

Os filhos da mãe - a partenogênese como forma de reprodução em animais



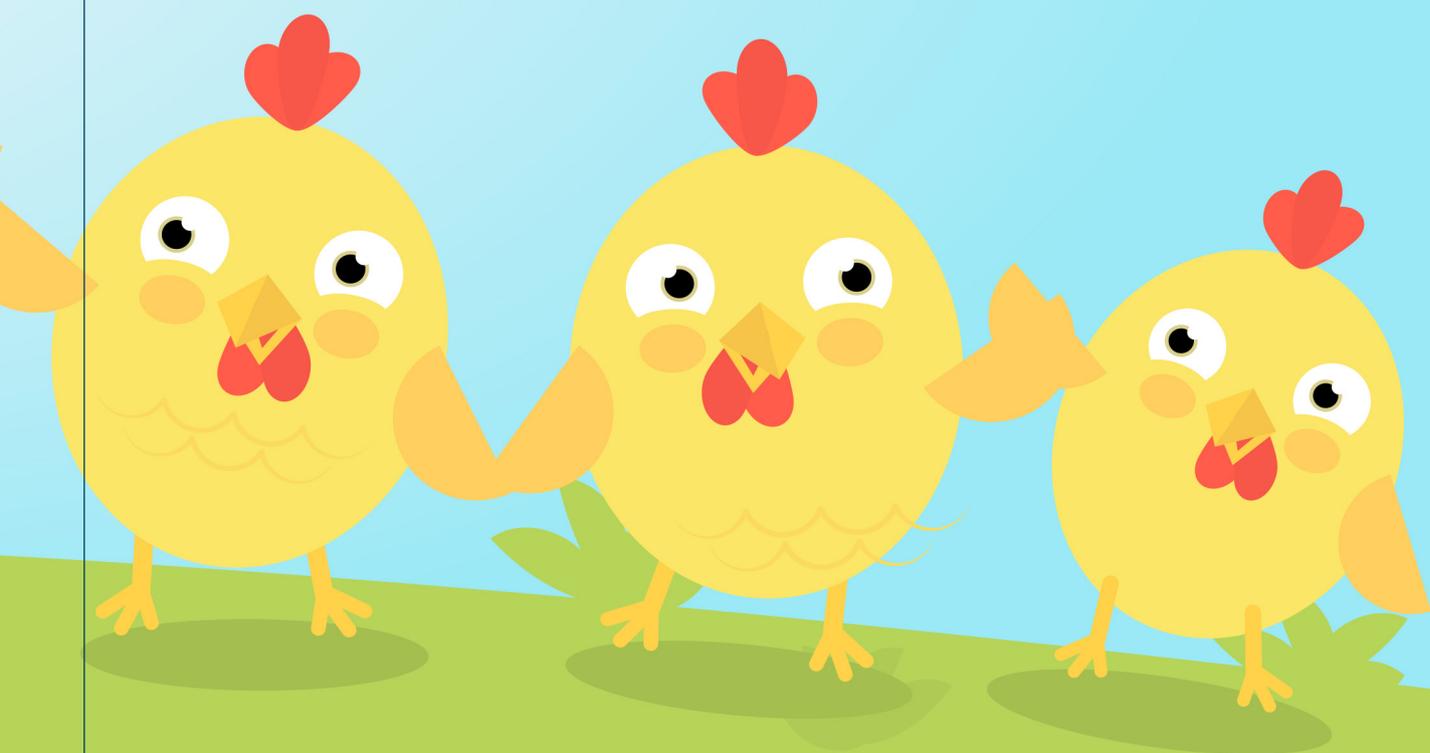
Lorena Ferrari Uceli, Flávia Lage Pessoa da Costa

Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Instituto de Educação Continuada,
Belo Horizonte, MG

Autor para correspondência - lorena.uceli@gmail.com

Palavras-chave: partenogênese, reprodução animal, citogenética, gametogênese

Partenogênese é o termo utilizado para se referir ao desenvolvimento de um ser vivo a partir do gameta feminino não fecundado. Difere-se da reprodução assexuada, uma vez que a partenogênese implica, necessariamente, no desenvolvimento do óvulo, enquanto a reprodução assexuada é caracterizada pela multiplicação das células somáticas de um organismo pelo processo de mitose. Muito comum em plantas, a partenogênese em animais costuma ser lembrada apenas como a forma de reprodução das abelhas. Entretanto, não se restringe a esse grupo, estando presente em diversos filos do reino Animal. A partenogênese pode ser classificada de acordo com a frequência de sua manifestação em determinada espécie (facultativa ou obrigatória), com o sexo da prole gerada (telitoquia, arrenotoquia e deuteroquia) e com o mecanismo de reprodução celular envolvido na formação do zigoto (apomítica ou ameiótica e automítica ou meiótica). Apesar da predominância da reprodução sexuada na maioria das espécies animais, a partenogênese constitui um modelo de reprodução estabelecido e pode apresentar vantagens ecológicas e evolutivas para as espécies que assim se reproduzem.



