

# Variação adaptativa em caracteres quantitativos: estimando a resposta à seleção natural a partir da herdabilidade para inferir o potencial evolutivo\*

Tatiana Souza do Amaral<sup>1,2</sup>, Cibele de Cássia Silva<sup>1,2</sup>, Rosane Garcia Collevatti<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Genética & Biodiversidade, ICB, Universidade Federal de Goiás (UFG) Goiânia

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, ICB, Universidade Federal de Goiás (UFG), Goiânia

Autor para correspondência: rosanegc68@hotmail.com

**Palavras-chave:** material didático, ensino de genética da conservação, genética de populações, seleção natural

\* Material didático desenvolvido na disciplina de Genética da Conservação, coordenado pela Profa. Rosane Garcia Collevatti, do curso de graduação em Ecologia e Análise Ambiental do Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, como uma atividade do Estágio Docência (bolsistas CAPES/UFG) dos discentes do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução.



Esta proposta de atividade é voltada para alunos do Ensino superior como material didático para o ensino de Genética da Conservação, mostrando como alguns princípios da genética de populações e quantitativa podem ser utilizados para compreender a resposta à seleção natural por meio de estudos da variação adaptativa das espécies. Os dados são hipotéticos e podem ser utilizados como simulação de aula prática, ou como uma atividade complementar à aula expositiva.

## FUNÇÃO PEDAGÓGICA

A manutenção do **potencial evolutivo** das espécies depende, entre outros fatores, da variação de características que conferem adaptação aos seus indivíduos, e por isso, a variação genética adaptativa é um ponto importante para a elaboração de planos de manejo e conservação. Assim, o principal objetivo desta atividade é demonstrar aos alunos como a **seleção natural** sob uma **característica quantitativa** pode

atuar sob diferentes condições ambientais e afetar a **variação adaptativa** de uma população. Para isso os alunos deverão utilizar conceitos para entender: - o que são características quantitativas; - como ocorre a herança dessas características; - o que é herdabilidade e como é calculada para características quantitativas; - como estimar a resposta da característica ao longo das gerações devido às mudanças ambientais.

## PROBLEMA PROPOSTO

A mudança ambiental, tanto física quanto biótica, é um processo contínuo. Parasitas e doenças alcançam novas localidades, desenvolvem novas formas, mudam ou atacam novos hospedeiros. O clima e o espaço alteram-se ao longo do tempo. Para sobreviver a tais mudanças, as espécies devem adaptar-se às alterações ambientais às quais estão sujeitas.

Para adaptar-se, as espécies precisam ter variação genética. A variação entre indivíduos é o material bruto sobre o qual a seleção opera de forma a que as espécies possam se adequar às alterações ambientais. A variação genética adaptativa é o principal determinante do potencial evolutivo das espécies, e é o potencial evolutivo que possibilita às espécies responderem às mudanças ambientais, possibilitando **adaptação** (FRANKHAM *et al.*, 2008). Quanto maior a variação fenotípica herdável, maior o potencial evolutivo da espécie.

Grande parte das características encontradas em plantas e animais são herdadas quantitativamente, fazendo com que muitos genes controlem uma característica, cada um contribuindo com um pequeno efeito sobre a expressão fenotípica. Esse é o caso de características em plantas como altura, diâmetro do tronco, peso e comprimento das sementes. A variação destas características possui **herança poligênica** e sua variação é, portanto, contínua. As características quantitativas são de grande importância para a genética da conservação, pois muitas delas determinam o sucesso reprodutivo e a sobrevivência dos indivíduos (FRANKHAM *et al.*, 2008).

A variabilidade das características quantitativas é devida a efeitos ambientais e genéticos. É possível ver a influência do ambiente em características relacionadas à altura e ao diâmetro do tronco das plantas, por exemplo. Estas características variam não só devido ao **genótipo** dos indivíduos, mas de acordo com a quantidade de nutrientes que a planta encontrou e das doenças que a afetaram durante o desenvolvimento. O fenótipo de um indivíduo é a somatória das influências

**Potencial evolutivo** é a capacidade inata de que uma determinada população para evoluir, isto é, a capacidade da população em apresentar mudanças nas frequências alélicas ao longo das gerações, acompanhando as mudanças ambientais.

