



O QUE É SIMBIOGÉNESE? A VERTENTE MARGINALIZADA DA ABORDAGEM EVOLUTIVA

Francisco Carrapiço

PhD em Biologia Celular pela Universidade de Lisboa
Professor da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa
fcarrapico@fc.ul.pt

Resumo

A evolução biológica é tradicionalmente considerada como um processo gradual que consiste essencialmente na seleção natural, conduzida através de variações fenotípicas mínimas que são o resultado de mutações e recombinações genéticas para formar novas espécies. Este é um processo dinâmico que se desenvolve e responde não no sentido de perfeição e progresso, mas no sentido de adaptação a novas condições. No entanto, a evolução não é apenas o resultado de mutações e recombinações genéticas combinadas com a seleção natural. Envolve outros processos, nomeadamente associações simbióticas entre diferentes organismos, o que tem sido secundarizado ou mesmo menosprezado pela abordagem Neodarwinista. A simbiogénese, introduzida em 1909 pelo biólogo russo Constantin Mereschkowsky e definida como a origem de organismos pela combinação ou associação de dois ou mais seres que entram em simbiose, é um mecanismo evolutivo que permite uma ruptura conceptual coerente em relação a ideias evolucionistas do passado, mas simultaneamente constitui e constrói uma nova abordagem evolutiva da vida no nosso planeta. Neste âmbito, a simbiose é o veículo através do qual a aquisição de novos genomas e novas capacidades metabólicas e organismais ocorrem, tornando possível a construção evolutiva dos organismos.

Palavras-chave: Simbiogénese. Simbiose. Evolução. Pós-Neodarwinismo.

Abstract

Biological evolution is traditionally considered as a gradual process that consists essentially of natural selection, conducted through minimal phenotypic variations that are the result of genetic mutations and recombinations to form new species. It is likewise a dynamic process that develops and responds not in the sense of perfection and progress, but in the sense of adapting to new conditions. However, evolution is not just the result of mutations and genetic recombination combined with natural selection. It involves other processes, namely symbiotic associations between different organisms, which has been secondary or even underestimated by the neo-Darwinist approach. Symbiogenesis, introduced in 1909 by the Russian biologist Constantin Mereschkowsky and defined as the origin of organisms by the combination or association of two or more beings that enter into symbiosis, is an evolutionary mechanism that allows a coherent conceptual rupture in relation to evolutionary ideas of the past, but simultaneously consists and builds a new evolutionary approach to life on our planet. In this context, symbiosis is the vehicle through which the acquisition of new genomes and new metabolic and organismal capacities occurs, making possible the evolutionary construction of organisms.

Keywords: Symbiogenesis. Symbiosis. Evolution. Post-neo-Darwinism.

Introdução

Em 1859, Charles Darwin publica “A Origem das Espécies”, obra que lançou os princípios fundamentais da Biologia moderna, introduzindo a evolução biológica como conceito fundamental e organizador desta ciência, bem como o seu pilar estrutural (DARWIN, 1859). É hoje impensável abordarmos o fenómeno biológico sem o associarmos ao processo evolutivo. No entanto, sem negar muitos dos princípios Darwinistas, o mais inadequado que podemos fazer na abordagem deste processo é confundirmos ou restringirmos a evolução às perspectivas Darwinista ou Neodarwinista, mesmo com algumas das suas modificações (CARRAPIÇO & RITA, 2009; DAWKINS, 1975; ELDREDGE & GOULD, 1972; HUXLEY, 1942; MAYR, 2001). 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 falsa ideia de que o Darwinismo ou o Neodarwinismo, seriam os únicos sinónimos para evolução biológica. Outras abordagens evolucionistas têm sido defendidas e discutidas no cenário interpretativo da evolução e é essencial que as mesmas sejam aprofundadas e debatidas no domínio das Ciências Biológicas e da Filosofia da Biologia. É o caso da Teoria Simbiogénica da Evolução (CARRAPIÇO, 2006, 2012, 2015). 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 (CARRAPI-

ÇO & RITA, 2009). Se por um lado, a evolução é tradicionalmente considerada como o resultado de mutações e recombinações genéticas associadas à seleção natural, por outro lado quase todos os seres vivos apresentam associações simbióticas com microorganismos, o que tem sido negligenciado ou mesmo marginalizado pela abordagem Neodarwinista da evolução. Neste sentido, a simbiose e a simbiogénese deverão desempenhar um papel muito importante e mesmo fundamental em todo o processo biológico, o que implica a necessidade duma abordagem interpretativa mais abrangente e renovada do fenómeno evolutivo. Assim, ao desenvolvermos este tema, pretendemos dar ênfase a novas valências evolutivas, em particular no domínio simbiogénico, de forma a entendermos a evolução de forma integrada e mais próxima da realidade biológica e da sua dinâmica evolutiva.

1 Um Longo Caminho...

Desde a antiguidade que a ideia de cooperação esteve presente nos textos de vários filósofos e escritores clássicos como exemplo do equilíbrio da natureza. Heródoto (484-425 a.C.) e Aristóteles (384-322 a.C.), duas das referências gregas da antiguidade, usaram a história do crocodilo e da ave como um bom exemplo disso, tendo descrito que a ave retirava vermes da boca do crocodilo, salientando que o réptil nunca prejudicava a ave (BOUCHER, 1985). No entanto, as evidências científicas eram escassas e sem suporte científico válido, pelo que foi apenas no século XIX que as primeiras evidências científicas sólidas foram

apresentadas para apoiar as ideias de cooperação e das relações entre espécies distintas.

