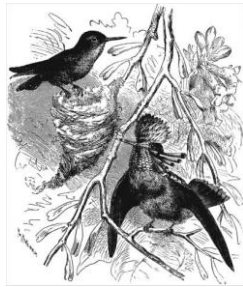
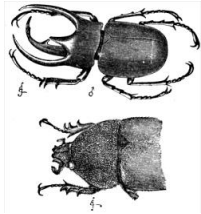


As populações podem sofrer diferentes pressões seletivas distintas ao longo de sua distribuição geográfica, ou devido a mudanças climáticas ou sazonais que afetam o valor adaptativo populacional de forma diferenciada. Este processo pode levar à manutenção de uma maior diversidade genética populacional.

Seleção Sexual



Seleção Sexual – Darwin, 1871



Darwin (1871):

"Nós estamos interessados aqui apenas com aquele tipo de seleção que eu chamei de Seleção Sexual. Esta depende da vantagem que certos indivíduos têm em relação a outros do mesmo sexo e espécie, relacionada exclusivamente com a reprodução."

Darwin e Seleção Sexual

- Por que machos e fêmeas da mesma espécie diferem um do outro, com machos exibindo fenótipos (formas ou comportamento) geralmente mais exagerados do que as fêmeas?
- Por quê machos de espécies relacionadas exibem maiores diferenças entre eles, do que as fêmeas destes?



Darwin e Seleção Sexual

- As características selecionadas podem ou não envolver competições físicas ou rituais.
- Adaptações (favorecidas por seleção sexual) nem sempre são benéficas para a sobrevivência dos indivíduos



Evidências de Seleção Sexual nos caracteres



Figure 11-17 Evolutionary Analysis, 6/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Preferência de fêmeas da viuvinha de pescoço vermelho

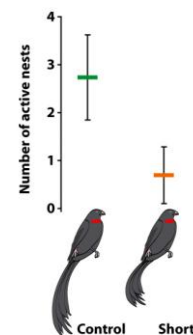
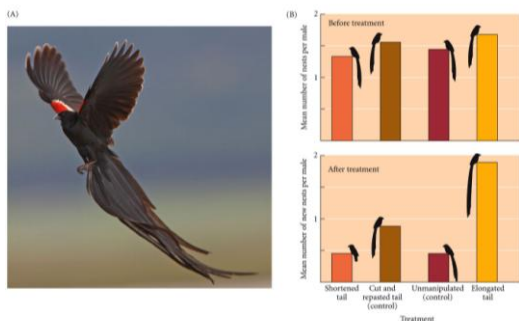


Figure 11-18 Evolutionary Analysis, 6/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Seleção sexual - experimentos



EVOLUTION 2e, Figure 11-9

Resultados da Seleção Sexual

- Machos e fêmeas de uma espécie se diferenciam não apenas nos seus órgãos reprodutivos, mas frequentemente nas suas características secundárias que não são diretamente associadas com a reprodução.
 - Estas diferenças, chamadas dimorfismo sexual, podem incluir variações de tamanho, coloração, características aumentadas/exageradas ou outros adornos.
 - Machos são geralmente maiores e mais chamativos, pelo menos entre vertebrados.
- O dimorfismo sexual é um produto da Seleção Sexual sobre longos períodos de tempo.

Dimorfismo Sexual



Infanticídio



Figure 11-16 Evolutionary Analysis, 6/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Seleção Sexual em Plantas

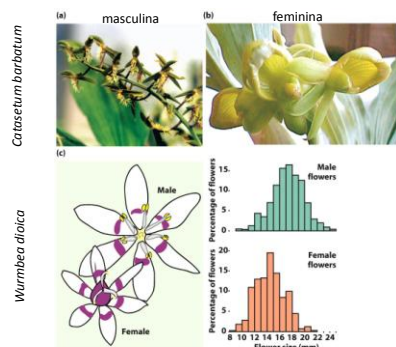


Figure 11-35 Evolutionary Analysis, 6/e
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Na **Seleção Sexual** há o favorecimento de fenótipos que dão vantagens individuais na atração e manutenção da(o) parceira(o) assegurando maior sucesso reprodutivo

Padrões de plumagens, canto, estruturas usadas para luta, feromônios, sinais coloridos ou luminosos, etc

Frequentemente resulta em dimorfismo entre os sexos, nos quais os machos são geralmente mais diferenciados.