**Características quantitativas** são as que podem ser medidas e que apresentam distribuição contínua nas populações. Tais caracteres são normalmente controlados por vários genes e sujeitos a influências ambientais.

**Adaptação** é uma característica ou são características particulares de um indivíduo que permitem a sobrevivência ou a reprodução eficiente em um determinado ambiente.

**Herança poligênica** acontece quando vários genes interagem para determinar uma característica, cada um com efeito aditivo sobre o outro.

**Seleção natural** é a sobrevivência ou reprodução diferencial de indivíduos devido às suas características herdáveis. Geralmente é medida pelo sucesso reprodutivo ou sobrevivência diferencial, ou ainda pela diferença em características adaptativas.

**Variação genética adaptativa** é a variação genética de um loco que está sob seleção e confere maior valor adaptativo para o indivíduo.

**Genótipo** é a composição genética de um indivíduo.

ambientais e genotípicas, o que é o modelo fundamental da genética quantitativa:

$$\text{Fenótipo} = \text{Genótipo} + \text{Ambiente}$$

Os efeitos genotípicos, por sua vez, podem ser divididos em efeitos aditivos (A), que são herdados pela progênie, e efeitos de dominância (D), não herdados pela progênie. O efeito aditivo é um elemento chave para o entendimento da evolução de características quantitativas, pois na herança quantitativa não se conhece o genótipo, apenas medidas do fenótipo. É o efeito aditivo que nos permite saber como os genes dos pais são transmitidos para a descendência em uma característica quantitativa. Por ser um elemento herdável, o efeito aditivo é o responsável pelo potencial evolutivo das espécies.

Para medir como uma característica quantitativa é transmitida de uma geração para a outra é preciso conhecer a **herdabilidade**.

#### Herdabilidade é a

proporção da variância de uma característica quantitativa de uma população em relação à variância fenotípica total. No sentido estrito, é a proporção da variância genética aditiva em relação à variância total.

A herdabilidade é a proporção herdável da variação fenotípica e determina o potencial evolutivo imediato de uma população. A herdabilidade é específica para cada característica medida e para a população na qual foi mensurada. Requer também que a variação fenotípica da característica em questão seja devida, ao menos em parte, a diferenças genéticas entre os indivíduos. Existem dois tipos de herdabilidade: sentido amplo e sentido estrito.

A herdabilidade em sentido amplo é a proporção entre a variância genotípica total e a variância fenotípica:  $\frac{V_G}{V_F}$ , incluindo tanto os efeitos aditivos quanto os de dominância. É muito utilizada quando a seleção é exercida entre clones e linhagens altamente endocruzadas (Hartl & Clark, 2010). A herdabilidade em sentido estrito é mais restritiva, considerando apenas os efeitos aditivos. É calculada como a proporção entre a variação genética aditiva e a variação fenotípica,  $\frac{V_A}{V_F}$ , sendo utilizada quando a seleção é individual (HARTL; CLARK, 2010).

A herdabilidade em sentido estrito de uma caráter geralmente é estimada pelo grau de inclinação da reta da regressão linear da progênie em relação aos genitores (para uma explicação mais detalhada ver RIDLEY, 2006; HARTL; CLARK, 2010). Funciona da seguinte maneira:

1. o coeficiente de regressão ( $\beta$ ) de uma variável  $y$  sobre uma variável  $x$  é igual à covariância de  $y$  e  $x$  dividida pela variância de  $x$ :

$$\beta = \frac{COV_{xy}}{Var_x} = \frac{\sum(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum(x_i - \bar{x})^2}$$

assim,

$y$  é a variável medida na progênie e  $\bar{y}$  é a média da variável  $y$ ;

$x$  é a mesma variável medida nos parentais e  $\bar{x}$  é a média dos parentais;

$COV_{xy}$  é a covariância entre  $x$  e  $y$ ;

$Var_x$  é a variância de  $x$ .

