

## Simbiogénese e Evolução

Francisco Carrapiço\* e Olga Rita†

*“Nada em evolução faz sentido, excepto à luz da simbiose”*  
Jan Sapp, 2003

### 1. INTRODUÇÃO

No prefácio do seu livro “The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance” (1982)<sup>1</sup>, Ernst Mayr faz uma importante afirmação que, com alguma frequência, é esquecida por investigadores e professores que trabalham no domínio biológico: *“Muita da moderna biologia, particularmente envolvendo controvérsias entre diversas escolas de pensamento, não consegue ser totalmente compreendida sem um conhecimento do fundamento histórico dos problemas”*. É neste contexto que o trabalho agora apresentado se pretende inserir. Contribuir para a consolidação e expansão dos estudos simbiogénicos em Biologia, sem esquecer a realidade histórica e social que permitiu construir os conceitos científicos e referenciar alguns dos seus principais actores.

Historicamente, quando falamos em evolução, imediatamente relacionamos o termo com os trabalhos de Charles Darwin e Alfred Wallace, e em particular o livro publicado por Darwin em 1859 “On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life”.<sup>2</sup> Eventualmente, podemos ainda lembrar os trabalhos de Lamarck e a sua obra “Phylosophie Zoologique” (1809)<sup>3</sup> onde foram desenvolvidas as primeiras ideias científicas sobre evolução. No entanto, quando falamos em simbiose e nomeadamente da relação deste conceito com os princípios evolucionistas, poucos leitores estabelecerão uma relação entre eles. Tentaremos preencher parte desse vazio científico, fazendo essa ligação e

---

\* Universidade de Lisboa, Faculdade de Ciências, Departamento de Biologia Vegetal, Centro de Biologia Ambiental, Lisboa (fcarrapico@fc.ul.pt)

† Escola Secundária Sá da Bandeira, Santarém (olgamrita@gmail.com)

divulgando os trabalhos de diversos autores que contribuíram e contribuem para o desenvolvimento e consolidação dos princípios simbiogénicos no contexto da teoria evolutiva. Assim, ao fazermos uma abordagem renovada e inovadora da Biologia, pretendemos igualmente reforçar a perspectiva evolucionista com novas valências, em particular no domínio simbiogénico, de forma a impulsionar esta nova área multi e transdisciplinar do conhecimento.

Ao contribuírmos para a análise epistemológica do fenómeno simbiótico, é nossa intenção relançar o debate no sentido duma mudança de paradigmas para que se estabeleça uma nova abordagem aos processos biológicos, sem esquecer as raízes a partir das quais estes processos se estruturaram e desenvolveram. Para tal é necessário conhecermos as suas origens e estruturação conceptual. Algo que numa forma simples poderíamos definir como “*biologia com raízes*”. Nesse sentido, é necessário contextualizar a Biologia para a compreender na sua completa dimensão. A componente técnica da mesma deve ser acompanhada por valências sociais e humanas, integrando-as num âmbito cultural mais alargado que permitam que a biologia não seja apenas entendida e/ou ensinada como uma tecno-ciência, mas antes como uma verdadeira ciência no seu conjunto. Compreender como o estudo e explicação dos fenómenos biológicos se intersectam com a dimensão e desenvolvimento humano e social, não é apenas questão secundária no processo da construção da ciência e do pensamento biológico. É, acima de tudo, uma etapa essencial para que a mesma seja compreendida e aceite pela comunidade.

## **2. A SUBSTÂNCIA DO PROBLEMA**

Quando em Outubro de 2003, o biólogo canadiano Jan Sapp esteve em Portugal para o lançamento do seu livro “Genesis: the Evolution of Biology”, um jovem jornalista ao entrevistá-lo, iniciou a conversa com a frase “Are you a believer?”, ao qual ele respondeu com outra pergunta “Believer in what?”. Esta pequena história revela, infelizmente, a realidade paradigmática de como a contextualização do entendimento do conceito de evolução ainda é considerado, no princípio do século XXI, uma questão entre ciência e religião. A diabolização dos princípios evolucionistas por uma parte da sociedade, numa visão maniqueísta do “bem contra o

mal”, continua a agitar a realidade de sectores conotados com a interpretação criacionista da vida e presentemente consubstanciada no designado “Intelligent Design”. Esta situação é, como podemos constatar em diversos Estados dos Estados Unidos da América e mesmo na Europa, uma questão candente e preocupante no ensino da evolução em numerosas escolas públicas, quer americanas, quer europeias.

Desde a publicação da *Origem das Espécies* que a evolução é considerada como o conceito fundamental e organizador da biologia moderna, bem como o seu pilar estrutural. É impensável, hoje, abordarmos o fenómeno biológico sem o associarmos ao processo evolutivo. No entanto, sem negar muitos dos princípios darwinistas, o pior que podemos fazer no estudo deste processo é confundirmos ou restringirmos a evolução às perspectivas darwinista ou neodarwinista. Estas perspectivas foram maioritariamente usadas para explicar a evolução biológica, contribuindo para a crença generalizada segundo a qual a evolução só podia ser explicada por estas duas teorias científicas. Isto originou a ideia errada de que o darwinismo, ou o neodarwinismo, e a evolução biológica são sinónimos.

Outras abordagens evolucionistas existem e é necessário que as mesmas sejam aprofundadas e debatidas no domínio das ciências biológicas. Encontra-se neste âmbito a *teoria simbiogénica da evolução*. Neste contexto, não podemos continuar a analisar o processo da formação e desenvolvimento da vida, restringindo-o a uma lógica maniqueísta entre criacionistas e darwinistas. Se por um lado, a evolução é tradicionalmente ensinada como o resultado de mutações e recombinações genéticas associadas à selecção natural, por outro lado quase todos os seres vivos apresentam associações simbióticas com microorganismos, o que tem sido negligenciado pela abordagem neodarwinista da evolução. Neste sentido, a simbiose deve desempenhar um papel muito mais relevante e mesmo crucial em todo o processo biológico, o que deve implicar um novo olhar e uma nova interpretação do processo evolutivo e, em consequência do ensino do mesmo.

O termo *simbiótica* foi introduzido na literatura científica, em 2003, através do livro “Genesis. The Evolution of Biology” da autoria de Jan Sapp.<sup>4</sup> Neste trabalho, o autor transmite um novo e importante conceito em Biologia, reformulando e alargando a definição de eucarionte, permitindo uma visão muito mais abrangente e interligada do mesmo. Assim, para Jan Sapp cada eucarionte é um superorganismo,

um simbioma composto pelos seus próprios genes existentes nos cromossomas nucleares e em organitos celulares, bem como a informação genética de bactérias simbiotes e de vírus que vivem no organismo. O simbioma, o limite do organismo multicelular, estende-se para além das actividades das suas próprias células. Todas as plantas e todos os animais envolvem complexas comunidades ecológicas de microorganismos, alguns dos quais funcionam como comensais, outros como mutualistas, e outros como parasitas, dependendo da sua natureza e contexto.<sup>4</sup>

É ainda o mesmo autor que, no Fórum Internacional “Ciência, Religião e Consciência”, realizado no Porto em Outubro de 2003, defende a ideia de que o simbioma funcione também como *unidade de selecção*, tese que envolve alterações profundas na teoria neodarwinista. Neste contexto, o simbioma funcionaria como unidade de selecção, integrando os genomas nuclear, mitocondrial e cloroplastidial, genomas virais, e o genoma de microorganismos existentes no interior e exterior da célula. Este conceito, como se referiu, implica não apenas alterações dramáticas na teoria neodarwinista, mas também no nosso conceito de indivíduo.