A PARTENOGENÊSE

Partenogênese é o termo utilizado para se referir ao desenvolvimento de um embrião a partir de gametas femininos sem que ocorra a fertilização por gametas masculinos. Ou seja, é uma forma de reprodução na qual fêmeas dão origem a novos indivíduos sem a participação genética dos machos. Mais conhecido por ser o processo que origina os zangões nas espécies de abelhas melíferas, a partenogênese, entretanto, não se restringe a esse grupo. Ao contrário, vários são os grupos de animais, invertebrados e vertebrados, que realizam essa forma de reprodução.

Segundo Simon *et al*, 2003, 19 dos 34 filos animais existentes apresentam espécies que se reproduzem por partenogênese (veja alguns exemplos na Tabela 1). Entre os vertebrados, já foram identificados 70 **taxa** apresentando esse tipo de reprodução, sendo o grupo dos Mamíferos o único grande grupo de vertebrados no qual a partenogênese não é observada naturalmente. Isso ocorre em função do *imprinting* genômico, mecanismo de regulação da expressão gênica presente em mamíferos, e também em alguns taxa de insetos e vegetais, no qual apenas um dos alelos parentais de determinados genes é expresso, enquanto o outro é inativado. O processo de *imprinting* acontece durante a gametogênese, anterior à fertilização, marcando genes como tendo origem materna ou paterna e controlando a sua expressão em alguns ou em todos os tecidos do embrião. Esse mecanismo impede a ocorrência de partenogênese entre mamíferos, pois o embrião que herdar apenas o conjunto de cromossomos materno apresentará alguns genes de forma inativada, uma vez que estes estariam ativados somente no conjunto de cromossomos paterno, o que inviabiliza o seu desenvolvimento.

A partenogênese difere da reprodução assexuada típica pois, nesta última, o indivíduo desenvolve-se a partir de células somáticas, enquanto a partenogênese pressupõe desenvolvimento a partir de células gaméticas. Os mecanismos citogenéticos que permitem a geração de um embrião a partir de células gaméticas não fecundadas são diversos e serão abordados ao longo deste artigo.

A ocorrência da partenogênese não implica necessariamente em ausência de indivíduos do sexo masculino ou mesmo na ausência de cópula. Algumas espécies que realizam esse tipo de reprodução necessitam do ato copulatório ou do estímulo hormonal do sêmen do macho para que o desenvolvimento embrionário aconteça. O que não ocorre, entretanto, é a fecundação do óvulo da fêmea pelo espermatozoide do macho. Em algumas situações, a partenogênese é facultativa ou acidental, sendo a reprodução sexuada a condição quase obrigatória da espécie, que pode se reproduzir unissexuadamente em casos extremos. Há ainda espécies nas quais a partenogênese é relacionada à determinação de um dos sexos, como é o caso da **haplodiploidia** em abelhas.

Apesar das já estabelecidas vantagens da reprodução sexuada, como a possibilidade de uma maior variabilidade genética, associada à plasticidade adaptativa da espécie, e também à capacidade de eliminação de mutações deletérias, como consequência da atuação da seleção natural, a reprodução partenogenética também pode ser vantajosa em determinadas situações, como na colonização de novos ambientes e na manutenção da espécie em ambientes com baixa disponibilidade de machos ou em cativeiro.

TIPOS DE PARTENOGENÊSE

A partenogênese pode ocorrer por meio de diversos mecanismos citogenéticos, podendo gerar apenas fêmeas ou apenas machos. Pode ser **obrigatória**, facultativa ou ainda cíclica, a última caracterizada pela alternância de gerações entre reprodução sexuada e partenogênese. Esse último caso é o dos afídeos, popularmente conhecidos como pulgões, que produzem tanto indivíduos machos como fêmeas por partenogênese e alternam entre gerações formadas sexualmente e gerações partenogenéticas.

Quando a espécie se reproduz majoritariamente de forma sexuada, realizando a partenogênese em situações específicas, ela é chamada de facultativa. Esse tipo de reprodução é observado em alguns *taxa* de animais vertebrados e em uma diversidade muito grande de invertebrados, especialmente artrópodes.

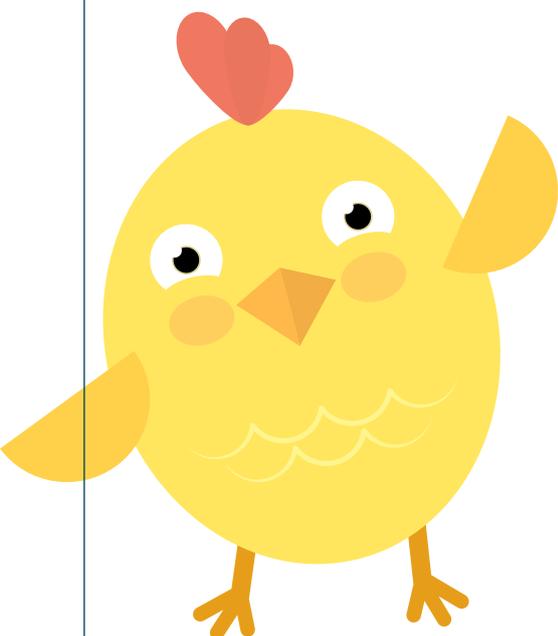
Taxa - Quaisquer unidades taxonômicas associadas a um sistema de classificação. Pode ser usado para indicar unidades em qualquer nível da classificação, como filo, classe, ordem, família, gênero ou espécie. Singular: táxon.