Em 1867, o botânico suíço Simon Schwendener (1829-1919) propôs na reunião anual da Sociedade Suíça de História Natural a hipótese dualista para explicar a natureza dos líquenes. Esta hipótese indicava que se tratava de uma associação de dois organismos distintos, um fungo e uma alga, comportando-se como “senhor e escravo” (HONEGGER, 2000). A ideia de que um organismo pudesse ser formado por dois ou mais organismos geneticamente distintos coexistindo e funcionando como uma unidade foi considerada tão invulgar e anómala na altura que foi amplamente rejeitada pela comunidade científica (CARRAPIÇO, 2015a). No entanto, a divulgação da natureza dualista dos líquenes levou diversos biólogos a considerar a importância do processo simbiótico na evolução biológica como um possível fator interpretativo na explicação deste fenómeno (SAPP, CARRAPIÇO & ZOLOTONOSOV, 2002).

Oito anos após a introdução da hipótese dualista, foi introduzido, em 1875, o conceito de mutualismo pelo zoólogo belga Pierre-Joseph Van Bénéden (1809-1894) no livro “Les Commensaux et les Parasites dans le Règne Animal” (Os Comensais e os Parasitas no Reino Animal) (BOUCHER, 1985; VAN BÉNÉDEN, 1875, p. 69). Três anos após a publicação desta obra, foi formulado em 1878 o conceito de simbiose pelo naturalista alemão Heinrich Anton de Bary (1831-1888), que se baseou em estudos sobre a natureza dos líquenes e o papel das algas e fungos nesta associação (DE BARY, 1878,1879). Este investigador usou também o exemplo do pteridófito aquático do género *Azolla* para desenvolver

esse conceito, referindo-se à presença permanente da cianobactéria *Anabaena azollae* na cavidade foliar e nas estruturas de reprodução sexuada (esporocarpos) dessa planta. Referiu igualmente que em nenhuma fase do ciclo de vida do pteridófito, este está livre da cianobactéria e que esta não é de forma alguma prejudicial para *Azolla* (CARRAPIÇO, 2010b). Este conceito foi apresentado numa comunicação intitulada “Ueber Symbiose” (Sobre Simbiose), no Congresso de Naturalistas e Médicos Alemães em Cassel (DE BARY, 1878), e foi definido como “a vida conjunta de organismos de espécies diferentes”, que é a melhor definição para este fenómeno, pois inclui parasitismo, comensalismo e mutualismo (CARRAPIÇO, 2015a).

No entanto, o núcleo principal das ideias simbiogénicas foi desenvolvido pelo biólogo russo Constantin Merezhkowsky (1855-1921) durante sua estada na Estação Biológica de San Pedro em Los Angeles, Califórnia (1897-1902) e na Universidade de Kazan, na Rússia (1902-1914). Entre a sua estada em Kazan e a sua morte por suicídio em Genebra em 1921, este autor publicou vários artigos sobre a origem dos cloroplastos e o papel da simbiose na evolução (SAPP, CARRAPIÇO & ZOLOTONOSOV, 2002). Em 1909 publicou “A Teoria dos Dois Plasmas como Fundação da Simbiogénese, Nova Doutrina sobre a Origem dos Organismos” em russo. A versão alemã foi publicada um ano depois (CARRAPIÇO, 2012, 2015a; GONTIER, 2016; MEREZHKOWSKY, 1909; SAPP, CARRAPIÇO & ZOLOTONOSOV, 2002). Neste trabalho, Merezhkowsky introduziu o conceito de simbiogénese definindo-o como “a origem dos organismos pela combinação ou pela associação de dois ou vários seres que entram em simbio-

se” (CARRAPIÇO, 2012, 2015a; CARRAPIÇO & RITA, 2009; GONTIER, 2016; MEREZHKOWSKY, 1909). Além deste conceito, desenvolveu ideias importantes sobre a origem da vida, nomeadamente relacionadas com o papel dos organismos extremófilos nesse cenário. Propôs ainda uma nova classificação do mundo vivo, usando pela primeira vez associações simbióticas entre organismos procarióticos e eucarióticos para explicar a hierarquização da complexidade da vida (CARRAPIÇO & RITA, 2009). Posteriormente desenvolveu e apresentou ideias totalmente inovadoras sobre a origem dos cloroplastos presentes nas células vegetais a partir de cianobactérias de vida livre através dum processo simbiogénico, considerando que as plantas seriam um complexo simbiótico (MEREZHKOWSKY, 1920). Em oposição a todas as correntes científicas da época, Merezhkowsky defendeu que os cloroplastos não tinham tido origem a partir de mitocôndrias ou protoplasma, mas sim a partir de cianobactérias de vida livre, situação que se veio a demonstrar correta muitos anos mais tarde (CARRAPIÇO, 2015; SAPP, CARRAPIÇO & ZOLOTONOSOV, 2002).

Em 1907, Andrey Famintsyn (1835-1918), botânico russo e contemporâneo de Merezhkowsky, publicou o trabalho “Sobre o Papel da Simbiose na Evolução dos Organismos”, onde desenvolveu a ideia de que a simbiose tem um importante papel evolutivo ou mesmo adaptativo, a exemplo do que Merezhkowsky já também tinha referido (SAPP, 1993; SAPP, CARRAPIÇO & ZOLOTONOSOV, 2002).

Ao mesmo tempo que Famintsyn e Merezhkowsky desenvolveram essas ideias sobre a importância da simbiose e da simbiogénese na evolução biológi-

ca, Hermann Reinheimer (1873-1964), um autor quase desconhecido no Reino Unido, publicou vários trabalhos independentes sobre simbiotologia reforçando a importância das inter-relações específicas no desenvolvimento dos organismos como um todo, dando uma perspectiva holística sobre a evolução dos organismos e salientando a importância dos processos simbióticos e simbiogénicos no processo evolutivo (CARRAPIÇO, 2015; REINHEIMER, 1915).