Neste âmbito, é importante reflectirmos e aprofundarmos esta questão, que nos parece essencial para a compreensão de todo este novo paradigma no campo da biologia evolutiva. Assim, os organismos eucariontes não são entidades geneticamente únicas e homogéneas, devendo o conceito de indivíduo ser revisto e considerado como um complexo ecossistema biológico, composto por múltiplas partes interdependentes vivendo simbioticamente. É ao nível do simbioma, composto por um *pool* multigenómico integrado, que a selecção natural deve actuar.

Apesar da palavra *simbiótica* ter sido utilizada como título dum capítulo do referido livro, não lhe foi atribuída uma definição precisa. Julgamos, no entanto, ser possível clarificá-la, estabelecer os seus limites e projectá-la no domínio biológico, em interface com outras ciências com as quais forma uma nova realidade científica. Assim, se duma forma sintética, podemos definir simbiótica como “*a ciência que estuda a biologia, bioquímica, genética, fisiologia, ecologia e evolução dos sistemas simbióticos e das suas interfaces dinâmicas*”, é igualmente importante que aprofundemos a sua origem, estruturação e desenvolvimento no contexto das ciências biológicas. Neste âmbito, as relações simbióticas aparecem como relações dinâmicas que não ficam espartilhadas nos conceitos clássicos das relações interespecíficas.

Na verdade, e desde a introdução do conceito de *simbiose* por Anton de Bary em 1878, numa comunicação intitulada “Ueber Symbiose”<sup>5</sup> proferida no Congresso dos Naturalistas e Médicos Alemães em Kassel (Alemanha), como sendo “*a vida conjunta de organismos diferentes*” e tendo como base os estudos sobre a natureza estrutural dos líquenes e da associação *Azolla-Anabaena*, bem como a introdução de *simbiogénese* feita pelo biólogo russo Constantin Merezhkowsky em 1909<sup>6</sup>, como sendo “*a origem de organismos pela combinação ou pela associação de dois ou vários seres que entram em simbiose*”, que esta área da ciência tem sido palco de controvérsias e discussão. Este último autor tinha já publicado em 1905 um artigo, hoje considerado clássico, intitulado “Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich”<sup>7</sup> onde, pela primeira vez, argumentos científicos coerentes são apresentados no sentido de que os cloroplastos teriam tido origem a partir de cianobactérias de vida livre. Em 1920, este mesmo autor publica no *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* “La Plante Considerée comme un Complexe Symbiotique”<sup>8</sup>, onde desenvolve as suas ideias anteriores sobre a origem simbiótica dos cloroplastos e núcleo. Em oposição a todas as correntes da época, Merezhkowsky defendeu que os cloroplastos não tinham tido origem a partir de mitocôndrias ou protoplasma, mas sim de procariontes do tipo das cianobactérias. Já anteriormente, em 1883, Andreas Schimper ao introduzir o termo *cloroplasto*, defendeu que este organito celular proliferava através de divisão, sugerindo igualmente a sua origem simbiótica.<sup>4</sup>

Se a definição de simbiose proposta por Anton de Bary implicava uma associação dinâmica e presente ao longo do tempo envolvendo organismos interdependentes, embora sem obrigatoriamente implicar uma dependência de natureza fisiológica, outros autores abordaram este fenómeno biológico de forma mais abrangente. Foi o caso do biólogo americano Albert Schneider que em 1897 publica, no *Minnesota Botanical Studies*, “The Phenomena of Symbiosis”<sup>9</sup> salientando que, embora a simbiose fosse um fenómeno que envolvia interdependência biológica, essa interdependência era distante numa fase inicial, tornando-se gradualmente mais acentuada e envolvendo uma relação fisiológica que obrigava os organismos a adquirirem um contacto mais íntimo e dependente. Nesse sentido, este autor redefine simbiose como uma associação contígua de dois ou mais organismos

morfologicamente distintos, não do mesmo género, resultando na perda ou aquisição de substâncias alimentares assimiladas. Muita da confusão e interpretação inadequada que hoje ainda persiste no estudo da interpretação do fenómeno simbiótico tem origem nesta definição, que valoriza sobretudo a componente trófica em detrimento de outras valências deste processo biológico.

Outra abordagem de simbiose foi desenvolvida por Herbert Spencer em 1899 na revisão do segundo volume de “The Principles of Biology”<sup>10</sup>, transmitindo a ideia de simbiose como divisão de trabalho, aparecendo como uma síntese de funções fisiológicas complementares, resultando dum processo de divergência inicial na história da vida.

Além dos já referidos autores, vários outros investigadores contribuíram ou contribuem de forma significativa para a consolidação deste domínio do conhecimento. Salientemos, entre outros, os trabalhos de Paul Portier, Félix d’Hérelle, Ivan Wallin e Lynn Margulis. O primeiro, biólogo de nacionalidade francesa trabalhando no Instituto Oceanográfico do Mónaco, publicou, em 1918, o livro “Les Symbiotes”<sup>10</sup>, onde desenvolve o princípio de que todos os organismos eram constituídos pela associação de diferentes seres. No caso das mitocôndrias, argumentou que esses organitos celulares eram bactérias simbióticas que designou “symbiontes”, referindo que cada célula encerra no seu protoplasma formações que os histologistas designam sob o nome de mitocôndrias. Estes organitos celulares não eram para Portier outra coisa que bactérias simbióticas, a que deu o nome de symbiontes. Antevendo a eventual controvérsia que esta questão levantaria, Portier refere: “*Entre os cientistas, que a teoria dos symbiontes pode inquietar, estão os bacteriologistas que têm o direito de formular as mais claras reservas sobre esta afirmação dum simbiose assim tão global, que sob o seu ponto vista se traduzirá por uma contaminação generalizada*”.<sup>10</sup> Portier continua e termina o seu livro com uma frase que encerra uma nova abordagem no domínio da microbiologia: “*Assim, parece-me que se deve visualizar uma nova forma de bacteriologia: a bacteriologia fisiológica e simbiótica*”. A ideia de que as bactérias pudessem ser mais do que simples agentes patogénicos causadores de doenças, provocou enorme controvérsia na comunidade científica da época, a qual rejeitou de forma quase unânime esta ideia, baseando-se nos pressupostos que estiveram na base da denominada teoria dos germes

de Louis Pasteur. De facto, um ano após a publicação deste trabalho, Auguste Lumière publica “Le Mythe des Symbiotes” (1919)<sup>10</sup>, como uma resposta científica crítica ao livro de Paul Portier, dando voz à comunidade científica de então.