Haplodiploidia - Sistema de determinação do sexo em que machos se desenvolvem a partir de óvulos não fertilizados (sendo haploides) e fêmeas se desenvolvem a partir de óvulos fertilizados (portanto, diploides).

Partenogênese obrigatória - Ocorre especialmente nas espécies híbridas de vertebrados (peixes, anfíbios e répteis) e em certos grupos de invertebrados, como algumas espécies de insetos e os rotífera da classe Bdelloidea.

Tabela 1.
Alguns filós e taxa do Reino Metazoa nos quais a reprodução partenogenética já foi observada.

Filos	Classe/Ordem	Taxón partenogenético
Porifera	Demospongiae	Algumas espécies
Cnidaria	Anthozoa	<i>Porites asteroides</i>
Platyhelminthes	Turbellaria	<i>Dugesia polychroa</i>
Nematoda	Secernentea	<i>Meloidogyne incognita</i>
		<i>Meloidogyne javanica</i>
		<i>Meloidogyne arenaria</i>
Rotifera	Monogonta	Bdelloidea (família)
Onychophora	Euonychophora	<i>Epiperipatus imthurni</i>
Annelida	Oligochaeta	<i>Octolasion tyrtaeum</i>
Mollusca	Bivalvia	<i>Lasaea</i> (gênero)
	Gastropoda	<i>Campeloma</i> (gênero) <i>Potamopyrgus antipodarum</i>
Arthropoda	Ostracoda	Darwinulidae (família)
		<i>Cyprinotus incongruens</i>
		<i>Eucypris virens</i>
	Diplostraca/Cladocera	<i>Daphnia pulex</i>
		<i>Daphnia middendorffiana</i>
	Malacostraca/Isopoda	<i>Trichoniscus pusillus</i>
	Annostraca	<i>Artemia</i> (gênero)
	Insecta/Hemiptera	<i>Rhopalosiphum padi</i>
		Aphidoidea (superfamília)
		Aleyrodidae (algumas espécies)
	Insecta/Coleoptera	<i>Aramigus tessellatus</i>
		<i>Polydrusus mollis</i>
		<i>Otiorhynchus saber</i>
		<i>Naupactus cervinus</i>
	Insecta/Lepidoptera	<i>Solenobia triquetrella</i>
		<i>Dahlia triquetrella</i>
	Insecta/Hymenoptera	Diversos taxa
	Insecta/Isoptera	<i>Reticulitermes</i> (gênero)
	Insecta/Orthoptera	<i>Warramba virgo</i>
	Insecta/Phasmatodea	<i>Bacillus lyceorum</i>
<i>Extatosoma tiaratum</i>		
<i>Tinema</i> (gênero)		
Arachnida/Scorpiones	<i>Tityus serrulatus</i>	
	<i>Tityus columbianus</i>	
	<i>Tityus trivittatus</i>	
	<i>Liocheles australasiae</i>	
Chordata	Peixes/Chondrichthyes	<i>Stegostoma fasciatum</i>
		<i>Pristis pectinata</i>
Peixes/Osteichthyes	<i>Poeciliopsis</i>	
	<i>Phoxinus</i>	
Amphibia	<i>Ambystoma</i> (gênero)	
	<i>Pelophylax esculentus</i>	
Sauropsida/Squamata	<i>Aspidocelis tessellata</i>	
	<i>Cnemidophorus</i> (gênero)	
	<i>Darevskia unisexualis</i>	
	<i>Darevskia armeniaca</i>	
	<i>Leposoma percarinatum</i>	
	<i>Boa constrictor</i>	
	<i>Epicrates maurus</i>	
	<i>Epicrates cenchria</i>	
	<i>Python bivittatus</i>	
	<i>Malopython reticulatus</i>	
	<i>Thamnophis marcianus</i>	
	<i>Agkistrodon contortrix</i>	
	<i>Agkistrodon piscivorus</i>	
	<i>Bothrops asper</i>	
	Aves	<i>Melegaris</i> (gênero)
<i>Taeniopygia guttata</i>		
<i>Gallus gallus domesticus</i>		



Um exemplo bem estabelecido de partenogênese facultativa em invertebrados acontece em algumas espécies de cupins, em que rainhas internas, ou seja, que não formarão novas colônias, podem ser produzidas de forma partenogenética pela rainha fundadora, enquanto todos os outros indivíduos da colônia originam-se de reprodução sexuada. Assim, rainhas fundadoras podem “replicar” seu material genético completo diversas vezes nas rainhas formadas por partenogênese, que cruzarão com os machos alados para formar a prole sexuada. Entretanto, uma nova rainha fundadora será formada apenas por reprodução sexuada, o que revela a natureza facultativa desse tipo de partenogênese.