Vários outros autores desenvolveram e publicaram estudos importantes relacionados com a implementação das ideias simbiogénicas em Biologia durante as primeiras décadas do século XX. Entre eles, devemos referir os trabalhos do biólogo francês Paul Jules Portier (1866-1962) que publicou “Les Symbiotes” (Os Simbiontes) em 1918 (PORTIER, 1918). Neste trabalho, Portier desenvolveu a ideia de que todos os organismos eram constituídos por uma associação de diferentes seres, tendo defendido que as mitocôndrias, que são organitos celulares responsáveis pelo metabolismo respiratório nas células eucarióticas, seriam bactérias simbióticas, a que o autor designou de “simbiontes” (CARRAPIÇO, 2015; PORTIER, 1918; SAPP, 1994). Considerou e defendeu um papel positivo destas bactérias como simbiontes no corpo humano, numa altura em que a Teoria dos Germes era a norma obrigatória em Biologia e Medicina. Essas novas ideias provocaram uma forte reação adversa da comunidade científica francesa, tendo Auguste Lumière (1862-1954) publicado em 1919 uma resposta crítica no livro “Le Mythe des Symbiotes” (O Mito dos Simbiontes) (CARRAPIÇO, 2015; LUMIÈRE, 1919).

Na então União Soviética, Boris Kozo-Polyansky (1890-1957) publicou em 1924 o livro “Um Novo Princípio da Biologia: um Ensaio sobre a Teoria da Simbiogénese”, salientando a importância determinante da simbiose no processo evolutivo e estabelecendo a ponte entre a simbiogénese e a Teoria Darwinista e introduzindo a ideia do organismo como um consórcio (KOZO-POLYANSKY, 2010).

Nos Estados Unidos, Ivan Emanuel Wallin (1883-1969), desenvolvendo trabalho na Universidade do Colorado, publicou em 1927 “Symbioticism and the Origin of Species” (Simbioticismo e a Origem das Espécies), onde o autor defendeu a importância dos mecanismos simbióticos na evolução, com destaque para a origem simbiótica das mitocôndrias considerando que estas estruturas celulares eram de natureza bacteriana (WALLIN, 1923, 1927). Wallin também enfatizou a importância da microssimbiose nesse processo, destacando que as bactérias podiam representar o fator causal fundamental na origem das espécies (WALLIN, 1927). Este autor considerou o simbioticismo como um mecanismo de especiação, sugerindo que a fonte primária de novidade genética para a especiação era a fusão periódica e repetida de endossimbiontes bacterianos com células hospedeiras, reforçando a importância desses simbiontes como atores principais no processo evolutivo biológico e na complexificação dos organismos (CARRAPIÇO, 2015a; WALLIN, 1927).

Todas as ideias referidas anteriormente foram integradas e renovadas no trabalho de 1967 de Lynn Margulis (1938-2011) publicado no *Journal of Theoretical Biology* sob o título “On the Origin of Mitosing Cells” (Sobre a Origem das

Células que Apresentam Mitose) (SAGAN, 1967). Neste artigo, foi apresentada uma teoria da origem das células eucarióticas, explicando a transição entre os níveis procariótico e eucariótico da organização biológica. As mitocôndrias, corpos basais dos flagelos e cloroplastos, são considerados derivados de procariotas de vida livre e as células eucarióticas seriam o resultado da evolução de antigas simbioses (MARGULIS, 1970). Todo este trabalho pioneiro constituiu a base da Teoria Endossimbiótica Sequencial e estabeleceu o início de um trabalho notável para a reabilitação e desenvolvimento de ideias simbiogénicas aplicadas não apenas ao mundo celular, mas que também contribuíram para a edificação duma Biologia renovada para o século XXI (MARGULIS & FESTER, 1991; MARGULIS & SAGAN, 2002). Além disso, o trabalho de Lynn Margulis e colaboradores representa uma rutura sustentada da abordagem tradicional Neodarwinista desenvolvida para a compreensão da evolução biológica no nosso planeta, sendo um novo paradigma na maneira como devemos compreender o processo evolutivo. Começando com a formação das células eucarióticas, a simbiogénese parece ser o principal mecanismo evolutivo responsável pelo estabelecimento e manutenção dos diferentes ecossistemas, bem como a base estrutural para o aparecimento e manutenção da biodiversidade na Terra (ARCHIBALD, 2011, 2014; CARRAPIÇO, 2010a, 2012, 2015a).

2 Teoria Sintética da Evolução *versus* Teoria Simbiogénica da Evolução

Antes de entrarmos propriamente no tema deste capítulo, vale a pena recordar alguns conceitos fundamentais da teoria evolutiva, em particular nas suas abordagens Darwinista e Neodarwinista que podem ajudar a compreender melhor estes novos conceitos no âmbito da abordagem simbiogénica da evolução, bem como as suas principais diferenças em relação aos princípios que regem a abordagem tradicional do Neodarwinismo.

