

Acomodação fenotípica e acomodação genética: evidências e questões não resolvidas em macroevolução

Phenotypic accommodation and genetic accommodation: evidence and unresolved issues in macroevolution

Monique Nouailhetas Simon

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo, SP Brasil.

Resumo. Novos conceitos relacionados à plasticidade de desenvolvimento, como acomodação fenotípica e acomodação genética, estão sendo debatidos e empiricamente testados quanto à sua participação em macroevolução. A acomodação fenotípica consiste de uma reorganização de múltiplos caracteres do fenótipo, sem qualquer alteração genética. A acomodação genética pode se seguir à fenotípica, sendo um processo de mudança na frequência de alelos que determinam a plasticidade de desenvolvimento, em uma população submetida à seleção natural. A hipótese de promoção de especiação por acomodação genética é parcialmente suportada em populações naturais e mecanismos de desenvolvimento desse fenômeno foram recentemente revelados. A proposta de origem de novidades evolutivas por acomodação fenotípica de estímulos ambientalmente induzidos sofre muita resistência, sendo pouco testada e permanecendo como uma questão não resolvida.

Palavras-chave. *Plasticidade de desenvolvimento, especiação, novidades evolutivas.*

Abstract. The role of new concepts related to developmental plasticity, such as phenotypic accommodation and genetic accommodation, in macroevolution is the focus of several recent studies. Phenotypic accommodation is a multiple phenotypic character's reorganization, induced by new developmental stimulus, but without genetic change. Genetic accommodation might follow, consisting of a developmental plasticity's allele frequency change, prompted by natural selection. Speciation induced by genetic accommodation is partially supported in natural populations and some of its mechanisms have been revealed. Phenotypic accommodation of environmentally-induced stimuli, originating evolutionary novelties, is a poor-accepted and rarely tested hypothesis, remaining as an unresolved issue.

Keywords. *Developmental plasticity, speciation, evolutionary novelties.*

A plasticidade fenotípica – expressão de formas alternativas de morfologia, fisiologia e/ou comportamento por um mesmo genótipo (West-Eberhard, 1989) – é um fenômeno universal dos organismos (Schlichting e Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 2003) e apresentada como relevante na sua evolução desde o século XIX, com os trabalhos de Baldwin (1896). O modelo de Baldwin refere-se ao potencial da plasticidade fenotípica permitir que uma parcela dos indivíduos de uma população sobreviva a uma mudança ambiental, por meio da expressão de novos fenótipos resistentes. Mais recentemente, novas formulações teóricas sobre a participação da plasticidade fenotípica em grandes temas macroevolutivos (fenômenos acima do nível individual, como especiação e origem de novidades evolutivas) renovaram o interesse dos cientistas nesse fenômeno.

Um dos grandes proponentes dessa nova concepção de plasticidade e evolução é a pesquisadora Mary Jane

West-Eberhard, que publicou artigos com a denominação de novos conceitos e a elaboração de novas hipóteses, relacionados à plasticidade (West-Eberhard, 1989, 2005), além de um livro intitulado “Developmental Plasticity and Evolution” (West-Eberhard, 2003), no qual suas ideias foram extensamente elaboradas. West-Eberhard relaciona a plasticidade de desenvolvimento, ou seja, o potencial de reorganização de elementos regulatórios do desenvolvimento, com um conceito bastante importante em evolução, o de modularidade. A visão de que os organismos apresentam um plano corporal organizado em unidades fenotípicas modulares tem sua origem em áreas como a taxonomia e a anatomia comparativa, pelo fácil reconhecimento de partes semi-isoladas, como os distintos órgãos e músculos, por exemplo (Wagner, 1996). O conceito de modularidade refere-se às propriedades de dissociabilidade e integração entre as partes de um organismo (West-

Contato do autor: monique.nouailhetas@gmail.com

Recebido 22fev11

Aceito 23mar11

Publicado 18mai11

-Eberhard, 2003). Ou seja, dissociabilidade dos caracteres de um módulo em relação aos caracteres de outro módulo, e integração entre os caracteres de um mesmo módulo, ao exercer, por exemplo, uma função.