Em vertebrados, acreditava-se, até há pouco tempo, que apenas fêmeas em cativeiro realizavam partenogênese facultativa por consequência do isolamento reprodutivo. Entretanto, alguns estudos relatam a ocorrência de partenogênese em indivíduos sexuados de vida livre, tais como o peixe-serra (*Pristis pectinata*) e serpentes do gênero *Agkistrodon*.

Essas evidências suscitam o seguinte questionamento: o que pode levar uma espécie normalmente sexuada a se reproduzir por partenogênese facultativa, em ambiente natural, onde não há isolamento reprodutivo? A hipótese levantada em estudos é de que a reprodução por partenogênese poderia garantir a sobrevivência da espécie na ausência temporária de machos ou em populações com baixa densidade populacional, como as que estão ameaçadas de extinção.

RELAÇÕES ENTRE PARTENOGENESE E OS MECANISMOS DE DETERMINAÇÃO DO SEXO

A determinação do sexo em animais pode estar relacionada ao dimorfismo cromossômico, no qual animais de sexos diferentes possuem cromossomos sexuais diferentes (em mamíferos, por exemplo), ou a fatores ambientais, como a temperatura a que estão submetidos os ovos (como é o caso de alguns quelônios). Para a compreensão da determinação do sexo em animais partenogenéticos avaliaremos, neste artigo, a influência dos cromossomos sexuais nesse processo.

Os animais partenogênicos podem possuir apenas um tipo de cromossomo sexual, como é o caso dos gafanhotos, nos quais a fêmea é XX e os machos são X0; ou ainda produzirem dois tipos de cromossomos sexuais (sistemas XY e ZW), como é o caso dos vertebrados, com exceção de alguns répteis, como as tartarugas. Nos animais que possuem sistema XY, a fêmea geralmente é homogamética, possuindo apenas o cromossomo X, presente em dose dupla, e os machos são heterogaméticos, possuindo os cromossomos X e Y. Assim, neste sistema, o que determina o sexo na fecundação é o gameta masculino. Em sistemas ZW (caso das aves, alguns répteis, peixes e insetos), por outro lado, as fêmeas geralmente são heterogaméticas (ZW) e os machos são homogaméticos (ZZ). Nesses casos, o que determina o sexo da prole na fecundação são os gametas femininos. O sexo da prole partenogenética dependerá, portanto, do tipo de sistema de determinação do sexo da espécie em questão.

Quando a partenogênese produz apenas fêmeas, denominamos **telitoquia**, que é observada em espécies em que as fêmeas são homogaméticas. Entre os invertebrados que apresentam **telitoquia obrigatória** pode-se citar o escorpião-amarelo, *Tityus serrulatus* (Figura 1).

A espécie é originária do estado de Minas Gerais e habitava regiões de Cerrado. Porém, a substituição da vegetação nativa desse bioma pelas monoculturas e a urbanização permitiram que o escorpião-amarelo se expandisse para outras regiões do Sudeste e Centro-Oeste, sendo hoje uma espécie associada aos ambientes urbanos e habitações. A reprodução por partenogênese também é vista como facilitadora desse processo, uma vez que apenas um indivíduo é suficiente para iniciar a colonização de um novo ambiente. Por possuir veneno de alta toxicidade, a espécie é de grande importância médica, e conhecer sua forma de reprodução é uma estratégia importante para o seu controle.

Bactérias patogênicas do gênero *Wolbachia* são descritas como responsáveis por induzirem a telitoquia, de forma facultativa, em diversas espécies bissexuadas de insetos que possuem o sistema de reprodução haplodiploide. O patógeno também causa duplica-

Telitoquia - Processo partenogenético que produz apenas fêmeas.

Telitoquia obrigatória - Acontece quando a espécie se reproduz exclusivamente por partenogênese, produzindo apenas fêmeas. O exemplo citado no texto é o escorpião-amarelo, *Tityus serrulatus*, espécie em que se desconhece a existência de machos.



Figura 1.

Escorpião-amarelo, *Tytius serrulatus*. Reproduz-se por partenogênese obrigatória, dando origem apenas a fêmeas. <https://pt.freeimages.com/photo/y-scorpion-1528784> (banco de imagens gratuito).

ção gamética em ovos não fertilizados, levando ao desenvolvimento de fêmeas ao invés de machos haploides. Essa situação de partenogênese, de origem infecciosa, é revertida para a reprodução sexuada original da espécie, caso os indivíduos sejam tratados com antibiótico.

Nos vertebrados, lagartos híbridos das famílias Lacertidae e Teiidae também apresen-

tam telitoquia obrigatória. A espécie *Leposoma percarinatum* (Figura 2), encontrada na Amazônia, e o calango *Cnemidophorus natio* (ou calango da restinga), endêmico das matas do norte do Espírito Santo ao sul da Bahia, são exemplos de lagartos partenogenéticos cuja prole é composta apenas por fêmeas, estes últimos ameaçados de extinção. Dentre as 5.634 espécies de lagartos já identificadas, cerca de 40 são partenogenéticas.



Figura 2.