Mecanismos seletivos

Seleção intrasexual: competição entre machos

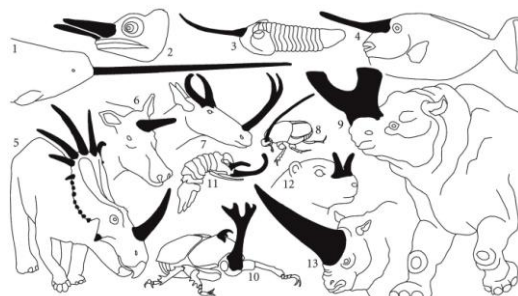
Seleção intersexual: escolha da fêmea

Mecanismos de Seleção Sexual

- **Seleção intrasexual** é a competição direta entre indivíduos do mesmo sexo (geralmente machos) para acasalar (ou fertilizar) com o sexo oposto.
 - Competição pode se dar na forma de batalhas físicas.
 - Mas a forma mais comum envolve apresentações ritualizadas, em que competidores desencorajam os rivais e determinam a dominância.
- **Seleção intersexual** ou escolha do parceiro se dá quando membros de um sexo (geralmente fêmeas) possuem preferências em relação a indivíduos do outro sexo.
 - Machos com características mais "masculinas" ou "atrativas" são escolhidos.
 - Muitas destas características não são adaptativas para a sobrevivência. (pavão).



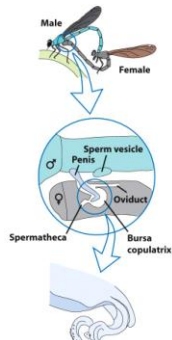
Estruturas masculinas usadas em disputas



Competição antes do ato sexual para ter o privilégio da cópula

EVOLUTION 2e, Figure 15.15

Competição de esperma em libélulas



Competição após o ato sexual

Figure 15.15 Evolutionary Analysis, 6/e
© 2007 Pearson Education, Inc.

Exceções: o caso da Jaçanã

- Os machos chocam os ovos.
- As fêmeas defendem e disputam o território.
- As fêmeas poliândricas competem pela cópula com os machos: matam filhotes (e ovos) de outra fêmea para que este macho copule com ela e incube seus ovos.



Reversão do papel sexual

(A)



(B)



EVOLUTION 2e, Figure 15.14

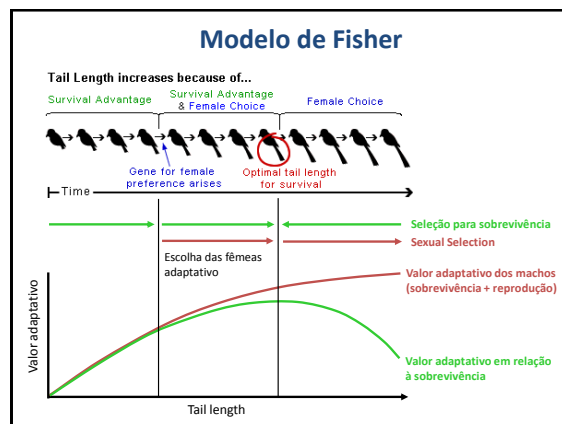
Reversão do papel sexual

Quando machos fazem uma grande investimento parental, eles podem se tornar o sexo seletivo (exigente)



Benefícios genéticos da Seleção Sexual?