As primeiras ideias científicas modernas sobre evolução foram apresentadas em 1809 por Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) no primeiro volume do livro “Philosophie Zoologique, ou Exposition des Considérations Relatives à l’Histoire Naturelle des Animaux” (Filosofia Zoológica ou Exposição das Considerações Relativas à História Natural dos Animais) (LAMARCK, 1809). Este naturalista francês visualizou a evolução como uma progressão dos organismos mais simples para os mais complexos, onde a noção de progresso evolutivo era representada por uma reta. Neste trabalho introduziu quatro princípios que tentam explicar o processo evolutivo: 1) os mecanismos que controlam os processos biológicos tendem a aumentar o volume do corpo e a alargar as suas partes; 2) novos órgãos podem ser produzidos num organismo para satisfazer novas necessidades; 3) os órgãos desenvolvem-se em proporção ao seu uso e 4) as modificações que ocorrem em órgãos dum organismo são transmitidas à sua descendência (transmissão dos caracteres adquiridos) (LAMARCK, 1809). Apesar de Lamarck defender o dinamismo no processo evolutivo, a mudança da in-

interpretação duma abordagem estática para uma compreensão dinâmica da evolução no mundo natural foi definitivamente introduzida através da publicação das obras de Alfred Wallace (1823-1913) em 1855 (WALLACE, 1855) e especialmente, em 1859, por Charles Darwin no livro “Sobre a Origem das Espécies” já referido anteriormente (DARWIN, 1859). Este autor foi influenciado pelas obras de Thomas Malthus (1766–1834) e Charles Lyell (1797–1875), tendo desenvolvido uma teoria que contribuiu para mudar radicalmente a ideia da constância das espécies, o que permitiu o estabelecimento da teoria da descendência comum e refutando os princípios da teologia natural que dominaram as ciências naturais durante séculos (CARRAPIÇO, 2015a). Esta teoria, posteriormente designada Darwinismo, baseia-se em três princípios fundamentais resultantes do acaso e da necessidade: 1) produção de variação, 2) preservação das variações favoráveis e rejeição das variações prejudiciais e 3) seleção natural. Neste âmbito foi estabelecido que as espécies eram mutáveis e que toda a vida está relacionada, sendo as relações genealógicas entre espécies semelhantes a um complexo sistema em forma de árvore. Os organismos descenderiam de progenitores ancestrais constituindo uma evolução ramificada (árvore da vida). A evolução seria gradual, sem saltos, nem descontinuidade e a origem da diversidade biológica é sustentada através da multiplicação das espécies. Por fim, a força motora do processo evolutivo seria a seleção natural que é considerada como um mecanismo evolutivo por excelência que seleciona o(s) organismo(s) mais aptos em determinado contexto ambiental. Nesta interpretação existe uma contínua competição entre organismos, sendo selecionados apenas aqueles que se conside-

ram mais viáveis e sendo eliminados os fenótipos que não se enquadram neste processo e por consequência não deixando descendência. De igual modo, a formação de novas espécies pode ocorrer por diversos processos, sendo o isolamento geográfico o mais comum (MAYR, 2001).

No início do século XX, diversos autores, entre os quais o biólogo alemão, Theodor Boveri (1862-1915), e os biólogos americanos Walter Sutton (1877-1916), Thomas Hunt Morgan (1866-1945) e Hermann Joseph Muller (1890-1967) publicaram importantes trabalhos científicos que contribuíram para uma nova compreensão do processo evolutivo. Entre esses trabalhos, são de salientar aqueles que abordam a descoberta da natureza e papel dos cromossomas na reprodução e a existência de mutações. O papel dos cromossomas no processo reprodutor como local da existência dos genes foi de importância primordial e viria a estar na base da constituição da Teoria Cromossómica da Hereditariedade em 1902-1903 e tradicionalmente atribuída a Sutton e Boveri (MARTINS, 1999). De igual modo, os trabalhos desenvolvidos em *Drosophila melanogaster* por Thomas Morgan a partir de 1907 foram fundamentais para o esclarecimento do papel dos cromossomas na hereditariedade, bem como a existência de mutações na reprodução desta pequena mosca da fruta que se tornou um organismo-modelo de investigação em genética (RUBIN & LEWIS, 2000). Em 1927, Hermann Muller publica na revista Science o artigo “Artificial transmutation of the gene” (Transmutação artificial do gene) mostrando que os raios X aumentavam drasticamente a frequência da mutação genética em *Drosophila melanogaster* e

fornecendo a “ferramenta” fundamental para o Neodarwinismo poder explicar a evolução biológica e a complexidade da vida (CARRAPIÇO, 2015a).

Com o desenvolvimento dos estudos em matemática, genética populacional, biologia do desenvolvimento, biogeografia e paleontologia, foram dados passos fundamentais para uma melhor compreensão do processo evolutivo, vindo estes princípios a constituir o núcleo central da Teoria Sintética da Evolução ou Neodarwinismo. Esta teoria surge nas décadas de 30 e 40 do século passado e é baseada em cinco fatores evolutivos: mutação, recombinação genética, seleção natural, isolamento geográfico e deriva genética (MAYR, 2001). Em 1942, Julian Huxley (1887-1975) publicou “*Evolution: The Modern Synthesis*” (Evolução: A Síntese Moderna) (HUXLEY, 1942), abrindo um novo capítulo sobre a compreensão da evolução, fundindo as ideias Darwinistas com novos conceitos em genética e biologia evolutiva, desenvolvidas anteriormente por autores como John B.S. Haldane (1892-1964) e Theodosius Dobzhansky (1900-1975). Nesse mesmo ano, Ernst Mayr (1904-2005) publicou “*Systematics and the Origins of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*” (Sistemática e Origem das Espécies do Ponto de Vista dum Zoólogo) (MAYR, 1942), contribuindo para aprofundar e consolidar os princípios do Neodarwinismo.