Lagarto *Leposoma percarinatum*. Espécie híbrida, realiza partenogênese dando origem apenas a fêmeas. Autor da foto: Renato Gaia (foto cedida pelo autor).

A situação oposta, em que a partenogênese leva à produção apenas de machos, é denominada **arrenotoquia**. Este termo é geralmente empregado para designar o sistema haplodiploide, no qual óvulos não fecundados, portanto haploides, dão origem aos machos, enquanto óvulos fecundados originam as fêmeas. É o caso clássico e mais conhecido de partenogênese em abelhas melíferas domesticadas, como as da espécie *Apis mellifera*, nas quais os zangões se originam de ovos não-fecundados, enquanto as operárias e as rainhas são originadas de ovos fecundados. Em uma colmeia dessas abelhas, a única fêmea fértil é a rainha. Caso ela morra e não exista a possibilidade de ser substituída por outra rainha, as operárias estéreis podem ovopositar, como resultado da falta do feromônio da rainha, que inibe o desenvolvimento dos ovários das outras fêmeas. Entretanto, como não são capazes de copular, os ovos das operárias serão todos haploides, desenvolvendo-se em zangões, que só conseguem copular com rainhas. Com o passar do tempo, as operárias morrerão, seguidas pelos zangões, levando ao colapso da colmeia.

Por fim, a partenogênese pode dar origem tanto a fêmeas quanto a machos, denominando-se **deuterotoquia** ou anfitoquia. Em espécies cuja determinação do sexo baseia-se no sistema ZW, em que fêmeas são heterogaméticas, a partenogênese pode gerar tanto indivíduos ZW, portanto fêmeas, quanto indivíduos ZZ (machos). Os primeiros casos de deuterotoquia documentados foram observados em aves domésticas, como galinhas e perus, em que ovos não fertilizados deram origem a embriões machos (ZZ). Em diversas espécies de serpentes em que foram observados casos de partenogênese facultativa, tanto machos (ZZ) quanto fêmeas (ZW) foram observados na prole. Indivíduos WW são geralmente inviáveis, porém existem registros de fêmeas WW viáveis em espécies de serpentes do gênero *Boa*. Em 2013, um espécime fêmea de jiboia-vermelha, ou jiboia-arco-íris (*Epicrates cenchria*) (Figura 3), espécie típica da Amazônia que vivia em um zoológico na Califórnia, deu à luz 3 filhotes gerados por partenogênese. Todos os indivíduos da prole eram fêmeas e, pelo grau de homozigose apresentado em seu genoma, acredita-se que possuam cariótipo WW.

Deuterotoquia - Processo partenogenético que dá origem a indivíduos de ambos os sexos, machos e fêmeas.

Arrenotoquia - Processo partenogenético que origina apenas machos.



Figura 3. Jiboia-vermelha (*Epicrates cenchria*). Foi observada reprodução partenogenética em um espécime mantido em cativeiro. Fonte: shutterstock.com (banco de dados de imagens). Autor da foto: Patrick C. Campbell.

RELAÇÕES ENTRE PARTENOGENÊSE E MEIOSE

O desenvolvimento partenogenético pode acontecer por vários mecanismos citogenéticos, classificados quanto à ausência ou presença de meiose na gametogênese. No caso de partenogênese ameiótica (ou apomítica), a meiose é completamente suprimida e os gametas são formados por divisões mitóticas. Os óvulos formados serão diploides, com material genético praticamente idêntico ao materno, excetuando os casos de eventuais mutações gênicas e cromossômicas.

Caso a meiose ocorra de forma completa, formando gametas haploides, os embriões formados a partir do desenvolvimento dos óvulos não fecundados também serão haploides. É o caso dos zangões, em abelhas melíferas, e dos machos em formigas.

Os casos em que a diploidia é restabelecida antes, durante ou após o processo de meiose são chamados, coletivamente, de partenogênese automítica ou meiótica. Esse processo pode ocorrer por diversos mecanismos, sendo os principais apresentados na figura abaixo (Figura 4, a-d).