Günter P. Wagner, um dos grandes estudiosos de modularidade e evolução, definiu três critérios para um complexo de caracteres ser considerado como uma unidade modular: (1) servir a uma função primária; (2) ser integrado por efeitos pleiotrópicos (ação de um mesmo gene em vários caracteres); e (3) ser relativamente independente de outras unidades (Wagner, 1996). O processo fundamental que define a organização modular para Wagner é, portanto, a integração funcional. West-Eberhard discorda dessa visão, e propõe o desenvolvimento como o processo fundamental, uma vez que a expressão modular como uma inovação precede a integração funcional (West-Eberhard, 2003). Segundo ela, caracteres modulares são determinados por pontos de mudança - *switches* - que organizam o desenvolvimento; e a plasticidade que culmina em fenótipos alternativos é um dos exemplos mais claros de modularidade (Figura 1).

West-Eberhard não foi pioneira na noção de que a coexpressão de caracteres, formando uma unidade modular, é resultado de vias de desenvolvimento compartilhadas por esses mesmos caracteres. Essa idéia já existia na literatura (por exemplo, Riska, 1986), porém o uso dessa concepção por West-Eberhard para explicar fenômenos em evolução instigou a comunidade científica a testar e

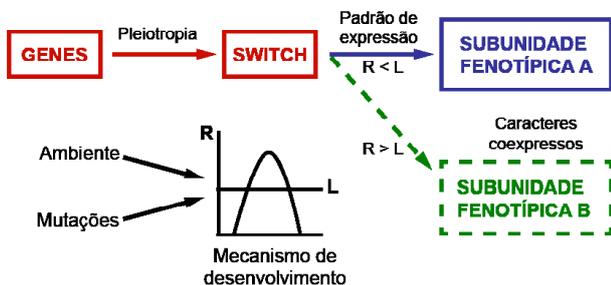


Figura 1. Regulação por meio do desenvolvimento da expressão de diferentes sub-unidades fenotípicas modulares. A ação gênica pleiotrópica, na qual vários caracteres são influenciados pelos mesmos genes, é a base genética dos pontos de bifurcação do desenvolvimento – os switches. Estes são compostos por um mecanismo regulatório determinado por uma variável quantitativa sensível às condições (R), com um limiar (L) de expressão gênica. A passagem ou não do limiar determina o padrão de expressão (a via de desenvolvimento) da sub-unidade fenotípica A ou B, compostas de diferentes relações de caracteres co-expressos. Um exemplo hipotético desse fenômeno poderia ser a expressão de diferentes formas de bicos de pássaros diante da regulação de um switch hormonal. Note que o mecanismo regulatório pode ser sensível a mutações e ao ambiente.

debater suas propostas. Uma prova de que a importância do desenvolvimento em explicar temas evolutivos aumentou nos últimos anos é o surgimento de uma área chamada “Evo-Devo”, referindo-se à descoberta de mecanismos de desenvolvimento interferindo em eventos evolutivos. Em uma revisão recente do próprio Wagner e colaboradores sobre modularidade, o desenvolvimento foi considerado como estruturador, junto da função, da organização mo-

dular (Wagner e col., 2007). Entretanto, os autores fizeram uma ressalva e argumentaram que vias de desenvolvimento separadas não garantem a independência evolutiva.