Uma das principais características dos organismos que povoam o nosso planeta é o de estabelecer associações e conexões com outros sistemas biológicos, sendo esta característica muito importante para definirmos a vida e a sua diversidade nos ecossistemas onde ela se estabelece e prolifera. Esta realidade permite indicar que a vida se estabelece e desenvolve no sentido gregário, fator

este fundamental para o seu sucesso evolutivo. Assim, esta dinâmica é por natureza adversa ao isolamento e constrói-se no princípio da estruturação de ligações mais ou menos estáveis com outros sistemas biológicos partilhando e recebendo informação essencial ao seu desenvolvimento e sobrevivência. Neste sentido, é necessário que a abordagem interpretativa do mundo natural reflita esta realidade. A Teoria Sintética da Evolução ou Neodarwinismo apresenta alguns vazios estruturais e interpretativos não considerando ou ignorando o papel dos microorganismos no processo evolutivo no seu todo e considerando que a evolução biológica teria ocorrido sem o seu envolvimento e participação (CARRAPIÇO & RITA, 2009). Para obviar a este problema é necessário uma abordagem mais integradora e cooperativa do processo evolutivo e mesmo da estrutura e organização do mundo biológico. É neste sentido que uma Teoria Simbiogénica da Evolução pode ajudar a compreender e clarificar essa realidade natural. Esta teoria deve incluir princípios Darwinistas, mas não se limitar a estes para explicar o desenvolvimento, organização e evolução do mundo biológico. Um dos aspetos importantes que distingue estas duas teorias prende-se com a inovação evolutiva e como ela ocorre e se transmite. Na abordagem Neodarwinista da evolução, a inovação evolutiva ocorre por via vertical através de processos mutagénicos. Em contrapartida, na Teoria Simbiogénica, a simbiogénese é um mecanismo evolutivo que inclui inovação evolutiva através de transferência horizontal de genes. Neste caso, o material genético proveniente de organismos não relacionados, é incorporado num novo organismo ou entidade que resulta da associação das duas ou mais entidades geneticamente distintas que funcionam

como um todo coletivo e em sincronia. Existem numerosos exemplos desta realidade no mundo natural, em que a transferência horizontal de genes ocorre em hospedeiros eucariontes a partir dos seus simbioses procariontes. É o caso de *Drosophila ananassae* (mosca da fruta) em que foram encontrados incorporados no seu genoma segmentos do genoma de *Wolbachia* (bactéria simbiote). Também no caso do gastrópode marinho *Elysia chlorotica*, genes da alga *Vaucheria littorea*, que lhe serve de alimento, estão integrados no seu genoma permitindo que os cloroplastos da alga ingeridos pelo animal se mantenham funcionais (CARRAPIÇO & RITA, 2009). Assim, a simbiogénese como mecanismo evolutivo tem por base interações. Não é importante o tipo de interação (mutualismo, parasitismo, comensalismo) ou quais as entidades que interagem, nem tão pouco o número de entidades que interatuam. 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. Este deve constituir a unidade de selecção por excelência (CARRAPIÇO & RITA, 2009; SAPP, 2003). Podemos encontrar esta realidade no sistema simbiótico *Azolla-Anabaena*-bactérias e que funciona como um todo integrado. *Azolla* é um pteridófito aquático heterospórico largamente representado a nível mundial e que apresenta uma simbiose com uma comunidade procariótica (cianobactérias e bactérias) na cavidade da folha e nas estruturas de reprodução sexuada (esporo-

carpos) desta planta. Esta associação simbiótica constitui um exemplo de sucesso dum sistema que coevoluiu, com os simbiontes sempre presentes no ciclo de vida do pteridófito, sugerindo uma evolução filogenética paralela da relação entre os parceiros, podendo ser considerada como um exemplo típico duma simbiose hereditária. 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. Neste sistema simbiótico, 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. O produto final desta associação ou entidade poligenómica, não é meramente o somatório qualitativo e/ou quantitativo das unidades que constituem o consórcio ou simbio-
ma, adquirindo esta entidade novas sinergias e características no coletivo (CARRAPIÇO, 2010b). A simbiose hereditária, cumulativamente com a transferência horizontal de genes, oferece uma visão do processo evolutivo diferente da transmitida pela Teoria Sintética da Evolução. Isto pode ser comprovado através da comparação entre as duas teorias referidas, permitindo ter uma ideia mais clara das suas principais diferenças:

Teoria Sintética da Evolução	Teoria Simbiogénica da Evolução
As mutações e recombinações genéticas são as principais fontes de alterações evolutivas.	A transferência horizontal de genes entre espécies distintas e entre grupos taxonómicos superiores é ubíqua e ocorre regularmente.

Transferência vertical de genes ao longo da linha filogenética.	Inclui além da transferência vertical de genes, a transferência horizontal de genes, permitindo a ligação entre os diversos ramos filogenéticos.
A especiação ocorre normalmente por isolamento geográfico.	O isolamento geográfico não é o único mecanismo de especiação presente, ocorrendo outros processos de especiação, nomeadamente envolvendo a partilha e transferência genética.
A evolução inicial do desenvolvimento da vida é hierárquica e em forma de árvore ramificada, sem ligações ou partilhas.	A evolução inicial do desenvolvimento da vida não é semelhante a uma árvore, mas de natureza reticulada e em forma de rede permitindo estabelecer ligações ou partilhas.
Os processos simbióticos são pouco importantes ou inexistentes em termos evolutivos, sendo uma raridade ou uma curiosidade no mundo natural.	A simbiose é um fenómeno generalizado na natureza, contribuindo para a mudança evolutiva e o aparecimento da diversidade da vida na Terra
Os erros na cópia do ADN, aparecimento de mutações e transmissão à descendência, explicam a evolução das populações.	As mutações e a deriva genética são insuficientes para explicar o processo evolutivo populacional.
O processo evolutivo ocorre normalmente de forma contínua e gradual, sem haver saltos evolutivos, apesar da possibilidade admitida pela hipótese do Equilíbrio Pontuado (ELDREDGE & GOULD, 1972) que a evolução não ocorre de forma contínua e gradual, mas pode sofrer processos bruscos e rápidos, seguidos de períodos longos e estáveis.	A evolução não ocorre obrigatoriamente de forma gradual e pode ocorrer rapidamente por transferência horizontal de genes. As modificações resultantes podem ser mais dramáticas e estáveis se comparadas com as resultantes de uma alteração génica por processos mutagénicos.
A seleção natural atua em organismos que apresentam mutações.	A seleção natural atua em organismos com diferentes adaptações simbióticas.
Os mecanismos para a macroevolução são os mesmos da microevolução.	Os mecanismos para a macroevolução são diferentes dos da microevolução.
A unidade de seleção é a população.	O simbioma ou holobionte como unidade de seleção.