Na década de 20 do século XX, o biólogo franco-canadiano Félix d’Hérelle desenvolve a hipótese, baseada em estudos experimentais anteriores por ele realizados, da existência de vírus associados a bactérias a que dá o nome de *bacteriófagos*, vendo este fenómeno biológico numa perspectiva simbiótica.<sup>10</sup> Apesar desta ideia ter sido rejeitada durante várias décadas pela ciência ocidental, a mesma foi adoptada pela então União Soviética, tendo sido possível a fundação, com o apoio do seu amigo e colaborador George Eliava, no princípio da década de 30, do “Instituto de Bacteriófagos” localizado em Tbilisi (República da Geórgia). Este instituto, presentemente designado “Instituto Eliava”, é um dos principais centros de investigação e de ensaios clínicos sobre fagoterapia a nível mundial. Refira-se, por fim, como facto histórico que George Eliava foi preso por ordem de Lavrenti Beria e considerado “Inimigo do Povo” numa das várias purgas ocorridas no tempo de Estaline. Foi executado sem julgamento em 1937, compartilhando este trágico destino com numerosos intelectuais Georgianos e Russos do seu tempo. Felix d’Hérelle, que se encontrava em França quando este incidente sucedeu, nunca mais voltou à Geórgia.

Outro autor que deve ser referido é Ivan Wallin, biólogo norte-americano trabalhando na Universidade do Colorado que, em 1927, na sequência de diversos trabalhos apresentados no decurso dessa década, publica o livro “Symbioticism and the Origin of Species”<sup>10</sup>, onde defende a importância dos mecanismos simbióticos na evolução, com ênfase para a origem simbiótica das mitocôndrias. Wallin realçou, igualmente, a importância da microssimbiose neste processo, salientando a ideia de que as bactérias, que são geralmente associadas a doenças, pudessem representar o factor causativo fundamental na origem das espécies.<sup>10</sup> Apesar de ter referido que era possível cultivar mitocôndrias fora da célula, como Portier tinha igualmente salientado em 1918, esses dados estavam incorrectos e resultavam de contaminações das culturas realizadas, tendo sido apenas após a sua morte, em 1969, que dados de natureza científica apoiando a sua teoria começaram a acumular-se no que diz respeito à origem simbiótica das mitocôndrias a partir de bactérias.

Por fim, o quarto investigador que iremos referir, é Lynn Margulis, bióloga norte-americana que, em 1967, publica no *Journal of Theoretical Biology*, após diversas rejeições por parte de outras revistas e sob o nome de Lynn Sagan, o artigo “On the Origin of Mitosing Cells”.<sup>11</sup> Neste trabalho, é apresentada uma teoria da origem da descontinuidade entre células procarióticas e eucarióticas. Mitocôndrias, corpos basais dos flagelos e cloroplastos são considerados terem derivado de células procarióticas de vida livre, sendo a célula eucariótica vista como o resultado da evolução de simbioses primitivas. Em 1970, esta autora publica o livro “Origin of Eukaryotic Cells: Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant and Animal Cells on the Precambrian Earth”.<sup>12</sup> Usando dados de biologia celular e molecular, consolida a hipótese da teoria endossimbiótica sequencial para a explicação da origem das células eucarióticas. Dos seus numerosos trabalhos, salientamos uma frase que resume de forma excelente a perspectiva simbiogénica da evolução celular, e que foi incluída numa comunicação intitulada “Endosymbioses and the Evolution of Organelles”, apresentada na Escola de Verão e Workshop da Fundação Europeia da Ciência “Simbioses com Cianobactérias” em Ballyvaughan, Irlanda, no ano 2000. Assim, a autora refere que “*A célula eucariótica é uma comunidade microbiana que co-evoluiu e, neste sentido, mais comparável a uma unidade ecológica...*”.

Esta linha de pensamento enquadra-se na perspectiva já anteriormente desenvolvida por vários outros autores como Shosaburo Watasé, René Dubos e Alexander Kessler. O primeiro autor, de nacionalidade japonesa, publicou em 1894, na sequência duma palestra efectuada no Clube de Biologia da Universidade de Chicago, o artigo “On the Nature of Cell-Organization”<sup>13</sup>, onde defende a ideia da célula eucariótica como uma comunidade simbiótica. Nesse trabalho, S. Watasé interroga-se sobre a natureza da célula eucariótica, referindo em determinado passo: “*Não é possível considerar a célula como uma comunidade simbiótica, na qual o citoplasma representa um grupo de organismos extremamente pequenos, cada um com a capacidade de crescimento, assimilação e divisão; e o núcleo, ou mais especificamente, os cromossomas, uma colónia de entidades igualmente diferentes, cada uma com as mesmas capacidades das anteriores - o conjunto formando uma organização comparável à do líquen, o qual é constituído por dois organismos*



*completamente diferentes?*”. Assim, este autor antecipou o conceito de célula eucariótica como um microecossistema, ideia posteriormente desenvolvida por Lynn Margulis.

Em relação a Dubos e Kessler, estes investigadores apresentaram na 1ª Conferência Internacional sobre Simbiose, realizada em Londres em Abril de 1963, o conceito de célula numa perspectiva não ortodoxa, segundo as suas próprias palavras, considerando-a uma forma de simbiose. Neste âmbito, a célula eucariótica deveria ser interpretada, não como uma unidade genética, mas sobretudo como um conjunto de vários organitos geneticamente independentes, os quais se tornaram completamente integrados.<sup>14</sup>

Refira-se, por fim, e reforçando a realidade simbiótica da célula que, em 1996, uma equipa de investigadores australianos liderada por Geoffrey McFadden, publicou na revista *Nature* um artigo intitulado “Plastid in human parasites”.<sup>15</sup> Usando técnicas de hibridação *in situ*, estes investigadores demonstraram a presença da componente genética característica dos plastos de plantas no apicoplasto (plasto vestigial) de *Plasmodium* e de *Toxoplasma* (protozoários parasitas causadores da malária e da toxoplasmose). A identificação deste organito celular como um cloroplasto vestigial nestes protozoários foi uma importante contribuição para a compreensão do fenómeno simbiótico e, de igual modo, em virtude deste organito ser essencial para a fisiologia do parasita, um bom alvo para o uso de novos medicamentos com a finalidade de combater doenças altamente mortais como a malária.

### **3. SIMBIOSE: CURIOSIDADE BIOLÓGICA?**

O facto do fenómeno simbiótico ter sido frequentemente considerado como uma curiosidade biológica e não como um conceito científico sólido, nomeadamente no âmbito da evolução, acarretou consequências negativas para a ciência em geral e para o ensino em particular. No entanto, a simbiose é um fenómeno generalizado, de grande importância biológica, que exerce um papel fundamental na organização e evolução da vida, mas que não tem tido correspondência adequada na investigação científica e em particular no domínio evolutivo. O mesmo se aplica aos *curricula* dos ensinos universitário e secundário. Esta situação implica mudanças conceptuais na

visão tradicional que tem sido transmitida sobre a estrutura e função dos organismos, com profundas consequências nos domínios biológico, médico e social e que dificilmente tem vindo a ser modificada. Sendo a simbiose um fenómeno tão vulgar e denominador comum na organização do mundo biológico, pensamos que o seu papel como factor evolutivo tem sido subalternizado e mesmo ignorado, apesar das numerosas evidências científicas. Um bom exemplo desta realidade pode ser encontrado em organismos que vivem nas comunidades biológicas associadas às fontes hidrotermais e cuja sobrevivência e evolução dependem das associações simbióticas que estabelecem com outros organismos, particularmente procariontes.