2. a covariância de  $y$  e  $x$ , ou seja, da progênie e dos genitores, é igual à metade da variância aditiva ( $\frac{1}{2} V_A$ );
3. a variância de  $x$  (genitores), quando se tem a medida de apenas um dos genitores, é igual a  $V_F$ . Quando se tem uma média da característica dos dois genitores, a variância é igual à metade da variação fenotípica ( $\frac{1}{2} V_F$ );
4. assim, quando se tem os valores dos dois genitores, pode-se estimar o grau de inclinação da reta como sendo:

$$\frac{COV_{xy}}{Var_x} = \frac{1/2 V_A}{1/2 V_F} = \frac{V_A}{V_F}$$

que, como já vimos mais acima, é a estimativa da herdabilidade em sentido estrito. Isso permite estimar o valor de herdabilidade como o grau de inclinação da reta de uma regressão da progênie em relação aos genitores. Uma vez que se sabe qual é a proporção da variação fenotípica herdável de um determinado caráter, pode-se fazer previsões a respeito do comportamento de caracteres adaptativos ao longo das gerações frente a determinadas mudanças ambientais, ou seja, entender como será, potencialmente, a resposta evolutiva das populações. Cabe ressaltar que, como a estimativa de herdabilidade de uma característica é específica para a população que está sendo mensurada, o seu uso para outras gerações é uma aproximação passível de erro. Entretanto, em estudos envolvendo simulações para a conservação o uso é fundamental para a estimativa de potencial evolutivo, mesmo sendo uma aproximação (GALETI *et al.*, 2013).

Com base no que foi descrito acima, propomos uma atividade baseada em dados hipotéticos. Um grupo de pesquisadores analisou o efeito do corte seletivo no potencial evolutivo de *Handroanthus impetiginosus* (Bignoniaceae), popularmente conhecido como ipê roxo ou pau d'arco. Para isso eles analisaram o comprimento das sementes, uma característica importante na germinação das sementes e o estabelecimento das plântulas, para verificar como esta característica pode mudar ao longo das gerações em resposta a mudanças ambientais. *Handroanthus impetiginosus* é uma planta auto-incompatível (só tem fecundação cruzada), decídua, heliófita e de ampla distribuição geográfica. As sementes são aladas e dispersas pelo vento. O ipê roxo floresce entre os meses de maio a agosto e os frutos amadurecem entre setembro e outubro, quando ocorre a dispersão de suas sementes. Devido ao seu potencial ornamental quando está na época de floração, *H. impetiginosus* é uma espécie muito utilizada na arborização e paisagismo urbano (LORENZI, 2002). Além disso, a espécie tem importância econômica, devido à utilização da sua madeira em construções externas, em acabamentos internos e na fabricação de artigos esportivos e instrumentos musicais entre outros.

Para entender se uma determinada população de *H. impetiginosus* poderá responder à seleção natural provocada pelas mudanças ambientais induzidas pelo corte seletivo para exploração de madeira, em relação à evolução no comprimento das sementes, os pesquisadores realizaram primeiramente um experimento que permite calcular a herdabilidade da característica comprimento de semente e, a partir da herdabilidade, prever como a população responderá à seleção ao longo das gerações. Para estimar a herdabilidade, é necessário separar os efeitos genéticos dos efeitos ambientais no fenótipo. Para isso, foi feito um experimento no qual:

1. as condições ambientais são homogêneas. Uma vez crescendo sob as mesmas condições, espera-se que as diferenças entre os indivíduos sejam genéticas;
2. os indivíduos precisam ter, entre eles, a relação genética entre eles conhecida. Como membros de uma mesma família compartilham alelos e são mais parecidos entre si do que com membros de outra família. Quanto maior o grau de similaridade entre

membros de uma mesma família, maior é o componente genético da variação fenotípica medida (HOLDEREGGER *et al.*, 2006).

