

Biologia & Sociedade



ESPECIAL DARWIN

ARTIGO ESPECIALIZADO

A EVOLUÇÃO DARWINIANA EXPERIMENTAL:
UM CASO DE ESTUDO EM *DROSOPHILA SUBOBSCURA*

VIDAS

PROFESSORAS MAFALDA LAPA
E JOANA SALGUEIRO



Evolução

TEMA DE DESTAQUE

EDUCAÇÃO



ORDEM DOS
BIÓLOGOS



ARTIGO ESPECIALIZADO

A EVOLUÇÃO DARWIANA EXPERIMENTAL

UM CASO DE ESTUDO EM *DROSOPHILA SUBOBSCURA*

“TODA ESTA “EVOLUÇÃO DOS CONCEITOS DA EVOLUÇÃO” APENAS REVELA QUE A DINÂMICA EVOLUTIVA É COMPLEXA, ESTANDO-SE EM CONSTANTE APROFUNDAMENTO NA COMPREENSÃO DOS MECANISMOS SUBJACENTES.”

“NÃO SENDO OBJECTIVO DA EVOLUÇÃO EXPERIMENTAL “TESTAR” SE A EVOLUÇÃO OCORRE (QUE É UM “FACTO”), ELA TEM FORNECIDO DADOS ABUNDANTES PARA QUALQUER CÉPTICO FICAR SEM DÚVIDAS, DESDE QUE TENHA HONESTIDADE INTELLECTUAL (E.G. VER ROSE & LAUDER, 1996; CHIPPINDALE, 2006; BELL, 2008).”

INTRODUÇÃO

Celebram-se agora dois séculos após o nascimento de Charles Darwin e 150 anos após a publicação do livro que revolucionou a forma como percebemos as maravilhas da Natureza (Darwin, 1859). Após tantos anos passados o que mudou desde a época de Darwin, na forma como compreendemos a Evolução? Diversos aspectos se destacam nessa “evolução da evolução”. Sabemos hoje muito mais acerca dos mecanismos na base da heritabilidade, condição essencial para que ocorra resposta a um processo selectivo. A “re-descoberta” das Leis da Hereditariedade de Mendel gerou uma primeira revolução, culminando com a integração dos princípios Darwinianos e Genéticos, na “Síntese Moderna” dos anos 20-30 do século XX (e.g. Futuyama, 2006; Barton et al., 2007). Posteriormente, estudos a nível molecular foram-se tornando progressivamente mais acessíveis, sobretudo a partir dos anos 60, permitindo analisar a evolução molecular a diversos níveis (ver Li, 1997; Avise, 2004). Alguns dos pressupostos da Síntese Moderna foram postos em causa com esta explosão de dados, gerando-se uma nova convulsão, nomeadamente na polémica relativa ao papel relativo da selecção natural versus processos neutros na evolução (Hartl & Clark, 2007). Na passagem do século entramos na era pós-genómica, com horizontes imensos por explorar, para aprofundar a compreensão dos mecanismos evolutivos e sua relação com as alterações dos organismos (Rose & Oakley, 2007). Toda esta “evolução dos conceitos da evolução” apenas revela que a dinâmica evolutiva é complexa, estando-se em constante aprofundamento na compreensão dos mecanismos subjacentes. As ferramentas que temos hoje ao nosso dispor são imensas, permitindo-nos uma abordagem diversificada, em variedade de organismos, níveis de organização biológi-

ca e processos em cada nível. Podemos inferir padrões e processos evolutivos, utilizando análises moleculares cada vez mais pormenorizadas e acessíveis (Harvey & Pagel, 1991; Avise, 2004; Hartl & Clark, 2007). Mas também podemos ver a Evolução em tempo real – Evolução Experimental – utilizando organismos modelo fáceis de manipular, manter e explorar com uma vasta variedade de ferramentas (Bell, 2008). Estes estudos permitem caracterizar de forma detalhada padrões e processos evolutivos e sua dependência da história anterior das populações, ambientes presentes, limites da resposta evolutiva e seu grau de previsibilidade. Não sendo objectivo da Evolução Experimental “testar” se a evolução ocorre (que é um “facto”), ela tem fornecido dados abundantes para qualquer céptico ficar sem dúvidas, desde que tenha honestidade intelectual (e.g. ver Rose & Lauder, 1996; Chippindale, 2006; Bell, 2008).