Para muitos investigadores, a simbiose continua a ser considerada como uma excepção à regra da estrutura e organização do mundo biológico e não a regra que existe na natureza. Aliás, a abordagem por parte dos autores evolucionistas tradicionais em relação ao fenómeno simbiótico é que o mesmo não passa dum aspecto residual do problema evolutivo. Ora, os dados mais recentes apontam exactamente no sentido contrário, revelando que a simbiose é factor de mudança evolutiva e que não pode ser enquadrada e compreendida de forma integral no âmbito da teoria neodarwinista.<sup>4,16</sup> Questões como: porque se encontra o fenómeno simbiótico tão difundido na natureza?; como e porquê se perpetua no tempo?; qual a sua importância para os organismos intervenientes na relação?; porque é que seres vivos apresentam modificações estruturais, fisiológicas e/ou comportamentais tão bem adaptadas a esta relação?; qual o papel da simbiose no processo evolutivo?, devem ter uma resposta científica clara e não serem remetidas para explicações dúbias porque não se enquadram no estabelecido. Pensamos que a recente criação da simbiótica, vai permitir enquadrar novas abordagens interdisciplinares e abrir novas perspectivas a estes estudos.

Neste sentido, a simbiogénese deve ser entendida como um mecanismo evolutivo e a simbiose o veículo através do qual esse mecanismo ocorre e, por este facto, representa um ponto de vista oposto ao defendido pelo neodarwinismo ou teoria sintética da evolução.<sup>16</sup> Assim, segundo esta teoria, existem três conceitos fundamentais que a caracterizam: selecção natural, variabilidade e hereditariedade. A evolução é, assim, entendida como um processo gradual, que consiste essencialmente na acção da selecção natural sobre variações fenotípicas mínimas, que são produto das

trocas genéticas e cromossômicas. Apesar de muitos autores aceitarem estes princípios sem se questionarem, existem outros que se interrogam sobre a dimensão e realidade destes pressupostos. Podemos, assim, colocar uma questão que consideramos basilar para entendermos o processo evolutivo: é a evolução da vida um processo simbiótico saltacional ou um processo gradual dirigido pela selecção natural conduzindo os organismos à adaptação? Este dilema pode ser encontrado em duas posições claramente expressas por Theodosius Dobzhansky e Jan Sapp. Em 1973, Theodosius Dobzhansky escreveu o seu famoso artigo intitulado “Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution”<sup>17</sup> em que transmite a visão neodarwinista da evolução. Trinta anos depois deste artigo, Jan Sapp (2003) apresentou no 4º Congresso da Sociedade Internacional de Simbiose (ISS), decorrido em Halifax, Canadá, um novo conceito paradigmático: “*Nothing in evolution makes sense except in the light of symbiosis*” (*Nada em evolução faz sentido, excepto à luz da simbiose*), consubstanciando de forma brilhante as novas ideias sobre e como ocorre o processo evolutivo envolvendo princípios simbiogénicos, abrindo a porta a novas valências nos processos explicativos da evolução.

Ao desenvolvermos um conjunto de princípios e dados que podem ser integrados numa teoria simbiogénica da evolução, estes devem incluir princípios darwinistas, mas não nos devemos restringir apenas a eles para promover a explicação do desenvolvimento, organização e evolução do mundo biológico num sentido simbiogénico. Com isto não queremos significar que esta abordagem tenha apenas a vertente cooperativa como principal *leitmotif* na explicação do fenómeno biológico. Como referimos anteriormente, considerar a simbiogénese como mecanismo evolutivo implica que a evolução deve ser entendida num contexto mais abrangente, em que a simbiose desempenha papel essencial na organização e estruturação do mundo biológico. Neste sentido, o conceito de simbiose, que consideramos válido para entendermos os fenómenos biológico e evolutivo, é aquele que foi desenvolvido e apresentado por Anton de Bary. Nele não existe uma compartimentação estrita das relações interespecíficas, mas antes deve ser visto como um processo contínuo e dinâmico de diferentes relações que vão desde o mutualismo ao parasitismo, passando pelo comensalismo. Neste processo deve desempenhar papel importante a aquisição de novos genes através de transferência horizontal, bem como a formação de novas

estruturas morfológicas e o desenvolvimento de novas capacidades metabólicas adquiridas por um organismo a partir dos organismos a ele associados, e não considerar, como habitualmente sucede, a existência de benefício mútuo como a *mais-valia ou denominador comum* do processo simbiótico. Como foi adequadamente referido por Dubos e Kessler, em 1963, no já citado artigo<sup>14</sup>, os efeitos nutricionais da simbiose não são as suas manifestações mais interessantes. Mais notável é o facto de que muitos sistemas simbióticos produzem substâncias e estruturas que nenhum dos dois componentes produzem quando crescendo isoladamente. Julgamos, assim, que na interpretação dos processos simbióticos devem ser rejeitadas as tentativas de entendimento redutor e simplista que explicam este fenómeno, remetendo-o para uma dualidade marcadamente virada para uma perspectiva antropomórfica de “benefício e prejuízo” ou de “cooperação e competição”. Devemos, pelo contrário, tratar este processo no seu todo, como a resultante final da interacção dos elementos constituintes do fenómeno simbiótico, isto é, como uma nova entidade ou organismo. Neste âmbito, podemos igualmente considerar esta resultante como uma nova entidade taxonómica ou mesmo um novo nível de organização biológica. Assim, a Biologia deve ter em consideração esta realidade, integrando a simbiose, não apenas como um factor de mudança evolutiva, mas de igual modo como um elemento classificativo na organização do mundo vivo.<sup>18</sup>

A simbiose é um meio pelo qual a aquisição de novos genomas e novas valências metabólicas e organismais ocorrem, permitindo a construção evolutiva dos organismos biológicos. Como referiu Joshua Lederberg, em 1952, a endossimbiose é um processo comparável à hibridação, sendo uma via para a introdução de genomas filogeneticamente distintos em associações íntimas de organismos.<sup>4</sup> O rápido aparecimento destas novas características ou valências evolutivas adquiridas a partir dos organismos associados contraria, do nosso ponto de vista, a perspectiva gradualista da teoria neodarwinista. Neste sentido, as modificações evolutivas podem igualmente ser explicadas por uma integração sinérgica entre organismos, a qual constitui a principal regra no mundo natural e não a sua excepção.