(Adaptado de CARRAPIÇO & RITA, 2009; SAPP, 2003)

3 Simbiose, Simbiogénese e Sinergias

A clarificação dos conceitos é peça fundamental para que possamos compreender corretamente as ideias que estes transmitem. Parece-nos, assim, importante distinguir simbiose de simbiogénese, assim como clarificar o papel das sinergias no processo evolutivo. Neste sentido, a simbiogénese deve ser entendida como um mecanismo evolutivo e a simbiose como o veículo através do qual esse mecanismo se desenrola (CARRAPIÇO, 2012; CHAPMAN & MARGULIS, 1998).

A abordagem simbiogénica permite uma visão mais integrada, ampla e inovadora do processo evolutivo, implicando um novo paradigma para a compreensão da evolução química e biológica. Essa mudança pode ser explicada por uma cooperação sinérgica entre organismos, na qual a simbiose atua, não como exceção, mas como a regra na natureza. As sinergias podem ser encontradas em todo o mundo natural e exemplos envolvendo relações cooperativas e sinérgicas entre diferentes organismos são muito comuns e possibilitam o surgimento de novidades evolutivas e vantagens competitivas. Ao contrário da seleção natural, que é um modelo individualista e tipicamente competitivo, os processos sinérgicos incluem a seleção sinérgica e o sinérgismo funcional e tem como base os mecanismos cooperativos e simbióticos presentes no mundo natural (CARRAPIÇO, 2010a, 2012, 2015a, b; CORNING, 1983, 2005, 2018).

Ao considerarmos a simbiogénese como um mecanismo evolutivo, isso implica que a evolução deva ser entendida num contexto mais amplo, onde a sim-

biose desempenha um papel essencial na organização e estruturação do mundo biológico e onde a aquisição de novos genes por transferência horizontal desempenha um papel importante. O mesmo se aplica ao desenvolvimento de novas capacidades metabólicas adquiridas por um organismo a partir de outros organismos a ele associados (CARRAPIÇO, 2010a, b, 2012, 2015a). Consequentemente, o conceito de simbiose não implica uma compartimentação estrita de relações interespecíficas, devendo ser considerado como um processo contínuo e dinâmico de relações distintas, incluindo o mutualismo, o parasitismo e o comensalismo (CARRAPIÇO, 2012; MUNZI, CRUZ & CORRÊA, 2019; ZOOK, 2015). Pensamos, no entanto, que a competição e a cooperação podem coexistir no mesmo cenário de evolução, e provavelmente ocorrer em explosões descontínuas de atividade, dependendo das condições internas e externas que impulsionam o processo evolutivo (CARRAPIÇO, 2012, 2015a). Isso significa que a mesma população pode evoluir por meio de processos competitivos e / ou cooperativos no tempo e no espaço de um cenário evolutivo de hiperciclo (CARRAPIÇO, 2012, 2015a; PEREIRA, RODRIGUES & CARRAPIÇO, 2012). Neste âmbito, uma série de efeitos sinérgicos e cooperativos pode desencadear a produção da criatividade evolutiva e vantagens funcionais que impulsionem o aparecimento de sistemas biológicos complexos e funcionalmente integrados.

Considerações Finais

Vivemos num pequeno planeta com recursos naturais finitos e com uma extraordinária diversidade biológica resultante de milhões de anos de evolução. Um verdadeiro Jardim do Éden. As espécies atualmente existentes não foram as únicas que habitaram a Terra. Muitas espécies existiram e desapareceram ou foram substituídas por novas ou evoluíram a partir de outras existentes. Essa contínua dinâmica está presentemente em perigo, porque uma espécie relativamente nova e que se considera superior às restantes tem vindo a destruir os habitats naturais e a acelerar os ciclos geoquímicos e climáticos através dum desenvolvimento frequentemente irresponsável e mesmo caótico, sem ter em atenção e consciência da sua dimensão biológica e ambiental, bem como a sua integração na “teia da vida” de que faz parte. Por tudo isto, considerou o planeta como seu, tratando-o como se fosse o dono do mesmo com as inevitáveis consequências que isso acarreta ou acarretou para o mundo natural. A expressão “nosso planeta” não é apenas sinónimo do local no universo onde nascemos e vivemos, a nossa casa comum, mas é frequentemente embebido e tratado com o sentimento de posse, do qual podemos fazer tudo o que nos apetecer porque não existem consequências, já que somos a espécie superior e dominante e sobretudo a mais competitiva. Esta visão simplista e primária tem-se refletido em numerosas interpretações filosóficas e evolutivas que têm sido desenvolvidas para tentarmos compreender e definir a nossa posição na escala hierárquica do mundo natural e muitas vezes justificar o injustificável. Só que a realidade é bem di-

ferente e há consequências dessas atitudes irrefletidas e irracionais e é bom que tomemos rapidamente consciência disso. A temática da interpretação da evolução biológica tem sido, muitas vezes, um bom exemplo dessa realidade.