Sabendo disso, para estimar a herdabilidade do comprimento de semente, os pesquisadores coletaram sementes de árvores (matrizes) de *H. impetiginosus* em uma população de manejo para exploração de madeira em uma floresta semidecidual antes do corte seletivo, e também logo após o corte seletivo; coletaram ainda sementes da geração formada pelo cruzamento de indivíduos pós corte seletivo e calcularam a média do comprimento das sementes de cada árvore. A média do comprimento das sementes de uma mesma matriz é uma observação. Como a planta é auto-incompatível, os pesquisadores determinaram os doadores de pólen (pais) utilizando teste de paternidade (para teste de paternidade veja COLLEVATTI *et al.*, 2013)

Antes do corte seletivo, o comprimento médio das sementes da população total foi igual a 10 mm (incluindo as asas da semente). O corte seletivo levou à retirada de árvores com fuste reto e diâmetro à altura do peito (DAP) acima de 30 cm. Com a retirada das árvores maiores, houve uma mudança nas condições ambientais, aumentando a intensidade de luz no solo da floresta devido ao raleamento do dossel, houve ainda uma simplificação vertical e aumento da velocidade do vento no interior da floresta e próximo ao dossel. Dessa forma, houve uma mudança na pressão de seleção nesta população.

Após o corte seletivo, os pesquisadores coletaram sementes de 15 matrizes das árvores que sobraram e calcularam o comprimento médio das sementes por matriz (*Média dos genitores* no Painel 1). O tamanho médio para a população foi de 14 mm. As sementes coletadas, provenientes do cruzamento entre as árvores que sobraram após o corte seletivo, foram plantadas em uma área experimental, sob condições ambientais homogêneas, onde foram acompanhadas até sua frutificação. Durante a frutificação, foram selecionadas 15 plantas, das quais novamente as sementes foram coletadas e medidas. A nova geração produziu sementes com comprimento médio igual a 12,5 mm.

Dado o comprimento médio das sementes para as 15 matrizes amostradas após o corte

seletivo (*Média dos genitores*) e para 15 plantas provenientes da geração seguinte ao corte seletivo (*Média da progênie*) (Painel 1), é possível entender como esta população responde à seleção ocasionada pelo corte seletivo, em relação à evolução no comprimento de suas sementes. Para isso o aluno deverá:

1. Estimar a herdabilidade usando regressão linear simples;
2. Predizer a resposta à seleção pela população por 10 gerações usando a equação de seleção.

### INSTRUÇÕES PARA O PROFESSOR

1. Esta atividade poderá ser realizada individualmente, ou em grupos de alunos de, no máximo, quatro pessoas.
2. Cada grupo deverá receber o problema proposto, uma cópia do procedimento para realizar a atividade, uma cópia de cada painel e das questões para serem discutidas.
3. É recomendável que o professor aplique esta atividade nas turmas que já tiveram contato prévio com os conceitos de genética quantitativa e evolução.

### DISTRIBUIÇÃO DO MATERIAL AOS GRUPOS

Os recursos didáticos que deverão ser entregues aos alunos consistem de uma cópia dos procedimentos para realizar a atividade, seis questões a serem discutidas e três painéis, conforme descritos a seguir:

1. **Painel 1:** Tabela com os dados de comprimento médio de sementes para 15 observações amostradas após o corte seletivo (*média dos genitores*) e para 15 observações das sementes produzidas na geração seguinte ao corte seletivo (*média da progênie*);
2. **Painel 2:** Tabela para os alunos preencherem com os valores de comprimento de semente esperados para cada geração (, nas próximas 10 gerações;
3. **Painel 3:** Gráfico para os alunos preencherem mostrando a mudança esperada no comprimento das sementes ao longo das 10 gerações.