Um bom exemplo desta realidade pode ser encontrado na associação simbiótica *Azolla-Anabaena*. *Azolla* é um pteridófito aquático heterospórico que apresenta folhas bilobadas e imbricadas ao longo do rizoma, tendo cada uma destas folhas um lobo

dorsal flutuante e um lobo ventral submerso. No lobo dorsal clorofilino existe uma cavidade ovóide onde vive em permanência uma comunidade procariótica constituída por cianobactérias filamentosas fixadoras de azoto atmosférico, normalmente referidas como *Anabaena azollae*, e vários géneros de bactérias. Esta cavidade foliar comporta-se como a unidade de interface dinâmica e fisiológica deste sistema simbiótico, onde as principais vias metabólicas e energéticas ocorrem. Neste sentido, pode ser considerada como um microcosmos natural, uma espécie de microsistema com auto-organização e com uma estrutura ecológica bem definida. Esta associação simbiótica constitui um exemplo de sucesso dum sistema que co-evoluiu, com os simbioses sempre presentes no ciclo de vida do pteridófito, sugerindo uma evolução filogenética paralela da relação entre os parceiros, podendo igualmente ser considerada como um exemplo típico duma simbiose hereditária. Nesta associação simbiótica, comunidades ecológicas complexas de microorganismos cooperam de forma permanente, juntamente com o pteridófito, na manutenção do todo. Novas capacidades metabólicas e orgânicas são adquiridas e desenvolvidas pelos parceiros, que estabelecem um novo nível de organização que vai para além das capacidades individuais de qualquer um deles.<sup>18</sup>

Tendo-se iniciado mesmo antes da formação das células eucarióticas, aquando do aparecimento e desenvolvimento das primeiras manifestações de vida na Terra e provavelmente numa fase da evolução pré-biótica<sup>18</sup>, a simbiogénese representa, na nossa opinião, o principal mecanismo evolutivo no estabelecimento da biodiversidade sobre a qual a selecção natural actua, bem como no estabelecimento e manutenção das comunidades biológicas. A origem e o desenvolvimento dos processos aeróbios e autotróficos em organismos eucariontes, por exemplo, resultam de processos simbióticos ancestrais, em que alfa-proteobactérias\* originaram mitocôndrias e, ulteriormente, cianobactérias colonizaram e foram integradas em células primitivas aeróbias evoluindo para cloroplastos. A dinâmica dos processos biológicos caracteriza-se essencialmente, não pelo isolamento de características a partir de outras formas de vida, mas antes pela capacidade em integrar essas valências no próprio

---

\* As alfa-proteobactérias são organismos procariontes foto-heterotróficos ou foto-autotróficos (contêm bacterioclorofila), que incluem géneros que metabolizam compostos em C<sub>1</sub> (e.g. *Methylobacterium*), simbioses fixadores do azoto atmosférico em plantas (e.g. *Rhizobium*) e animais, e um grupo de agentes patogénicos do grupo das Rickettsiaceae (é o caso do agente causador do tifo). Além disso, e segundo a teoria endossimbiótica sequencial, os precursores das mitocôndrias das células eucarióticas terão tido origem neste grupo bacteriano.

organismo em evolução. Pensamos, aliás, que uma das características dos sistemas biológicos é a de formarem associações e/ou estabelecerem relações de comunicação com outros organismos, o que implica considerar esta manifestação como uma das principais características da vida.

#### 4. O PÓS-NEODARWINISMO

A partir da segunda metade do século XX, os investigadores dos processos simbióticos continuaram a fornecer provas claras da importante contribuição deste fenómeno na evolução das espécies. A constatação do balanço dinâmico das associações simbióticas é um aspecto relevante para a compreensão da simbiose. As investigações lideradas pelos investigadores britânicos Ângela Douglas e David Smith, utilizando hidras portadoras de microalgas que vivem em endossimbiose com estes cnidários, demonstraram que existem associações que podem ser simultaneamente parasíticas e mutualísticas em diferentes condições ambientais.<sup>16</sup> Estes estudos contribuíram para que, posteriormente, Ângela Douglas revelasse, de forma inequívoca, a importância da simbiose, ao afirmar, no livro “Symbiotic Interactions” de 1994, que o denominador comum da simbiose não é o benefício mútuo, mas as novas capacidades metabólicas adquiridas por um organismo a partir dos seus parceiros.<sup>19</sup> De igual modo, os trabalhos da bióloga norte-americana Mary Beth Saffo sobre a simbiose cíclica\* entre tunicados do género *Molgula*, protistas heterotróficos do género *Nephoromyces* que os infectam e bactérias Gram-negativas existentes no interior desses protistas, corroboram as ideias defendidas por Douglas e Smith, por revelarem também o carácter dinâmico das relações simbióticas em função das condições ambientais.<sup>20</sup>

A aceitação da *teoria endossimbiótica sequencial*, proposta por Lynn Margulis, implicava a ocorrência de transferência horizontal de genes de mitocôndrias e cloroplastos para o genoma nuclear, uma vez que estes organitos não conseguem codificar todas as suas próprias proteínas. Nas décadas de 70 e 80 do século XX, dois grupos de investigadores liderados por Carl Woese e por Ford Doolittle e Michael Gray realizaram estudos de análise sequencial de RNA ribossómico, comprovando a

---

\* Simbiose em que o(s) simbiote(s) integra(m) e acompanha(m) todo o ciclo de vida do hospedeiro.

origem simbiótica de mitocôndrias e cloroplastos, ao demonstrarem que o genoma nuclear e os genomas dos organitos em causa derivavam de linhagens genómicas filogeneticamente distintas antes da formação da célula eucariótica.<sup>10</sup> A origem simbiótica de mitocôndrias e cloroplastos, assim como o seu comportamento semelhante a endossimbiontes semi-autónomos, multiplicando-se e sendo transmitidos por um processo não mendeliano, abriu portas a novas linhas investigativas, nomeadamente no que se refere a “*herança de bactérias adquiridas*” e “*especiação*”.

Uma série de trabalhos notáveis foi realizada por Kwang Jeon e colaboradores, desde o final da década de 60 do século XX, utilizando o protozoário *Amoeba proteus*.<sup>10</sup> Quando alguns destes protozoários foram acidentalmente infectados por bactérias (que o autor designou x-bactérias) a maior parte acabou por perecer. No entanto, algumas das amibas infectadas sobreviveram, e anos depois Jeon descobriu a existência de amibas que tinham desenvolvido uma dependência recíproca, que denominou de xD-amibas. Os endossimbiontes bacterianos localizavam-se em vesículas, que designou de simbiossomas, e não eram digeridos pelos protozoários. Inicialmente tornaram-se resistentes aos enzimas lisossomais e, posteriormente, impediram a fusão dos lisossomas com os simbiossomas. A dependência do endossimbionte foi demonstrada através de transplantes nucleares e da remoção selectiva do simbiote. Assim, quando núcleos de xD-amibas foram transplantados para o citoplasma de amibas livres de endossimbiontes, estas perderam viabilidade, não acontecendo o mesmo com o transplante recíproco. Contudo, a viabilidade foi readquirida quando sujeitas a micro-injecção de bactérias. A separação dos parceiros simbióticos também se mostrou drástica para ambos, situação que foi ultrapassada quando se procedeu à reintrodução do endossimbionte no hospedeiro. A formação de simbiossomas constituiu a principal alteração estrutural provocada pela simbiose, que também contribuiu para a síntese de três novas proteínas: uma, sintetizada pela bactéria, e transportada para o citoplasma do hospedeiro através de vesículas membranares; outra, sintetizada pela xD-amiba, exercendo um efeito letal quando injectada em amibas não simbióticas; e por fim, uma glicoproteína que está presente na membrana dos simbiossomas e que desempenha um papel fundamental na prevenção da fusão lisossomal com estes.

O facto da simbiose ter provocado total interdependência dos parceiros, aliada a alterações estruturais e fisiológicas, contribuiu para que Jeon propusesse que as xD-amibas constituíam uma nova espécie do género *Amoeba*. A integração de simbiontes e consequentes alterações constitui, assim, um mecanismo de especiação de máxima importância, para além de dar origem a novos genomas que estão na base de alterações bem mais significativas do que as que resultam de mutações, hibridação ou alteração de ploidia.