A Evolução Experimental pode ser vista como a Biologia Evolutiva no sentido mais empírico do termo, dando uma base sólida aos argumentos de Darwin. Talvez com uma excepção, pois estudos de Evolução Experimental evidenciaram um dos poucos aspectos em que Darwin não tinha razão: a Evolução pode ser suficientemente rápida para ser observada à escala de tempo humana. E isso torna-a uma espantosa ferramenta para qualquer Biólogo Evolutivo.

Historicamente a Biologia Evolutiva utilizou sobretudo o método comparativo para inferir processos evolutivos. Darwin utilizou frequentemente este método no seu longo argumento de evolução por selecção natural (Darwin, 1859). Avanços nos métodos de traçado de filogenias, associados à disponibilidade cres-

cente de marcadores moleculares tornaram os estudos evolutivos comparativos cada vez mais rigorosos (Harvey & Pagel, 1991). Mas se o método comparativo é essencial e por vezes o único possível, o estudo directo da evolução das populações, registando as suas alterações temporais e relacionando-as com factores naturais ou impostos pelo experimentador, é fundamental para aprofundar a compreensão dos mecanismos micro-evolutivos (Chippindale, 2006; Simões et al., 2009). Em primeiro lugar porque não depende dos pressupostos do método comparativo que, quando não satisfeitos, põem em causa as conclusões dos estudos (ver Lauder et al., 1993). Em segundo lugar, porque permite caracterizar a dinâmica evolutiva de forma directa e detalhada, estabelecendo relações causais de forma precisa, e discernindo efeitos estocásticos, como a deriva genética, de efeitos determinísticos - selecção natural - e o papel de constrangimentos da história das populações (Bell, 2008). A maioria dos estudos de Evolução Experimental decorre no laboratório, com controle de populações e ambiente por parte do experimentador. Com essa abordagem é possível testar com rigor diversas expectativas de teorias evolutivas. Mas, talvez ainda mais fascinante, muitas vezes os dados obtidos em estudos de Evolução Experimental surpreendem o experimentador e obrigam a repensar teorias evolutivas particulares, conduzindo ao aumento da compreensão da Evolução e como ela decorre, tornando-a cada vez mais robusta e fascinante.

Muitos organismos têm sido utilizados em Evolução Experimental no laboratório, de entre os quais se destacam estudos em *Drosophila*, como organismo reprodutor sexuado, cobrindo muitas temáticas. Há quase duas décadas que, com a ajuda preciosa dos meus colaboradores, tenho dedicado a minha investigação a estudos de evolução experimental de populações de *Drosophila subobscura* (figura 1) durante a adaptação ao ambiente

de laboratório. É sobre esses estudos que farei uma breve revisão, como ilustração das potencialidades da Evolução Experimental na compreensão da dinâmica da adaptação a um novo ambiente, i.e. a Evolução Darwiniana analisada em tempo real.



ADAPTAÇÃO AO AMBIENTE LABORATORIAL EM *DROSOPHILA SUBOBSCURA*

O racional da minha linha de investigação é simples: partindo de colheitas em populações naturais são fundadas populações de *Drosophila subobscura* em laboratório, sendo de seguida estudadas as alterações evolutivas ao longo das gerações. Estas alterações, quando incidindo em características mais relevantes para a “fitness” (reprodução diferencial) dão indicações da dinâmica de adaptação ao ambiente de laboratório, que é, afinal de contas, um ambiente novo, como qualquer novo ambiente natural, com particularidades próprias (Matos et al., 2000a). Comparações das trajetórias evolutivas entre populações fundadas em diferentes anos ou de diferentes locais conduzem adicionalmente à estimativa do grau de contingências evolutivas, isto é, até que ponto a evolução depende da história inicial das populações.

Com estes objectivos temos realizado diversos estudos que partem de fundações em populações naturais, quer derivadas de diferentes

Figura 1 – *Drosophila subobscura*.

Foto de Carla Rego, reproduzida com autorização da autora.

ARTIGO ESPECIALIZADO

A EVOLUÇÃO DARWIANA EXPERIMENTAL

locais (em particular um local na Adraga, Sintra, e um local na Arrábida) quer de diferentes anos. O centro dos nossos estudos tem sido a caracterização das alterações temporais de características da história da vida (mais associadas à “fitness”), mas em projectos mais recentes temos vindo a adicionar estudos de marcadores moleculares (e.g. ver Simões et al., 2008a). Não detalharemos aqui esses últimos estudos, resumizando os resultados de análises de alterações de características mais relevantes para a “fitness”.