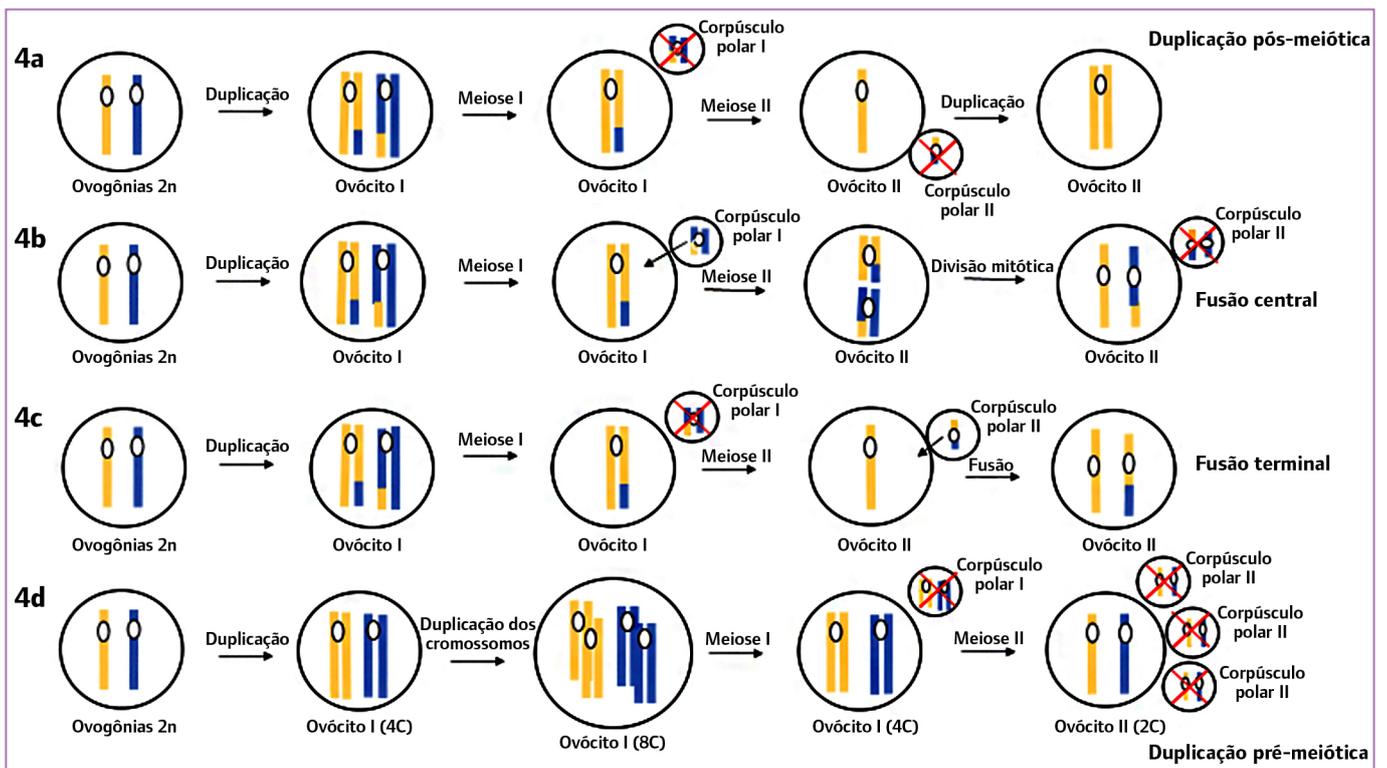


Figura 4.

Mecanismos citogenéticos de restabelecimento da diploidia na partenogênese apomítica. **4a.** Duplicação pós-meiótica é a duplicação do material genético do gameta, originalmente haploide, ao final do processo de meiose. Se houver crossing-over na prófase I, ocorre maior variabilidade genética na prole. **4b.** Processo de fusão central, na qual os produtos da primeira divisão meiótica fundem-se (representada na imagem por uma seta), sofrendo posteriormente uma divisão mitótica, possibilitando a manutenção da diploidia ao final da meiose II. **4c.** Processo de fusão terminal, que ocorre quando o ovócito II, haploide, se funde ao segundo corpúsculo polar (representada na imagem por uma seta), também haploide, formando uma célula diploide. **4d.** Duplicação pré-meiótica, na qual o material genético do gameta é duplicado antes do início da divisão meiótica, possibilitando o desenvolvimento de uma célula 2n ao final da meiose II. Os corpúsculos polares que se degeneram no processo de ovogênese, em todos os quatro mecanismos, estão evidenciados por um “X” vermelho.

A duplicação pós-meiótica (4a) é o processo no qual ocorre duplicação dos cromossomos ao final da meiose II, nos ovócitos II das fêmeas partenogênicas. As fases da meiose I ocorrem naturalmente, possibilitando a recombinação gênica entre cromossomos homólogos, o que pode levar à variabilidade genética na prole. Após a separação do corpúsculo polar II, que se desintegra, o núcleo do ovócito II sofre um processo de replicação gênica, restaurando a condição diploide, possibilitando o seu desenvolvimento. O embrião herdará apenas um conjunto de cromossomos, paterno ou materno, em homozigose.

Ao longo do processo meiótico, a diploidia pode ser restaurada por dois mecanismos distintos: a **fusão central** ou a **fusão terminal** . A **fusão central** (4b) compreende a fusão entre o ovócito I e o corpúsculo polar I, produzido ao final da meiose I. Logo após a ocorrência da fusão, ocorre uma divisão celular sem pareamento de cromossomos homólogos na metáfase, o que leva a um processo semelhante à mitose. Portanto, a heterozigose é preservada e a constituição genética da prole pode ser idêntica ou aproximada à da mãe, o segundo caso exemplificado pela ocorrência de crossing-over.

Na **fusão terminal** (4c) o ovócito II e o corpúsculo polar II fundem-se ao final da meiose II. Nessa fase da meiose, apenas metade do material genético materno inicial está presente no ovócito II. Ao se fundir com o corpúsculo polar II, que apresenta o mesmo conjunto de cromossomos, o ovócito II restabelece a diploidia. Por se tratar de fusão terminal, na qual o conjunto de cromossomos $2n$ é a duplicação de um conjunto n presente na célula germinativa inicial, a homozigose é bastante preservada, ocorrendo heterozigose

apenas nas cromátides que sofreram crossing-over na prófase I.