Diversas publicações recentes testaram ou discutiram dois grandes conceitos elaborados por West-Eberhard: os de acomodação fenotípica e acomodação genética (Badyaev e col., 2005; Suzuki e Nijhout, 2006; Braendle e Flatt, 2006; Gomez-Mestre e Buchholz, 2006; Young e Badyaev, 2007; Crispo, 2007; Ledon-Rettig e col., 2008; Wund e col., 2008; Nylin e Janz, 2009; Scoville e Pfrender, 2010; Tebbich e col., 2010). Acomodação fenotípica significa uma reorganização adaptativa de múltiplos caracteres do fenótipo, sem alteração genética, após um novo estímulo de desenvolvimento (West-Eberhard, 2005). O conceito refere-se à plasticidade da organização modular de uma unidade fenotípica (ou seja, a mudança das relações entre os caracteres que compõem a unidade), sem haver qualquer mutação que promova isso. Para West-Eberhard, esses caracteres são regulados por um mesmo switch de desenvolvimento, que alterou a sua expressão modular após o estímulo da plasticidade de comportamento.

Já a acomodação genética é a mudança na frequência de alelos que determinam a plasticidade de desenvolvimento em uma população submetida à seleção natural. Dado que exista na população variação genética na resposta plástica ao novo estímulo de desenvolvimento (ou seja, variação na sensibilidade ao estímulo), e que essa variação esteja associada à variação no sucesso reprodutivo dos indivíduos, a seleção natural pode ajustar a regulação e a forma da unidade modular que foi reorganizada (West-Eberhard, 2005). A acomodação fenotípica reorganiza vias de desenvolvimento ancestrais, gerando novas vias. Estas podem ser fixadas ou alteradas pela acomodação genética, facilitando o processo de especiação na população descendente (West-Eberhard, 1989; 2005). West-Eberhard dá bastante relevância aos polifenismos – fenótipos alternativos ambientalmente induzidos – na especiação, pois representam formas divergentes de alta organização modular, portanto dissociadas, sendo que uma das formas poderia ser fixada na população.

Acomodação genética

Considerando que a importância evolutiva da acomodação genética depende da plasticidade preexistente prover um mecanismo de desenvolvimento para a adaptação das populações descendentes (Scoville e Pfrender, 2010), os pesquisadores que testaram esse modelo em populações naturais buscaram como evidências favoráveis os seguintes critérios: (1) Detecção de plasticidade ancestral e (2) que essa plasticidade promova divergência nos fenótipos dentro e entre populações ou espécies (Gomez-Mestre e Buchholz, 2006; Wund e col., 2008; Ledon-Rettig e col., 2008; Huizinga e col., 2009; Tinghitella e Zuk, 2009). Quando o acesso direto à plasticidade ancestral não foi possível, os estudos foram feitos com populações de espécies filogeneticamente muito próximas, e a plasticidade da espécie mais basal foi considerada como a ancestral. Esses critérios foram total ou parcialmente comprovados para a

plasticidade: (a) na forma do corpo de grupos de espécies de anfíbios anuros, com variação em taxas de desenvolvimento induzidas por diferentes temperaturas (Gomez-Mestre e Buchholz, 2006), e de populações de peixes em resposta a diferentes dietas (Wund e col., 2008); (b) no comportamento antipredatório em populações de peixes diante de baixa ou alta pressão de predação (Huizinga e col., 2009); e (c) no comportamento de escolha de machos por fêmeas de populações de grilos diante de diferentes formas de corte (Tinghitella e Zuk, 2009).

Apesar do conjunto desses resultados ser favorável à acomodação genética, ainda permanecem dúvidas de sua função na divergência de populações naturais. Por exemplo, os autores de um desses trabalhos não consideraram as evidências fortes o suficiente para comprovar a acomodação genética: Wund e col. (2008) detectaram plasticidade não-adaptativa para alguns caracteres e concluíram que somente mudanças de dieta não foram suficientes para produzir as correlações fenotípicas entre morfologia trófica, forma do corpo e da cabeça, como vistas na natureza. Além disso, outro teste desse modelo, com as mesmas espécies de anfíbios anuros que utilizadas por Gomez-Mestre e Buchholz (2006), não apresentou evidências contundentes, também para plasticidade de dieta (Ledon-Rettig e col., 2008). Pode ser que a acomodação genética e sua relação com a especiação seja possível somente para algumas respostas plásticas, especialmente as que não infram custos aos indivíduos na forma de perda de aptidão. Esses custos de plasticidade já foram relatados para diversos organismos (DeWitt e col., 1998).