A transferência horizontal de genes, como deslocação de genes entre organismos distantemente relacionados, é um processo que permite a aquisição de novos genes e funções, e só pode ser consubstanciado pela simbiogénese. Embora facilmente aceite entre bactérias, foi considerado um acontecimento raro entre bactérias e organismos multicelulares, padrão que tem sofrido alterações.

*Wolbachia pipientis* é uma bactéria endossimbionte de herança materna, pois infecta as células sexuais femininas em desenvolvimento, e que está presente na maioria dos artrópodes, incluindo pelo menos 20% dos insectos, assim como em nemátodes. Encontra-se no zigoto, local privilegiado para a integração dos seus genes na geração seguinte. Já eram conhecidos casos de transferência de genes entre *Wolbachia* e o gorgulho do feijão *Callosobruchus chinensis* e entre a bactéria e o nemátode *Onchocerca* spp., mas recentemente uma equipa de investigadores descobriu o genoma de *Wolbachia*, praticamente completo, integrado no genoma da mosca da fruta *Drosophila ananassae*.<sup>21</sup> Esta mesma equipa também descobriu inserções de fragmentos mais reduzidos do genoma de *Wolbachia* em outras quatro espécies de insectos e quatro espécies de nemátodes, comprovando assim que a transferência horizontal de genes ocorre em hospedeiros eucariontes a partir dos seus simbiontes procariontes, providenciando um mecanismo de inovação génica que parece ser muito mais comum do que se pensava.

Um outro aspecto de máxima importância que o estudo anterior revela, diz respeito aos projectos de sequenciação de genomas. Na verdade, estes projectos não podem descartar a presença de genes bacterianos nos genomas dos eucariontes, pois se o fizerem acabam por revelar resultados erróneos. Foi o que sucedeu quando foi publicitada a descoberta da sequência genómica de *D. ananassae*, pois não incluía os genes de *Wolbachia*, uma vez que tinham sido completamente ignorados.



Uma outra via de investigação que potencia o papel da simbiose nas alterações evolutivas é a aquisição de um simbiote maior, como o caso de cloroplastos ou microalgas em animais. Muitos organismos animais têm capacidade de adquirir cloroplastos ou microalgas, mantendo-os no citoplasma das células das glândulas digestivas. É o caso do gastrópode marinho *Elysia chlorotica*, que é dependente de cloroplastos que adquire por intermédio da alga *Vaucheria litorea*, que lhe serve de alimento. Embora os ovos e larvas deste gastrópode não possuam cloroplastos, quando os juvenis iniciam a alimentação, retiram estes organitos celulares da alga, que continuam a realizar a fotossíntese no interior das células do animal. Os cloroplastos dependem de proteínas codificadas normalmente pelo genoma nuclear da alga, mas a sua manutenção nas células do gastrópode resulta duma prévia transferência horizontal de genes da alga para o hospedeiro, por intermédio de vírus que o gastrópode incorporou no seu genoma. Estes dados foram recentemente divulgados pela bióloga norte-americana Mary Rumpho e colaboradores, ao identificarem dois genes da alga no DNA do gastrópode (*in Pennisi*<sup>22</sup>).

Os vírus, tal como as bactérias, também desempenham um papel fundamental como fonte de alterações evolutivas, mas não só a nível da aquisição de um simbiote, como é o caso de cloroplastos em animais. Devem ser analisados, segundo uma perspectiva evolutiva, como seres vivos, pois estabelecem relações simbiogénicas com os seus hospedeiros.<sup>23</sup> Além de penetrarem no genoma das células somáticas, por vezes também infectam as células sexuais, possibilitando a transmissão do genoma viral na linha germinativa, o que constitui um potencial evolutivo considerável.

A descoberta de que 8% do genoma humano consiste em retrovírus endógenos humanos (HERVs)<sup>\*</sup>, e se for extensível aos seus fragmentos, o legado retroviral abrange praticamente metade do nosso DNA, os quais foram integrados por transferência horizontal de genes de vírus para mamíferos<sup>24</sup>, demonstra como os vírus são parceiros simbióticos que estão relacionados com a evolução humana e a sua fisiologia. Neste âmbito, análises filogenéticas e de sequências de DNA permitiram concluir que os HERVs induziram enorme quantidade de deleções, duplicações e remodelações cromossómicas na evolução do genoma humano<sup>25</sup>, tendo desempenhado um papel preponderante na evolução e divergência dos homínidos.<sup>26</sup>

---

\* Da língua inglesa - Human Endogenous Retroviruses.

O trabalho de investigação desenvolvido pelo virologista norte-americano Luis Villarreal e colaboradores sobre interações evolutivas entre vírus e hospedeiros forneceram importantes informações sobre a acção de genes retrovirais na implantação da placenta.<sup>27</sup> De igual modo, foi identificado um retrovírus endógeno que exerce uma acção hormonal, iniciando a produção da hormona gonadotrófica humana, e foram descobertas proteínas que desempenham funções importantes na fisiologia da placenta humana que são codificadas por genes de retrovírus.<sup>28</sup> Estes dados demonstram como os vírus foram importantes no processo de origem dos placentários, tendo iniciado a sua acção evolutiva ao nível do genoma humano, como parasitas simbióticos.

Todos estes factos são explicados pela simbiogénese, que também ajuda a compreender muitas das características dos HERVs, incluindo a perda, ao longo do tempo, do seu poder infeccioso. Os HERVs do nosso genoma perderam a capacidade de vida independente e se os removêssemos, comprometeríamos a nossa própria existência. Para Villarreal, os vírus são extraordinariamente criativos na produção de novos genes, que fornecem aos hospedeiros por intermédio de uniões simbióticas, e por isso representam, a maior força criativa da evolução dos seus hospedeiros.<sup>27</sup>

A transferência horizontal de genes é um facto que, por si só, põe em causa o conceito tradicional de gene, uma vez que é um mecanismo hereditário não mendeliano, impedindo a delimitação de fronteiras entre espécies. Se olharmos para o Homem como sendo uma associação ou composição de várias espécies, isto implica uma alteração dos princípios e da lógica do Projecto do Genoma Humano, uma vez que o organismo humano seria uma entidade de natureza poligenómica. Assim, não é só pertinente o conhecimento do genoma nuclear, mas também é necessário um banco de dados dos genomas dos vários simbioses e dos organitos celulares portadores de moléculas de DNA, substrato para um campo investigativo ainda por explorar, nomeadamente no que se refere ao modo como os vários genomas interactuam.<sup>16</sup> Os genomas não podem, portanto, ser considerados entidades estáticas, mas sim dotadas de um dinamismo, recorrente de um processo evolutivo constante, no qual os fenómenos simbióticos fazem parte integrante.

A simbiose hereditária, cumulativamente com a transferência horizontal de genes, oferece uma visão da evolução completamente diferente da oferecida pela teoria

sintética da evolução, como se pode observar na tabela I. Segundo Darwin a evolução por selecção natural resulta da interacção entre os seres vivos e o ambiente, o que implica que seja o fenótipo e não o genótipo a unidade de selecção. Também segundo a teoria clássica do evolucionismo, a evolução ocorre passivamente: a eliminação do “não apto” é directa, enquanto que a preservação do “mais apto” ocorre indirectamente. Assim, a selecção natural apenas facilita a preservação de características existentes ou potencialmente existentes, não contribuindo de forma directa para inovações evolutivas, o que está bem patente nas palavras de Schwartz (*in* Gonthier<sup>23</sup>) “... a selecção não produziu nada de novo, mas apenas mais de um determinado tipo de indivíduos. ... evolução significa produzir mais coisas novas e não, mais do que já existe”.