- 1) Hipótese de Fisher ou dos filhos atraentes
 - Fêmeas terão filhos “sexy” que atrairão mais parceiros no futuro.
 - Frequentemente resulta em seleção sexual “desenfreada” (*runaway*).
 - Geralmente começa com um caráter que confere algum benefício adaptativo, e posteriormente é exagerado quando selecionado pelas fêmeas.



Benefícios genéticos da Seleção Sexual?

- 2) Hipótese da inaptidão ou dos bons genes
 - Alguns machos (inaptos) podem ter características hereditárias que reduzam a sua viabilidade, mas compensam isto com outras características vantajosas (bons genes).
 - Apenas machos com “bons genes” podem sobreviver e se reproduzir, a despeito de sua “inaptidão”.
 - Fêmeas que se acasalam com estes machos com *bons genes* terão filhotes com maior valor adaptativo (*fitness*).

Modelo dos Bons Genes

Características masculinas elaboradas podem ser indicadores de qualidade genética (valor adaptativo).

- Display sexual seria um indicador confiável para a resistência genética a doenças e parasitas.
- Animais mais saudáveis apresentam um *display* de acasalamento mais atraente.



- A seleção sexual pode ser tão forte a ponto de contrapor a seleção natural.

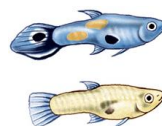
- Isto pode levar a estruturas exageradas e algumas vezes ao desenvolvimento de caracteres “mal-adaptados” em machos.



Cervo irlandês
(*Megaloceros giganteus*)

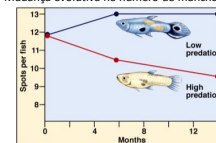
Estudos de caso envolvendo Seleção Natural e Seleção Sexual

Seleção Natural e Sexual Guppies de Trinidad e Tobago



Cores brilhantes com pintas tornam os machos mais atraentes para as fêmeas e também aos predadores.

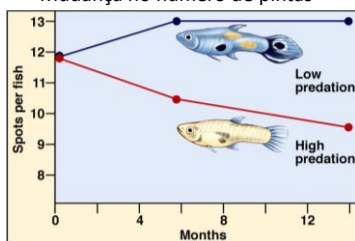
Mudança evolutiva no número de manchas



Experimento laboratorial

- ❖ No começo as populações tinham machos de diferentes fenótipos
- ❖ Em diferentes tanques foram adicionados predadores em diferentes densidades

Mudança no número de pintas



Resultado: Direção da seleção depende do ambiente que neste caso foi controlado em condições laboratoriais.

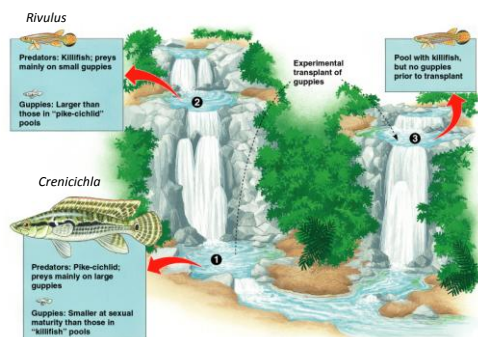


Experimento de campo

- ❖ Retirada dos guppies de piscinas com predadores.
- ❖ Transplantados para novas piscinas sem predadores

Resultado: ao longo das gerações, aumenta o número de guppies coloridos/pintados por consequência da seleção sexual

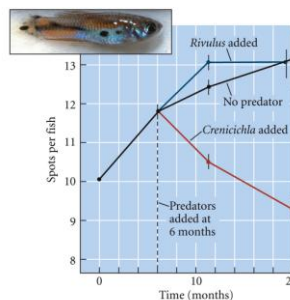
Diferentes predadores, diferentes pressões de seleção



Experimentos com dois tipos de predadores

Rivulus – predador de formas jovens de guppies

Crenicichla – predador de adultos



A evolução desta população de guppies depende do balanço entre a seleção sexual entre os guppies e a seleção natural em relação à predação

EVOLUTION 2e, Figure 11.10

© 2005 Sinauer Associates, Inc.