O suporte para a importância da acomodação genética na especiação é mais forte em estudos que demonstram os mecanismos regulatórios envolvidos (por exemplo, Suzuki e Nijhout, 2006; Scoville e Pfrender, 2010). Suzuki e Nijhout (2006) desenvolveram um polifenismo de cor em lagartas de uma espécie de borboleta originalmente monofênica (mas com uma espécie polifênica aparentada), por meio de exposição dos ovos a choque térmico e posterior seleção dos variantes mais extremos. O polifenismo só pôde ser criado em um mutante que possuía redução da secreção do hormônio juvenil e apresentava somente a cor preta. Os autores consideraram que a mutação possibilitou a sensibilidade à temperatura, e por meio de acomodação genética, o limiar de temperatura (regulado pelo hormônio juvenil) foi reduzido, expondo plasticidade passível de ser moldada pela seleção em laboratório (Figura 2). Esse artigo foi considerado como a primeira prova empírica da acomodação genética, mostrando claramente o mecanismo (Braendle e Flatt, 2006).

Outro mecanismo para a acomodação genética foi revelado por Scoville e Pfrender (2010). Os autores estudaram a resposta plástica de pigmentação no microcrustáceo *Daphnia* diante da introdução de um predador visual em seu habitat. O nível de melanina frente à exposição ao UV e a expressão de dois genes envolvidos na regulação da melanina foram comparados em genótipos que nunca conviveram com o predador e nos que suportaram sua presença. Estes últimos apresentaram diminuição da sensibilidade ao UV da expressão de melanina, associado à

perda de plasticidade do alelo que aumenta a produção desse pigmento e à maior expressão do alelo que reduz a sua produção. Ou seja, o limiar para produção de melanina foi aumentado por acomodação genética nas populações expostas ao predador, que ataca mais os indivíduos mais escuros.

Acomodação fenotípica

Enquanto a aceitação da acomodação genética provavelmente aumente entre os cientistas com estudos como os dois citados acima, a acomodação fenotípica sofre muita resistência (Nylin e Janz, 2009), especialmente sua possível relação com a origem de novidades evolutivas, defendida por West-Eberhard (1989, 2005). A controvérsia envolve a própria concepção do que é uma novidade evolutiva e a relevância do conceito de variação genética críptica (variação neutra que vai se acumulando no genoma - revisto em Schlichting, 2008) na origem das novidades (Braendle e Flatt, 2006; Galis e Metz, 2007). Segundo West-Eberhard (2005), apesar dos caracteres de uma nova unidade fenotípica modular não serem novidades por si mesmos, a sua reorganização por um novo estímulo de desenvolvimento