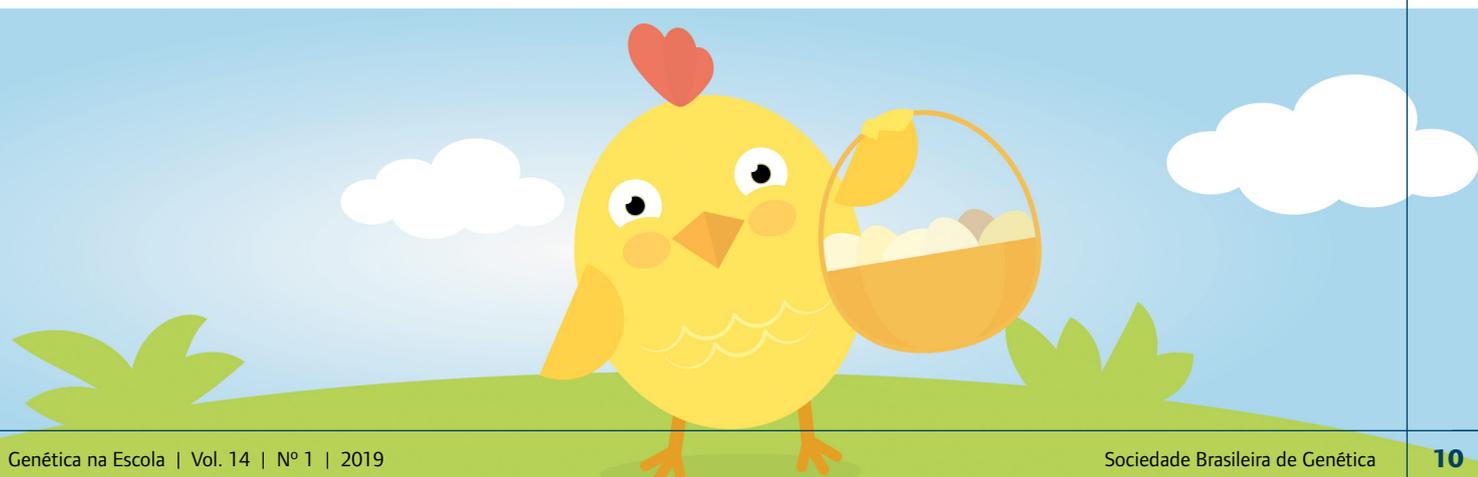
A duplicação celular pré-meiótica (Figura 4d) é o processo no qual o material genético da ovogônia sofre uma duplicação anterior à meiose, iniciando-a com uma quantidade de DNA $4C$. Após a duplicação das cromátides, a quantidade de DNA passa a ser $8C$, que será reduzida novamente a $4C$ após a meiose I. Ao fim da meiose II, com a separação das 4 células-filhas, cada núcleo possuirá um número diploide de cromossomos. Este gameta se desenvolverá, então, em um embrião diploide.

O mecanismo de duplicação celular pré-meiótica pode, ainda, levar a duas situações diferentes, a depender do tipo de pareamento dos cromossomos, na metáfase I. Caso ocorra o pareamento de cromossomos homólogos, poderá ocorrer crossing-over entre cromátides de cromossomos diferentes, o que poderá acarretar o aparecimento da homozigose no embrião (Figura 5a).

Por outro lado, caso ocorra pareamento de cromossomos-irmãos (resultantes da duplicação pré-meiótica), os quiasmas do crossing-over ocorrerão entre cromátides-irmãs, que possuem os mesmos alelos. Sendo assim, não haverá recombinação gênica, permitindo a manutenção da heterozigose nas gerações futuras (Figura 5b).

Pode-se perceber que a constituição genética dos descendentes não será sempre idêntica à da mãe, dependendo do tipo de mecanismo citogenético responsável pela partenogênese em determinada espécie. Assim, contrariando o esperado em uma reprodução sem fecundação, uma considerável variabilidade genética pode ser observada na prole originada em um processo de partenogênese.

Valor C - O valor de C é a quantidade de DNA encontrada em um núcleo haploide. Portanto, as células somáticas, diploides, possuem uma quantidade de DNA $2C$. Após a duplicação do material genético, a quantidade de DNA presente no núcleo dessas células será $4C$.