### PROCEDIMENTOS PARA OS ESTUDANTES

1. Ler com atenção o problema proposto.
2. Analisar o Painel 1 que contém os dados de comprimento médio de sementes para 15 árvores amostradas após o corte seletivo (*média dos genitores*) e para 15 árvores provenientes da geração seguinte ao corte seletivo (*média da progênie*).
3. Utilizando os dados do Painel 1, estimar a herdabilidade da característica comprimento de semente pela regressão da média da progênie e média dos genitores, utilizando o método dos mínimos quadrados:

$$Y_i = \alpha + \beta X_i$$

No qual:

$Y_i$  = variável dependente (comprimento médio da semente da progênie)

$X_i$  = variável independente (comprimento médio da semente dos genitores)

$\alpha$  = constante da regressão, intersecção da reta no eixo X

$\beta$  = coeficiente de regressão correspondente à inclinação da reta de regressão, que representa a herdabilidade

$$\beta = \frac{\sum(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum(x_i - \bar{x})^2}$$

4. Utilizando a herdabilidade estimada por regressão, estimar a resposta evolutiva do comprimento da semente na população de manejo ao longo de 10 gerações, calculando o comprimento esperado da semente:

$$Z_{t+1} = Z_t + h^2(P - Z_t)$$

em que:

$Z_t$  = comprimento da semente na geração t

$h^2$  = herdabilidade

P = comprimento médio das sementes dos indivíduos que sobraram após o corte seletivo

5. Faça um gráfico mostrando a mudança do comprimento esperado das sementes ao longo das gerações e interprete o gráfico respondendo se a população estudada apresenta potencial evolutivo para comprimento da semente e interpretando a predição de mudança no comprimento da semente.

## PAINÉIS

Observação	Média dos genitores	Média da progênie
1	11.4	10.5
2	12.1	10.9
3	12.4	11.7
4	12.8	11.9
5	13.1	12.1
6	13.4	12.2
7	13.8	12.4
8	14.2	12.7
9	14.3	12.7
10	14.8	12.9
11	15.2	12.4
12	15.3	13.5
13	15.7	13.5
14	15.9	13.7
15	16.1	13.8
<b>Média</b>	<b>14.0</b>	<b>12.5</b>

**Painel 1.**

Comprimento médio de semente *Handroanthus impetiginosus* para 15 observações amostradas após o corte seletivo (média dos genitores) e para 15 observações da geração seguinte ao corte seletivo (média da progênie).

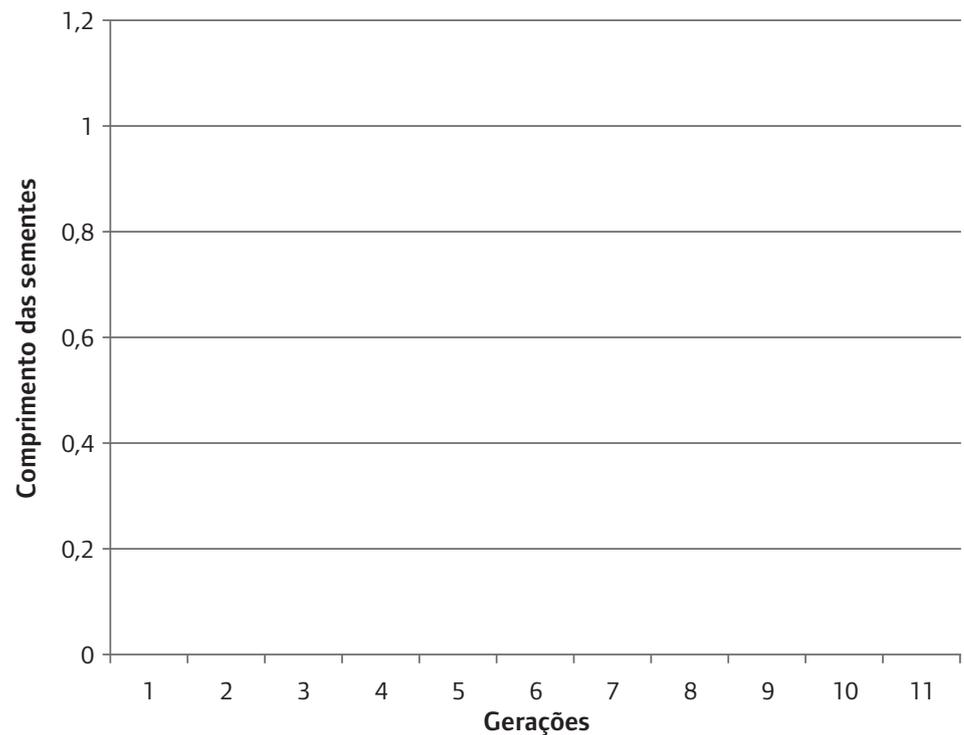
Geração	Comprimento médio esperado das sementes
1	
2	
3	
4	
5	
6	
7	
8	
9	
10	

**Painel 2.**

Comprimento de semente de *Handroanthus impetiginosus* esperado para as próximas 10 gerações.