Neste âmbito, o processo evolutivo não é apenas o resultado de mutações e recombinações genéticas combinadas com a seleção natural numa contínua competição entre organismos. Envolve outros processos, nomeadamente associações simbióticas entre diferentes organismos para formar consórcios. O conceito de consórcio representa uma nova dimensão estrutural no mundo biológico, e está na base da renovação do conceito de organismo, levando à ideia de superorganismo simbiogénico, o qual inclui quatro características principais: 1) diferentes espécies de organismos coexistem e trabalham juntas no sentido dum objetivo comum; 2) a nova entidade formada é poligenómica, na qual os diferentes genomas operam juntos de forma complementar e sinérgica para o todo; 3) as partes e unidades desta nova entidade são diferentes das mesmas partes e unidades quando isoladas e 4) o resultado final da sinergia não é a mera adição dos atributos de cada unidade, que juntas constituem o consórcio, mas a aquisição de novas sinergias e características coletivas (CARRAPIÇO, 2010a, 2015b).

Associado à abordagem simbiótica para a compreensão do mundo biológico, é necessário a introdução dum novo conceito relativo ao organismo e a sua representação em termos biológicos. Este novo paradigma é importante no sentido de que os organismos eucarióticos não são entidades geneticamente únicas, e o conceito de indivíduo deve ser visto como um complexo ecossistema, composto de múltiplas partes interdependentes que vivem simbioticamente. É tam-

bém um desafio para o conceito de espécie do ponto de vista genético tradicional, que se deve adequar a essa nova realidade. Este complexo biológico forma um superorganismo, um simbioma ou holobionte, que compartilha informações a vários níveis e cria a capacidade do organismo, como um todo, de evoluir e se adaptar a novas condições (CARRAPIÇO, 2006, 2012; GUERRERO *et al.*, 2013; SAPP, 2003; SUÁREZ & TRIVIÑO, 2019). Esta ideia reforça o princípio de que todos os indivíduos de uma determinada espécie contêm associadas populações bacterianas e virais que atuam coletivamente na determinação do fenótipo. De certa forma, a evolução é um processo dinâmico que evolui e responde não no sentido de perfeição ou progresso, mas no sentido da adaptação a novas condições, em que a vida ao nível do simbioma ou holobionte é composta por um conjunto genético multigenómico integrado, mediante os quais se fazem sentir as ações da seleção natural. Nesse sentido, a presença de simbioses pode ajudar os organismos a uma adaptação mais eficiente e rápida, que é a chave do sucesso evolutivo.

Todas estas ideias reforçam a importância desses conceitos na compreensão do mundo biológico e o papel que desempenham na complexidade evolutiva dos sistemas vivos e no estabelecimento cooperativo e holístico da “teia da vida” e da biodiversidade no nosso planeta. Isso ajudará a construir uma Teoria Simbiogénica da Evolução como uma nova abordagem para entender melhor a Terra e a vida que ela suporta.

Agradecimentos

O autor agradece a Maria Helena Costa pelos comentários e sugestões construtivos feitos ao texto, bem como os comentários do revisor científico anónimo.

Referências

ARCHIBALD, J. M. Origin of Eukaryotic Cells: 40 years on. *Symbiosis*, v. 54, p. 69-86, 2011.

ARCHIBALD, J. *One Plus One Equals One*. Symbiosis and the Evolution of Complex Life. New York: Oxford University Press, 2014.

BOUCHER, D. H. The Idea of Mutualism, Past and Future. In: BOUCHER, D. H. (Ed.). *The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution*. New York: Oxford University Press, 1985, p. 1-28.

CARRAPIÇO, F. The Origins of Life and the Mechanisms of Biological Evolution. *Proc. of SPIE*, v. 6309, p. 63090O-1-63090O-5, 2006.

CARRAPIÇO, F. & RITA, O. Simbiogénese e Evolução. In: LEVY, A; CARRAPIÇO, Francisco; ABREU, H. & PINA, M. (Eds.). *Evolução: Conceitos e Debates*. Lisboa: Esfera do Caos, 2009, p. 175-198.

CARRAPIÇO, F. How Symbiogenic is Evolution? *Theory Biosci.* v. 129, p. 135-9, 2010a.

CARRAPIÇO, F. *Azolla* as a Superorganism. Its Implication in Symbiotic Studies. In: SECKBACH, J. & GRUBE, M. (Eds.). *Symbioses and Stress: Joints Ventures*

in *Biology, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. New York: Springer, v. 17, 2010b, p. 225-41.

CARRAPIÇO, F. The Symbiotic Phenomenon in the Evolutive Context. In: POMBO, O.; RAHMAN, S.; TORRES, J.M. & SYMON, J. (Eds). *Special Sciences and the Unity of Science, Logic, Epistemology, and the Unity of Science*. Heidelberg: Springer Science, Business Media B.V., v. 24, p. 113-9, 2012.

CARRAPIÇO, F. Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis? In: GONTIER, N. (Ed.). *Reticulate Evolution. Symbiogenesis, Lateral Genes Transfer, Hybridization and Infectious Heredity: Interdisciplinary Evolution Research*. Springer International Publishing Switzerland, Heidelberg, v. 3, 2015a, p. 81-105.

CARRAPIÇO, F. Beyond neo-Darwinism. Building a Symbiogenic Theory of Evolution. *Kairos: Revista de Filosofia & Ciência*, v. 12, p. 47-53, 2015b.

CHAPMAN, M. J. & MARGULIS, L. Morphogenesis by Symbiogenesis. *International. Microbiol.*, v. 1, p. 319-26, 1998.

CORNING, P. A. *The Synergism Hypothesis: A Theory of Progressive Evolution*. New York: MacGraw-Hill, 1983.

CORNING, P. A. *Holistic Darwinism: Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, 2005.

CORNING, P. A. *Synergistic Selection: How Cooperation Has Shaped Evolution and the Rise of Humankind*. New Jersey: World Scientific, 2018.

DARWIN, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. London: Murray J. (Ed.), 1859.

DAWKINS, R. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976.

DE BARY, A. Ueber Symbiose. *Tageblatt der 51. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte*, Cassel, p. 121-6, 1878.