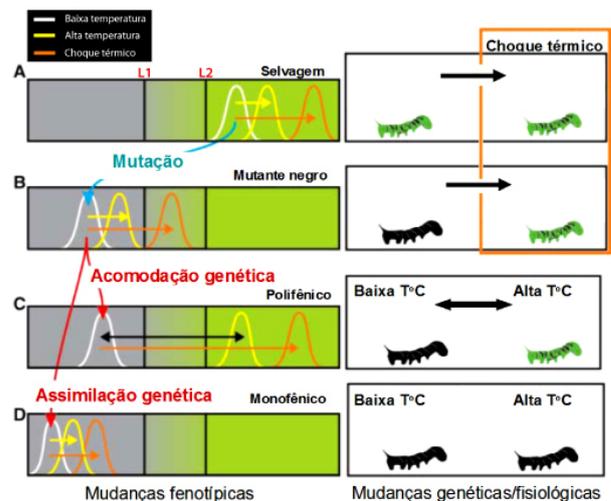


Figura 2. Etapas do experimento de desenvolvimento de um polifenismo de cor em um mutante de uma espécie originalmente monofênica. A) A espécie selvagem somente expressa a cor verde, sendo insensível à temperatura e ao choque térmico pelo seu limiar ser muito alto. B) Uma mutação envolvida na regulação do hormônio juvenil reduziu o limiar de sensibilidade à temperatura, e o choque térmico induz a coloração verde no mutante negro. A mutação revelou a plasticidade de cor. C) A resposta polifênica foi criada por meio do desenvolvimento dos variantes de cor preta e verde obtidos na etapa B em baixa (20°C) ou alta temperatura (33°C), e posterior seleção dos mais verdes (acomodação genética). Repare que em baixa temperatura de desenvolvimento, o limiar de hormônio juvenil não é ultrapassado e a lagarta é preta. Porém, se a mesma lagarta for criada a alta temperatura, ultrapassando o limiar, sua cor é verde. D) Perda da resposta plástica de cor no mutante após sete gerações de seleção para a cor preta (assimilação genética – um dos resultados possíveis da acomodação genética, no qual a plasticidade é perdida). Note que o limiar não pode mais ser ultrapassado, independente da temperatura de desenvolvimento. Modificado de Suzuki e Nijhout (2006).

os faz distintos do ancestral, caracterizando uma inovação. Contudo, para muitos evolucionistas, a mudança de forma de um caráter não constitui uma novidade genuína (por exemplo, Müller e Wagner, 1991). Considerando que a reorganização de vias de desenvolvimento pode originar novas estruturas (como um novo tendão originado no caso do bode paraplégico), novas funções ou novos comportamentos, é plausível que a acomodação fenotípica origine novidades evolutivas.

A visão de que estímulos ambientais são mais relevantes que mutações em liberar variação genética críptica, que origine novidades evolutivas, é defendida por alguns autores (Schlichting e Pigliucci, 1998; West-Eberhard, 2003), mas pouco comprovada, e portanto pouco aceita. Para Schlichting e Pigliucci (1998), a probabilidade do surgimento de novos fenótipos passíveis de adaptação é maior quando induzidos pelo ambiente (já que alterações ambientais são bastante comuns) que pelo aparecimento de uma mutação favorável. West-Eberhard (2003) argumenta que mudanças fenotípicas induzidas pelo ambiente atingem muito mais indivíduos da população que o surgimento de uma mutação, sendo mais rápida sua disseminação e maior a chance de resultar em uma inovação. Entretanto, alguns autores questionam se realmente há liberação de variação críptica ou se a seleção estabilizadora (seleção que elimina variantes fenotípicas muito distantes do fenótipo ótimo) torna-se mais relaxada em novos ambientes (Galis e Metz, 2007). Para esses autores, a quebra de restrições de desenvolvimento, por meio do relaxamento da seleção estabilizadora, permitiria a ocorrência de em fases precoces do desenvolvimento, facilitando a origem de novidades evolutivas.

Conclusão

A comprovação ou não da participação da acomodação fenotípica induzida por variações ambientais na origem de novidades evolutivas só poderá se concretizar se estudos forem delineados especificamente para responder essa questão. Na literatura existe um viés em se estudar somente a acomodação genética e sua função na especiação, um fenômeno menos surpreendente que a origem de novidades evolutivas por um processo que não uma mutação, o convencionalmente aceito entre os cientistas. Um sistema que parece frutífero para se estudar a acomodação fenotípica é o esqueleto de vertebrados, como sugerido por Young e Badyaev (2007). Esses autores reuniram estudos que mostraram que a plasticidade no tempo e na organização espacial de proteínas morfogênicas de osso (*BMP: bone morphogenic proteins*) constituem mecanismos de surgimento de inovações e adaptação no esqueleto de vertebrados. Diante das evidências desses estudos, Young e Badyaev sugeriram que a acomodação fenotípica de estímulos epigenéticos (como estresses mecânicos) alteram a regulação das *BMP*, resultando em ossificações prematuras ou tardias no esqueleto, uma fonte possível de inovações evolutivas.