Na figura 2 representamos a “filogenia” das nossas populações laboratoriais cobrindo as fundações de 1990, 1998, 2001 e 2005. O estudo destas populações tem-se centrado sobretudo em características adultas, especificamente a idade da primeira reprodução, fecundidade precoce e de pico e resistência à inanição (que é um bom indicador de capacidade de sobrevivência). As análises das alterações temporais nestas populações indicam clara adaptação ao laboratório, sobretudo em características de fecundidade jovem (ver

Matos et al., 2000b, 2002, 2004; Simões et al., 2007, 2008b, 2009). Os padrões evolutivos são, no entanto, distintos entre populações derivadas de diferentes fundações, diferindo quer no desempenho inicial quer na taxa adaptativa subsequente, sobretudo numa primeira fase de adaptação (ver Simões et al., 2007, 2008b).

Curiosamente, para a característica em que à partida esperávamos menor associação à “fitness” – a resistência à inanição – observámos que as contingências evolutivas afectam não apenas o valor da taxa evolutiva, mas também o padrão, com uma única fundação (NW) a revelar aumento temporal de resistência das fêmeas na fase inicial de adaptação, as restantes fundações tendo ausência de alteração ou mesmo quebra temporal (Simões et al., 2008b). Dados preliminares com uma fundação mais recente (SW, derivada de fundação em Março de 2008) reforçam esta indicação geral de contingências evolutivas, sugerindo ser a mais rápida na taxa adaptativa, e também dando sugestão de melhoria inicial na resistência à inanição das

Figura 2 – Filogenia das nossas populações laboratoriais (estão representadas as fundações até 2005 inclusivé). Cada fundação dá origem a 3 populações réplica, formadas na 2ª geração após introdução no laboratório. São estas populações réplica as unidades de estudo em evolução experimental (a sua heterogeneidade é usada para aferir a robustez do padrão de resposta adaptativa). As populações NB, há mais gerações em laboratório, são utilizadas como populações controle.

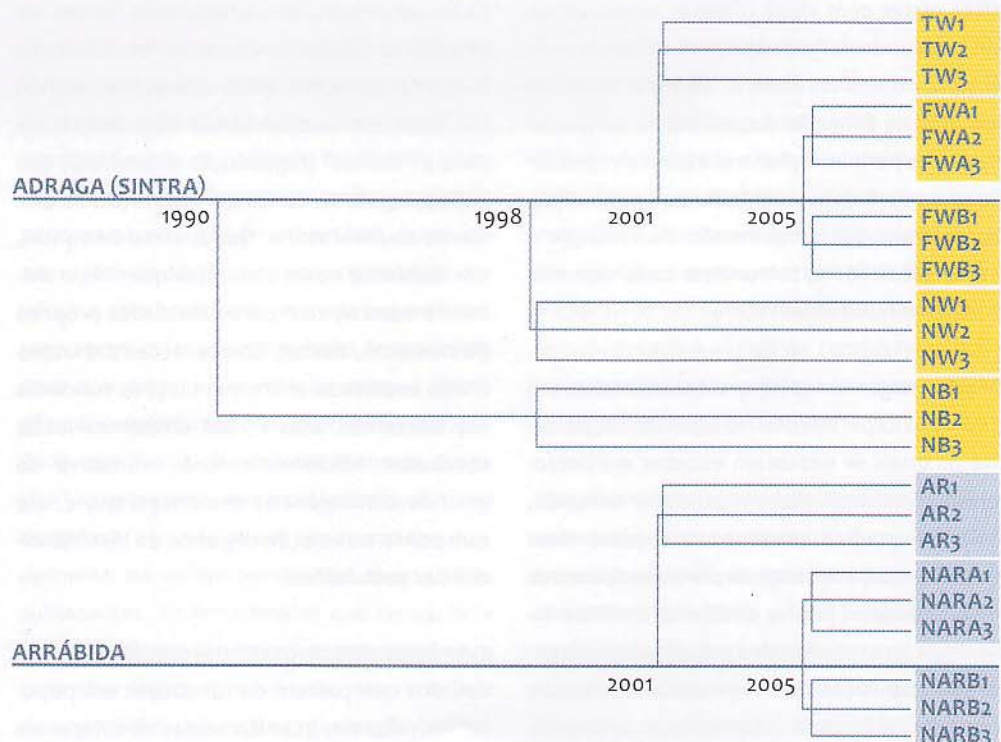
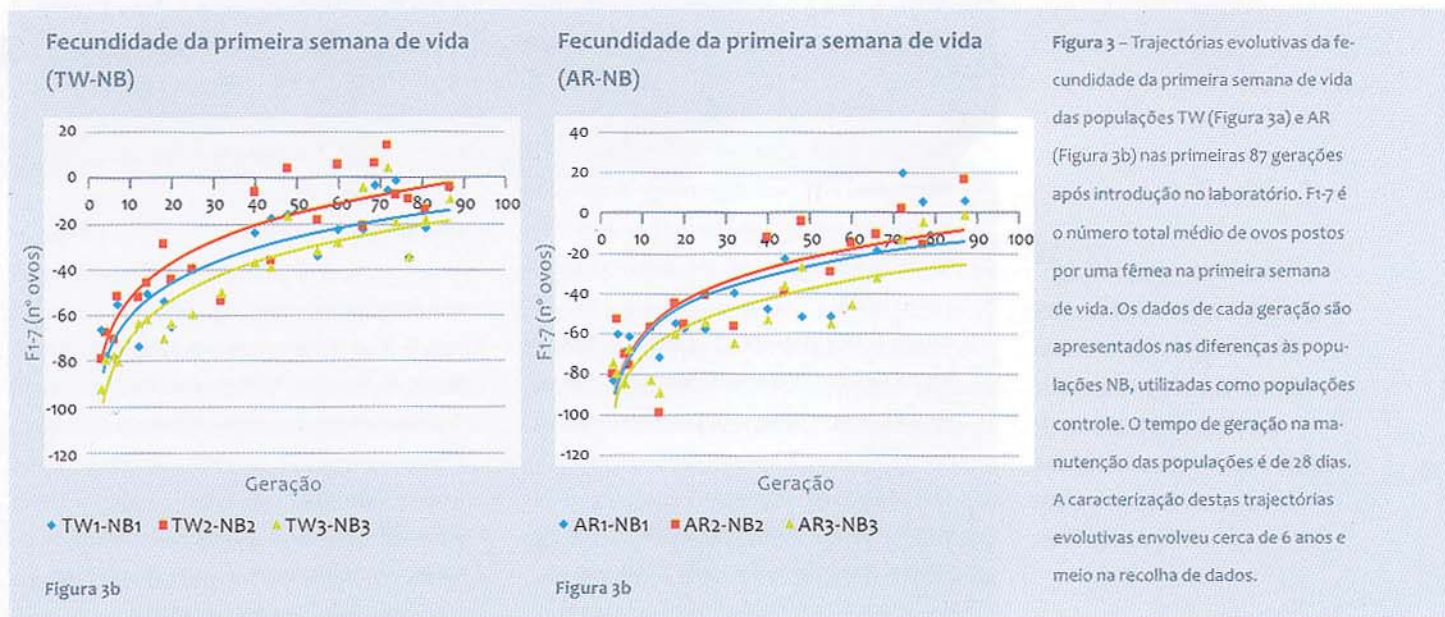