**Painel 3.**

Mudança esperada no comprimento de semente de *Handroanthus impetiginosus* ao longo de 10 gerações.

**Comprimento esperado das sementes ao longo das gerações****ENTENDENDO A ATIVIDADE**

1. Qual a importância de estudar de que modo uma característica adaptativa responde às mudanças ambientais em uma população para a conservação?
2. Como a heterozigiosidade mantém o potencial evolutivo das populações?
3. Qual a diferença entre variação genética neutra e variação adaptativa? Em termos de seleção, qual a consequência dessa diferença?
4. Por que a estimativa da herdabilidade é importante para a genética da conservação?



Fotografia: Roger Culos (Own work) [CC BY-SA 3.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>)], via Wikimedia Commons

## RESPOSTAS

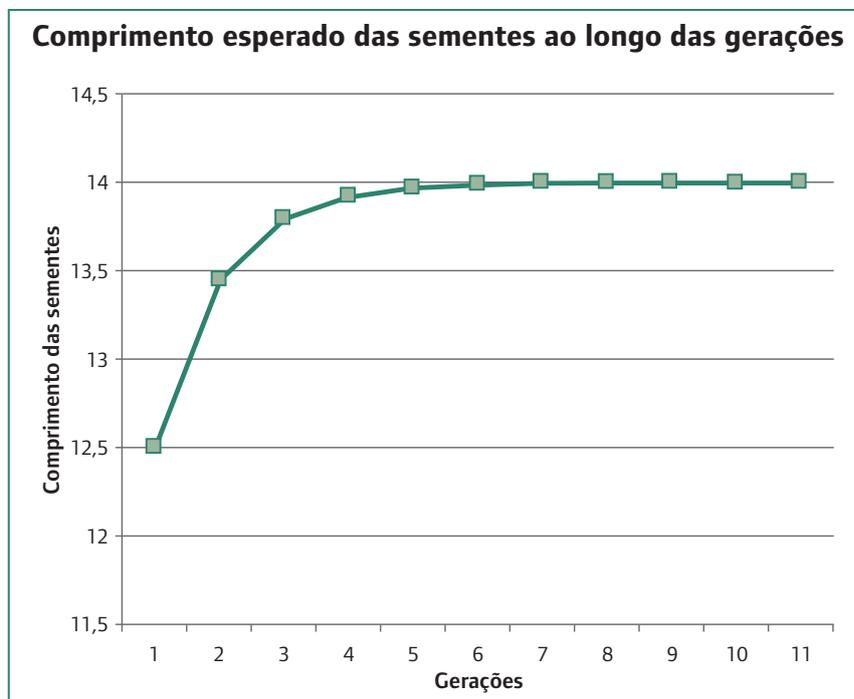
## Questões

1. Estimar a herdabilidade da característica pela regressão da média da progênie e média dos genitores:
2. Estimar qual o comprimento esperado das sementes nas próximas 10 gerações:

Resposta:  $h^2 = 0,63$

Geração	Comprimento médio esperado das sementes
1	13,45
2	13,79
3	13,92
4	13,97
5	13,99
6	14,00
7	14,00
8	14,00
9	14,00
10	14,00

3. Faça um gráfico mostrando a mudança do comprimento esperado das sementes ao longo das gerações e interprete o gráfico respondendo se a população estudada apresenta potencial evolutivo para o comprimento da semente e interpretando a predição de mudança no comprimento da semente.