Agradecimentos

Agradeço a Revista da Biologia pela oportunidade de apresentar esse trabalho, e ao revisor científico anônimo pelos comentários sérios e úteis.

Bibliografia

- Badyaev, A. V.; Foresman, K. R. e Young, R. L. (2005). Evolution of morphological integration: developmental accommodation of stress-induced variation. *The American Naturalist* 166, 382- 395.
- Baldwin, J. M. (1896). A new factor in evolution. *The American Naturalist* 30, 441- 451.
- Braendle, C. e Flatt, T. (2006). A role for genetic accommodation in evolution? *BioEssays* 28, 868- 873.
- Crispo, E. (2007). The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61, 2469- 2479.
- DeWitt, T. J.; Sih, A. e Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 77- 81.
- Galis, F. e Metz, A. J. A. (2007). Evolutionary novelties: the making and breaking of pleiotropic constraints. *Integrative and Comparative Biology* 47, 409- 419.
- Gomez-Mestre, I. e Buchholz, D. R. (2006). Developmental plasticity mirrors differences among taxa in spadefoot toads linking plasticity and diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103, 19021- 19026.
- Huizinga, M.; Ghalambor, C. K. e Reznick, D. N. (2009). The genetic and environmental basis of adaptive differences in shoaling behavior among populations of Trinidadian guppies, *Poecilia reticulata*. *Journal of Evolutionary Biology* 22, 1860- 1866.
- Ledon-Rettig, C. C.; Pfennig, D. W. e Nascone-Yoder, N. (2008). Ancestral variation and the potential for genetic accommodation in larval amphibians: implications for the evolution of novel feeding strategies. *Evolution and Development* 10, 316- 325.
- Müller, G. B. e Wagner, G. P. (1991). Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 22, 229- 256.
- Nylin, S. e Janz, N. (2009). Butterfly host plant range: an example of plasticity as a promoter of speciation? *Evolutionary Ecology* 23, 137- 146.
- Riska, B. (1986). Some models for development, growth and morphometric correlation. *Evolution* 40, 1303- 1311.
- Schlichting, C. D. (2008). Hidden reaction norms, cryptic genetic variation, and evolvability. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1133, 187- 203.
- Schlichting, C. D. e Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers.
- Scoville, A. G. e Pfrender, M. E. (2010). Phenotypic plasticity facilitates recurrent rapid adaptation to introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107, 4260- 4263.
- Suzuki, Y. e Nijhout, H. F. (2006). Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science* 311, 649- 652.
- Tebich, S.; Sterelny, K e Teschke, I. (2010). The tale of the finch: adaptive radiation and behavioural flexibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 1099- 1109.
- Tinghitella, R. M. e Zuk, M. (2009). Asymmetric mating preferences accommodated the rapid evolutionary loss of

- a sexual signal. *Evolution* 63, 2087- 2098.
- Wagner, G. P. (1996). Natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist* 36, 36- 43.
- Wagner, G. P.; Pavlicev, M. e Cheverud, J. M. (2007). The road to modularity. *Nature* 8, 921- 932.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 249-278.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.
- West-Eberhard, M. J. (2005). Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Biology* 304B, 610-618.
- Wund, M. A., Baker, J. A., Clancy, B., Golub, J. L. e Foster, S. A. (2008). A test of the “flexible stem” model of evolution: ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence in the threespine stickleback radiation. *The American Naturalist* 172, 449- 462.
- Young, R. L. e Badyaev, A. V. (2007). Evolution of ontogeny: linking epigenetic remodeling and genetic adaptation in skeletal structures. *Integrative and Comparative Biology* 47, 234- 244.