Embora Darwin não soubesse explicar a origem da variabilidade intra-específica, este problema foi ultrapassado com a genética mendeliana e com a teoria mutacional, sendo a especiação um assunto para o qual Darwin não deu resposta adequada. A selecção natural explica a evolução como um processo de divisão e ramificação do mais “simples” para o mais “complexo”, e do “único” para o “muitos”, uma vez que as mutações são a principal fonte de novidade evolutiva, por consistirem em desvios da forma original. Neste sentido, a especiação só pode resultar da acumulação de pequenas mutações, isto é, a microevolução actua como modelo/base da macroevolução. Considera-se que ocorre especiação quando um conjunto de indivíduos, devido ao isolamento e à ocorrência de mutações génicas sofre desvios da espécie original, de tal modo que a reprodução sexuada se torna impossível entre eles. Deste modo, a micro e macroevolução apenas admitem evolução por ramificação e não por fusão, ou seja, por união de diferentes linhagens genealógicas.

Apesar desta versão ser habitualmente aceite, a teoria sintética da evolução debate-se actualmente com três problemas básicos<sup>23</sup>:

1- A transmissão vertical das características hereditárias assume que a evolução é linear, e portanto os organismos mais antigos são considerados os mais simples. Esta perspectiva está sendo abandonada face ao conhecimento da elevada complexidade bioquímica dos microorganismos.

2- Considera que a vida evoluiu a partir de um ancestral comum, mas no entanto são cada vez mais as provas da origem múltipla da vida.

3- Não admite o cruzamento horizontal de linhagens, considerando-o excepcional, mas estas fusões ocorrem frequentemente através de hibridação e simbiogénese, sendo estes processos fonte de novas alterações e inovações evolutivas.

Em contrapartida, a simbiogénese como mecanismo evolutivo tem por base as interacções. Não é importante especificar o tipo de interacção (mutualismo, parasitismo, comensalismo), quais as entidades que interagem (indivíduos, linhagens, características, etc.), nem tão pouco o número de entidades que interactuam. Admite fusões horizontais, que originam alterações permanentes e irreversíveis, e que constituem alterações evolutivas, as quais se desenvolvem verticalmente, por selecção natural. O mais importante é que a entidade emergente é precedida de fusão horizontal de duas ou mais entidades distintas e apresenta, por sua vez, capacidades diferentes dos seus componentes quando individualizados, formando o simbioma.<sup>23</sup> Este deve constituir a unidade de selecção por excelência, ponto de vista também defendido por Jan Sapp.

## 5. CONCLUSÃO

Vivemos num mundo simbiótico e uma das principais características dos sistemas biológicos é estabelecer associações e conexões com outros organismos. Esta manifestação é, como já referimos, uma das principais características da vida e da sua diversidade. Manifestamente, a vida estabeleceu-se e desenvolveu-se para não permanecer e existir isolada. O neodarwinismo, ao ignorar o papel dos microorganismos na evolução, criou a ideia errada de que a evolução biológica teria ocorrido sem a participação destes.<sup>29</sup> Remeteu o seu âmbito de acção para as plantas e os animais, deixando de fora 80% do tempo evolutivo do nosso planeta.

Todos os organismos eucariontes são constituídos por complexos conjuntos de microcosmos naturais, em que a presença de simbiontes é uma realidade essencial para a compreensão da sua natureza e funcionamento, e cujo papel foi pouco valorizado pela Biologia do século XX. O século XXI não vai ser apenas o século da Biologia e da Biotecnologia, mas duma outra forma de olhar, ensinar e praticar estas ciências, prevalecendo a visão holística das mesmas e libertando-nos das barreiras do reducionismo mecanicista dos dois séculos anteriores. Assim, a abordagem

simbiogénica das ciências da vida será por excelência um ponto de viragem na forma como o Homem lida com a Natureza e com os organismos que a povoam, e que constituem um todo interligado e uma rede global.

Pensamos que os mecanismos gerais que regulam o processo evolutivo devem ser universais, ultrapassando provavelmente a dimensão terrestre e ocorrendo em outros pontos do universo, podendo os organismos resultantes deste processo adquirir características próprias inerentes aos ecossistemas em que se estabelecem e desenvolvem.<sup>30</sup> Isto pode significar que a teoria desenvolvida por Darwin e outros evolucionistas, não é provavelmente mais do que um aspecto restrito duma lei universal mais abrangente, aplicada ao desenvolvimento e evolução da vida e materializada nos diversos locais em que esta se origina e expande.

Por fim, e embora a evolução seja habitualmente ensinada como o resultado de mutações e recombinações genéticas associadas com a selecção natural, quase todas as formas de vida apresentam associações simbióticas com microorganismos, sendo por isso natural que a simbiogénese desempenhe um papel muito importante na evolução biológica, o que tem sido negligenciado pela abordagem neodarwinista da evolução. Neste âmbito, a escola tem, por isso, a obrigação de integrar no seu currículo esta nova valência no âmbito da biodiversidade e da evolução biológica, a fim de se manter actualizada e em sintonia com os dados mais recentes da Biologia, permitindo aos professores preencherem o vazio que existe entre o que a investigação científica indica e o que presentemente é ensinado na sala de aula.

Esperamos, assim, que este trabalho possa motivar as comunidades científica e educativa para este novo desafio da ciência, tentando preencher o actual fosso existente na área, dando-lhe consistência histórica e científica face ao nosso conhecimento no princípio do século XXI.

**Tabela I.** Comparação entre a teoria sintética da evolução e o pós-neodarwinismo simbiogénico

<b>Teoria Sintética da Evolução</b>	<b>Pós-Neodarwinismo Simbiogénico</b>
Mutações e recombinações génicas como fontes de alterações evolutivas	A transferência horizontal de genes entre espécies e entre grupos taxonómicos superiores ocorre regularmente
Transferência vertical de genes ao longo da linha filogenética	Inclui igualmente transferência horizontal de genes, permitindo ligações entre os diversos ramos filogenéticos
Especiação ocorre normalmente por isolamento geográfico	O isolamento geográfico não é necessário para que ocorra especiação
Transmissão comum: a evolução é hierárquica e em forma de árvore ramificada	A evolução do desenvolvimento da vida não é semelhante a uma árvore, mas de natureza reticulada
A simbiose é pouco importante em termos evolutivos, sendo uma raridade ou uma curiosidade na natureza	A simbiose é um fenómeno generalizado no mundo natural, contribuindo para a mudança evolutiva e o aparecimento da diversidade de vida na Terra
Os erros na cópia do DNA, aparecimento de mutações e transmissão à descendência, explicam a evolução das populações	As mutações e deriva genética são insuficientes para explicar o processo evolutivo populacional
Gradualismo evolutivo: a evolução não ocorre de forma saltacional	A evolução não ocorre obrigatoriamente de forma gradual e pode ocorrer rapidamente por transferência horizontal de genes. As modificações daí resultantes podem ser mais dramáticas e estáveis se comparadas com as resultantes de uma simples alteração génica por processos mutagénicos
Seleccção natural actua em organismos com mutações	Seleccção natural actua em organismos com diferentes adaptações simbióticas
Os mecanismos para a macroevolução são os mesmos que os da microevolução	Os mecanismos de macroevolução são diferentes dos mecanismos de microevolução
Gene, gâmetas, fenótipo, população, como principais unidades de seleccção	O simbioma como unidade de seleccção

(adaptado de Sapp, 2003)<sup>4</sup>

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. E. Mayr, *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*, Harvard University Press, Cambridge, 1982.
2. C. Darwin, *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*, John Murray, London, 1859.
3. J.-B. M. Lamarck, *Philosophie Zoologique, ou Exposition des Considérations Relatives à l'Histoire Naturelle des Animaux*, Paris, 1809.
4. J. Sapp, *Genesis: the Evolution of Biology*, Oxford University Press, New York, 2003.