ILUSTRAÇÃO CIENTÍFICA

fêmeas, embora mais dados sejam necessários para a sua caracterização. Todas estas observações são de elevado interesse tendo em conta controvérsias na literatura relativamente ao efeito da adaptação ao cativeiro na perda de capacidades de características que poderão ser relevantes na natureza (ver resumo em Simões et al., 2009). Apesar das diferenças observadas entre fundações, é notória a geral convergência temporal dos valores apresentados pelas populações mais recentemente introduzidas aos valores das populações a longo prazo no laboratório, já estabilizadas.

A figura 3 ilustra estes padrões temporais a longo prazo de convergência das populações TW e AR em relação a populações NB, para a fecundidade precoce nas primeiras 87 gerações no laboratório. Estes dados mostram que a adaptação é um fenómeno geral, levando a elevadas semelhanças entre populações no estado de equilíbrio genético-evolutivo, mesmo quando os detalhes das taxas e estados adaptativos, sobretudo numa fase inicial, diferem.




BALANÇO DOS ESTUDOS DE ADAPTAÇÃO AO LABORATÓRIO

Os estudos da minha equipa têm indicado que a adaptação é um fenómeno geral, evidenciado por uma clara melhoria temporal de características mais importantes para o sucesso reprodutivo. Mas também mostram que os “detalhes” podem variar entre populações, como o desempenho inicial ou a taxa evolutiva (Matos et al., 2002; Simões et al., 2007, 2008a). Esta observação ilustra uma questão fundamental e que por vezes é confundida na literatura: a Evolução Darwiniana envolve simultaneamente uma previsibilidade geral

dos padrões e processos evolutivos, mas é simultaneamente influenciada por um conjunto complexo de factores que dão alguma imprevisibilidade aos mesmos (Rose et al., 2005). Mas esta conclusão não reduz a robustez do edifício conceptual que é a Evolução. Bem pelo contrário. Já Darwin tinha perfeita noção desta complexidade, rejeitando o conceito de “progresso” a longo prazo e o determinismo evolutivo (Darwin, 1859). É esta complexidade que torna tão fascinante estudar a evolução em tempo real. Como se estivéssemos a “Brincar a Darwin”. Mas de forma muito séria.