DE BARY, A. *Die Erscheinung der Symbiose*. Vortrag auf der Versammlung der Deutschen Naturforscher und Aertze zu Cassel. Strasburg: Verlag von Karl J. Trubner, p. 1-30, 1879.

ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism. In: SCHOPF, T. J. M. (Ed.). *Models in Paleobiology*. San Francisco, California: Freeman, Cooper and Co., 1972, p. 82-115.

GONTIER N. Symbiogenesis. In: KLIMAN, R. M. (Ed.). *The Encyclopaedia of Evolutionary Biology*. Academic Press, Oxford, v. 4, p. 261-71, 2016.

GUERRERO, R., MARGULIS, L. & BERLANGA, M. Symbiogenesis: the holobiont as unit of evolution. *Int. Microbiol.*, v. 16, p. 133-143, 2013.

HONEGGER, R. Simon Schwendener (1829–1919) and the Dual Hypothesis of Lichens. *Bryologist*, v. 103, p. 167-83, 2000.

HUXLEY J. *Evolution*. The Modern Synthesis. George Allen & Unwin Ltd (Eds.). London, 1942.

KOZO-POLYANSKY, B. *Symbiogenesis: A New Principle of Evolution*. In: FET, V.; MARGULIS, L. (trad.). Cambridge: Harvard University Press, 2010 (traduzido da edição russa de 1924).

LAMARCK, J-B. M. *Philosophie Zoologique, ou Exposition des Considérations Relatives à l'Histoire Naturelle des Animaux*. Paris, 1809.

LUMIÈRE, A. *Le Mythe des Symbiotes*. Paris: Masson et Cie. (Ed.), 1919.

MARGULIS, L. *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*. London: Yale University Press, 1970.

MARGULIS, L. & FESTER, R. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation, Speciation and Morphogenesis*. Cambridge: The MIT Press, 1991.

MARGULIS, L. & SAGAN, D. *Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species*. New York: Basic Books, 2002.

MARTINS, L.A.-C.P. Did Sutton and Boveri Propose the so-Called Sutton-Boveri Chromosome Hypothesis? *Genetics and Molecular Biology*, v. 22, n. 2, p. 261-271, 1999.

MAYR, E. *Systematics and the Origins of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1942.

MAYR, E. *What Evolution Is*. New York: Basic Books, 2001.

MEREZHKOWSKY, C. The Theory of Two Plasms as Foundation of Symbiogenesis. A New Doctrine on the Origins of Organisms. *Proceedings of Studies of the Imperial Kazan University*, v. 12, p. 1-102, 1909.

MEREZHKOWSKY, C. La Plante Considérée Comme un Complexe Symbiotique. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France*. v. 6, p. 17-98, 1920.

MUNZI, S., CRUZ, C. & CORRÊA, A. When the Exception Becomes the Rule: An Integrative Approach to Symbiosis. *Science of the Total Environment*, v. 672, p. 855-61, 2019.

PEREIRA, L., RODRIGUES T. & CARRAPIÇO, F. A Symbiogenic Way in the Origin of Life. In: *Genesis – in the Beginning*. Precursors of Life, Chemical Models and Early. Biological Evolution, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology. Joseph Seckbach (Ed.), v. 22, p. 723-42. Dordrecht: Springer Science, Business Media, 2012.

PORTIER, P. *Les Symbiotes*. Paris: Masson et Cie. (Ed.), 1918.

REINHEIMER, H. *Symbiogenesis: The Universal Law of Progressive Evolution*. Westminster: Knapp, Drewett & Sons Ltd (Eds.), 1915.

RUBIN, G. M. & LEWIS, E. B. A Brief History of *Drosophila's* Contribution to Genome Research. *Science*, v. 287, n. 5461, p. 2216-2218, 2000.

SAGAN, L. On the Origin of Mitosing Cells. *J. Theor. Biol.*, v.14, p. 225-74, 1967.

SAPP, J. *Evolution by Association: A History of Symbiosis*. New York: Oxford University Press, 1994.

SAPP, J. *Genesis. The Evolution of Biology*. New York: Oxford University Press, 2003.

SAPP, J. *The New Foundations of Evolution*. New York: Oxford University Press, 2009.

SAPP, J., CARRAPIÇO, F. & ZOLOTONOSOV, M. Symbiogenesis: The Hidden Face of Constantin Merezhkowsky. *Hist. Phil. Life Sci.*, v. 24, p. 421-49, 2002.

SUÁREZ, J. & TRIVIÑO, V. A Metaphysical Approach to Holobiont Individuality: Holobionts as Emergent Individuals. *Quaderns de Filosofia*, v. 6, n. 1, p. 59-76, 2019.

VAN BÉNÉDEN, P. J. *Les Comensaux et les Parasites dans le Règne Animal*. *Bibl. Sci. Int.*, Paris, 1875.

WALLACE, A.R. On the Law which has Regulated the Introduction of New Species. *Annals and Magazine of Natural History*, 2nd Series, n. 16, p. 184-196, 1855.

WALLIN, I.E. The Mitochondria Problem. *Amer. Natur.*, v. 57, n. 650, p. 255-61, 1923.

WALLIN, I. E. *Symbiogenesis and the Origin of Species*. Williams and Wilkins (Eds.), Baltimore, 1927.

ZOOK, D. Symbiosis – Evolution's co-Author. In: GONTIER, N. (Ed.) *Reticulate Evolution. Symbiogenesis, Lateral Genes Transfer, Hybridization and Infectious Heredity: Interdisciplinary Evolution Research*. Springer International Publishing Switzerland, Heidelberg, v. 3, p. 41-80, 2015.



Esta obra está licenciada sob a licença [Creative Commons Atribuição – Não Comercial 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).