5. A. de Bary, "Ueber Symbiose", *Deutscher Naturforscher u. Aerzte*, 121-126, Kassel (1878).
6. C. Merezhkowsky, "The Theory of Two Plasms as Foundation of Symbiogenesis. A New Doctrine on the Origins of Organisms", *Proceedings Studies of the Imperial Kazan University* 12, 1-102 (1909).
7. C. Merezhkowsky, "Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche", *Biol. Centralbl.*, 25, 593-604 e 689-691 (1905).
8. C. Merezhkowsky, "La Plante Considerée comme un Complexe Symbiotique", *Bulletin de la Societé des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* 6, 17-98 (1920).
9. A. Schneider, "The Morphology of Root Tubercles of Leguminosae", *American Naturalist*, 27(321), 782-792 (1897).
10. J. Sapp, *Evolution by Association: A History of Symbiosis*. Oxford University Press, New York, 1994.
11. L. Sagan, "On the Origin of Mitosing Cells", *J. Theor. Biol.* 14, 225-274 (1967).
12. L. Margulis, *Origin of Eukaryotic Cells: Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant and Animal Cells on the Precambrian Earth*, Yale University Press, London, 1970.
13. S. Watasé, "On the Nature of Cell-Organization", *Biological Lectures of Marine Biological Laboratory of Woods Hall*, 83-103, 1893.
14. R. Dubos and A. Kessler, "Integrative and Disintegrative Factors in Symbiotic Associations", In Nutman, P.S. & Mosse, B. (Eds.), *Proceedings of the Thirteenth Symposium of the Society for General Microbiology*, pp. 1-11, London, 1963.
15. G. I. McFadden, M. E. Reith, J. Munholland and N. Lang-Unnasch, "Plastid in human parasites", *Nature* 381, 482 (1996).
16. O. Rita, *Contribuição para o Ensino da Simbiótica na Escola*, Dissertação de Mestrado, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 2007.
17. T. Dobzhansky, "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution", *The American Biology Teacher* 35, 125-129 (1973).
18. F. Carrapiço, L. Pereira and T. Rodrigues, "Contribution to a Symbiogenic Approach in Astrobiology", *Proc. of SPIE* 6694, 669406/1-669406/10 (2007).
19. A. Douglas, *Symbiotic Interactions*, Oxford University Press, 1994.
20. M. Saffo, "Symbiosis and the Evolution of Mutualism: Lessons from the *Nephromyces*-Bacterial Ednosymbiosis in Molgulid Tunicates". In Lynn Margulis & René Fester (Ed.), *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation*, Cambridge, MIT Press, 1991.
21. J. C. D. Hotopp, M. E. Clark, D. C. S. G. Oliveira, J. M. Foster, P. Fischer, M. C. Torres, J. D. Giebel, N. Kumar, N. Ishmael, S. Wang, J. Ingram, R. V. Nene, J. Shepard, J. Tomkins, S. Richards, D. J. Spiro, E. Ghedin, B. E. Slatko, H. Tettelin and J. H. Werren, "Widespread Lateral Gene Transfer from Intracellular Bacteria to Multicellular Eukaryotes", *Science* 317, 1753-1756 (2007).
22. E. Pennisi, "Plant Wannabes", *Science*, 313, 1229 (2006).
23. N. Gontier, "Universal Symbiogenesis: An Alternative to Universal Selectionist Accounts of Evolution", *Symbiosis* 44, 167-181 (2007).
24. F. Ryan, "Human Endogenous Retroviruses in Health and Disease: A Symbiotic Perspective", *Journal of the Royal Society of Medicine* 97, 560-565 (2004).

25. J. F. Hughes and J. M. Coffin, “Evidence for Genomic Rearrangements Mediated by Human Endogenous Retroviruses during Primate Evolution”, *Nature Genetics* 29, 487-489 (2001).
26. E. Sverdlov, “Retroviruses and Human Evolution”, *BioEssays* 22, 487-489 (2000).
27. L. Villarreal, “Can Viruses Make Us Human?”, *Proceedings of the American Philosophical Society* 148 (3), 296-323 (2004).
28. F. Mallet, O. Bouton and S. Prudhomme, “The Endogenous Retroviral Locus ERVWE1 is a Bona Fide Gene Involved in Hominoid Placental Physiology”, *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 101, 1731-1736 (2004).
29. J. Sapp, “The Structure of Microbial Evolutionary Theory”, *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* 38, 780–795 (2007).
30. F. Carrapiço, “The Symbiotic Phenomenon in the Evolutive Context”. In O. Pombo, S. Rahman, J.M. Torres and J. Symon (Eds.), *Unity of Science: Essays in Honour of Otto Neurath*, Springer (in press).

Francisco Carrapiço | Nasceu em Lagos em 1951. Licenciou-se em Biologia na Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (FCUL) em 1976 e obteve o doutoramento em Biologia Celular na mesma Universidade, em 1985. Fez um pós-doutoramento na Arizona State University (USA) e exerce funções de Professor Auxiliar com nomeação definitiva na FCUL, sendo investigador do Centro de Biologia Ambiental desta Instituição. A sua principal área de investigação é simbiótica, com particular destaque para o sistema simbiótico *Azolla-Anabaena*-bactérias, no âmbito do qual tem publicado numerosos artigos científicos em revistas da especialidade e orientado diversas teses de mestrado e doutoramento. No âmbito dos estudos sobre este sistema simbiótico, tem coordenado e desenvolvido trabalho em projectos de investigação em Portugal, Europa, África e América Latina. Presentemente faz parte da equipa do Azolla Darwin Project coordenado pela Universidade de Utrecht, Holanda. Tem igualmente desenvolvido trabalho científico e publicado diversos artigos no âmbito da perspectiva pós-neodarwinista da evolução, com particular destaque para os aspectos da origem da vida e abordagem simbiogénica do processo evolutivo. Exerce actualmente funções de Secretário da International Symbiosis Society (ISS).

Olga Rita | Nasceu em Alcanhões - Santarém em 1959. Licenciou-se em Geologia na Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa (FCUL) em 1983 e obteve o mestrado em Ciências da Terra e da Vida para o Ensino na mesma Universidade, em 2007. É professora do quadro de nomeação definitiva na Escola Secundária de Sá da Bandeira, em Santarém.