A população apresenta potencial evolutivo para comprimento de semente pois o comprimento esperado muda ao longo das gerações. Porém, em poucas gerações, a medida de comprimento estabilizou-se num valor

igual à média inicial da população, ou seja, embora a população consiga responder à seleção, esta resposta tem um limite que pode ser resultado da variabilidade genética existente na população.

### Entendendo a atividade

1. Qual a importância de estudar o modo pelo qual uma característica adaptativa responde às mudanças ambientais em população?

**Resposta:** Este estudo permite entender o potencial evolutivo da população em relação à característica. Desta forma, se a característica apresentar mudança ao longo das gerações, a população pode responder às mudanças ambientais. Populações que são capazes de responder às mudanças ambientais têm mais chances de persistirem a longo prazo e não extinguirem. Além disto, é possível entender a direção da mudança. Por exemplo, na atividade atual, as mudanças ambientais na área sobre manejo seletivo levou a um aumento do comprimento da semente porque, sob estas novas condições ambientais, sementes maiores devem ter sido favorecidas em relação a sementes menores.

2. Como a heterozigosidade mantém o potencial evolutivo das populações?

**Resposta:** A heterozigosidade representa a quantidade de variação genética existente em uma população. Quanto maior o número de diferentes alelos e quanto mais equitativa (mais similar entre os diferentes alelos) for a frequência dos alelos, maior será a heterozigosidade. Assim, quanto maior a heterozigosidade, maior a chance da população possuir variação capaz de responder às mudanças ambientais, ou seja, maior o seu potencial evolutivo.

3. Qual a diferença entre variação genética neutra e variação adaptativa? Em termos de seleção, qual a consequência dessa diferença?

**Resposta:** A variação genética neutra é uma variação em regiões do genoma que não estão sob a ação da seleção. Essas regiões do genoma evoluem sem a influência de seleção natural. A variação genética adaptativa é a variação em genes que conferem valor adaptativo aos indivíduos e, portanto, evoluem sob seleção. Dessa forma, a variação adaptativa nem sempre segue os mesmos caminhos que a variação neutra. Elas podem diferir dependendo de como a seleção está atuando nas características adaptativas naquela população.

4. Dentro da área da genética da conservação por que a estimativa da herdabilidade é importante?

**Resposta:** A herdabilidade é uma medida de como uma característica quantitativa é efetivamente transmitida de uma geração para outra. Por isso, ela pode ser utilizada para buscar indícios de como as populações irão responder à seleção de características importantes para a sobrevivência e reprodução em ambientes sujeitos às mudanças ambientais, ou seja, como a habilidade para se adaptar das populações pode ser afetada pelas mudanças climáticas, fragmentação, perda de habitat, introdução de espécies invasoras, entre outras mudanças ambientais.

### REFERÊNCIAS

- COLLEVATTI, R. G.; TELLES, M. P. C.; SOARES, T. N. Dispersão do pólen entre pequizeiros: uma atividade para a genética no ensino superior. *Genética na Escola* v.8, p. 18-27, 2013.
- FRANKHAM, R.; BALLOU, J. D.; BRISCOE, D. A. *Fundamentos de Genética da Conservação*. SBG (Sociedade Brasileira de Genética), Ribeirão Preto, 280p. 2008.
- GALETTI, M.; GUEVARA, R.; CORTES, M. C.; FADINI, R.; VON MATTER, S.; LEITE, A. B.; LABECCA, F.; RIBEIRO, T.; CARVALHO, C. S.; COLLEVATTI, R. G.; PIRES, M. M.; GUIMARAES, P. R.; BRANCALION, P. H.; RIBEIRO, M. C. & JORDANO, P. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* v. 340, p.1086-1090, 2013.
- HARTL, D. L., CLARK, A. G. *Princípios de genética de populações*. Artmed, Porto Alegre, 660p. 2010.
- HOLDEREGGER, R.; KAMM, U.; GURGELI, F. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* v. 21, p.797-807, 2006.
- LORENZI, H. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, vol.1. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 384p. 2002.
- RIDLEY, M. *Evolução*. Artmed, Porto Alegre, 752p. 2006.