AGRADECIMENTOS

Estes estudos não seriam possíveis sem a dedicação de todos os meus colaboradores, em especial o Pedro Simões, Josiane Santos, Inês Fragata, Marta Santos e Ana Marques, no trabalho de bancada e fora dela, assim como o Michael R. Rose e a Marta Pascual, que mesmo à distância muito têm contribuído no avanço

dos projectos. Agradeço ainda o financiamento pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) projecto nº POCTI/BSE/33673/2000, FCT e POCI 2010 projecto nº POCI-PPCDT/BIA-BDE/55853/2004 (ambos com a co-participação do FEDER) e FCT projecto nº PTDC/BIA-BDE/65733/2006. 

Referências bibliográficas

- **Avice, J. C.** 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. 2nd Ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- **Barton, N. H., D. E.G. Briggs, J. A. Eisen, D. B. Goldstein & N. H. Patel.** 2007. *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- **Bell, G.** 2008. *Selection: the Mechanism of Evolution*. 2nd Ed. Oxford University Press.
- **Chippindale, A.K.** 2006. *Experimental Evolution*. In: *Evolutionary genetics: concepts and case studies* (Eds C. Fox & J. Wolf), pp. 482-501. Oxford University Press, London.
- **Darwin, C.** 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- **Futuyma, D. J.** 2006. *Evolutionary Biology*. 3rd Ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- **Hartl, D. L. & A. G. Clark.** 2007. *Principles of Population Genetics*. 4th ed. Sinauer Associates. Sunderland.
- **Harvey, P. H. & M. D. Pagel.** 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- **Lauder, G. V., A. M. Leroi & M. R. Rose.** 1993. Adaptations and history. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 294–297.
- **Li, W.-H.** 1997. *Molecular Evolution*. Sinauer Associates. Sunderland.
- **Matos, M., C. Rego, A. Levy, H. Teotónio & M. R. Rose.** 2000a. An evolutionary no man's land. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (5): 206-206.
- **Matos, M., M. R. Rose, M.T. Rocha Pité, C. Rego & T. Avelar.** 2000b. Adaptation to the laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *J. Evol. Biol.* 13: 9-19.
- **Matos, M., T. Avelar & M. R. Rose.** 2002. Variation in the rate of convergent evolution: adaptation to a laboratory environment in *Drosophila subobscura*. *J. Evol. Biol.* 15: 673-682.
- **Matos, M., P. Simões, A. Duarte, C. Rego, T. Avelar & M. R. Rose.** 2004. Convergence to a novel environment – comparative method versus experimental evolution. *Evolution* 58 (7): 1503-1510.
- **Rose, M. R. & G. V. Lauder (eds.).** 1996. *Adaptation*. Academic Press. New York.
- **Rose, M. R. & T. H. Oakley.** 2007. The new biology: beyond the Modern Synthesis. *Biology Direct* 2: 30 doi: 10.1186/1745-6150-2-30
- **Rose, M. R., H. B. Passananti, A. K. Chippindale, J. P. Phelan, M. Matos, H. Teotónio & L. Mueller.** 2005. The effects of Evolution are local: Evidence from Experimental Evolution in *Drosophila*. *Integrative and Comparative Biology* 45 (3): 486-491.
- **Simões, P., M. R. Rose, A. Duarte, R. Gonçalves & M. Matos.** 2007. Evolutionary domestication in *Drosophila subobscura*. *J. Evol. Biol.* 20: 758-766.
- **Simões, P., M. Pascual, J. Santos, M. R. Rose & M. Matos.** 2008a. Evolutionary dynamics of molecular markers during local adaptation: a case study in *Drosophila subobscura*. *BMC Evolutionary Biology* 8:66.
- **Simões, P., J. Santos, I. Fragata, L. D. Mueller, M. R. Rose, & M. Matos.** 2008b. How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation. *Evolution* 62: 1817-1829.
- **Simões, P., J. Santos & M. Matos (2009).** Experimental evolutionary domestication. In: *Experimental Evolution: Concepts, Methods, and Applications* (Eds. Garland, T. & M. R. Rose). California University Press (em impressão).



Margarida Matos

Centro de Biologia Ambiental/
Departamento de Biologia Animal
Faculdade de Ciências da Universidade
de Lisboa | 1749-016 Lisboa
mmatos@fc.ul.pt