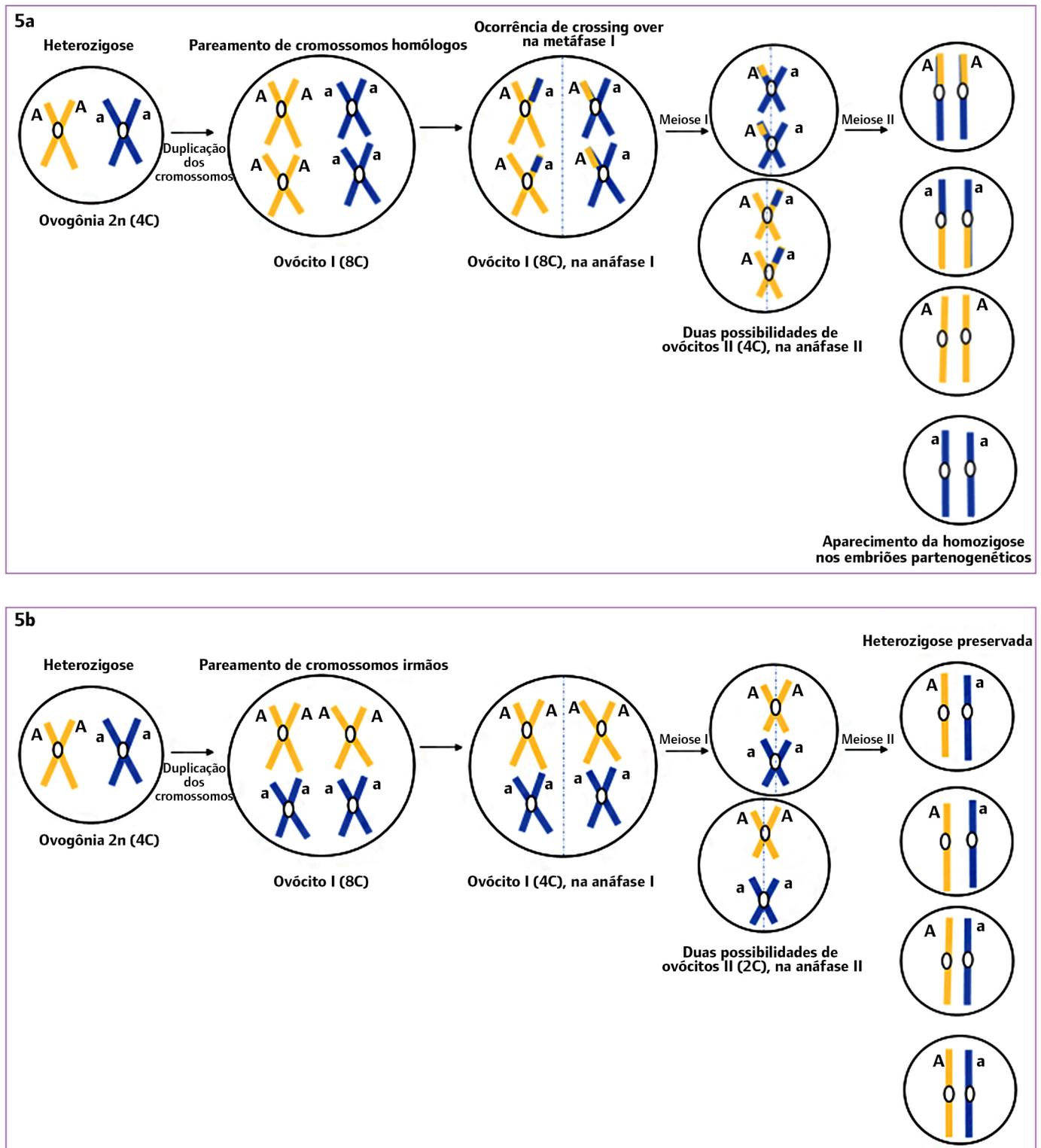


Figura 5.

Diferença no genótipo final dos indivíduos originados do processo de duplicação pré-meiótica, de acordo com o tipo de pareamento na Metáfase I. Caso ocorra pareamento de cromossomos-homólogos (**Figura 5a**), poderá haver o aparecimento de homozigose na prole, em consequência do processo de recombinação gênica, possibilitando o aumento da variabilidade genética nas gerações seguintes. Em caso de pareamento de cromossomos-irmãos (**Figura 5b**), a heterozigose é preservada na prole pois o crossing-over não gerará recombinação gênica.

ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

O conceito biológico de espécie mais amplamente aceito no meio científico postula que espécies são agrupamentos de populações naturais, reprodutivamente isoladas de outros grupos semelhantes que se cruzam. Por “reprodutivamente isoladas” compreendemos que espécies diferentes não seriam capazes de realizar cruzamento ou produzir indivíduos inférteis. Entretanto, esse conceito não pode ser generalizado para todos os grupos de seres vivos. Como visto anteriormente, o processo de hibridização em diversos *taxa* pode gerar indivíduos férteis que se reproduzem, em sua maioria, por partenogênese.

Segundo Ridley, 2008, os híbridos seriam geralmente estéreis ou possuiriam aptidão reduzida. Os fatos que compilamos nesta revisão, entretanto, sugerem um novo olhar evolutivo sobre o processo de hibridização, uma vez que algumas **espécies híbridas**, originadas há milhões de anos, possuem populações estáveis atualmente, reproduzindo-se por partenogênese. É o caso do lagarto *Leposoma percarinatum*. Estima-se que a diversificação das linhagens diploide e triploide dessa espécie aconteceu entre 5,7 a 2,8 milhões de anos, e por não haver registro da sua linhagem ancestral, os pesquisadores acreditam que ela já esteja extinta.

Linhagens partenogenéticas também são vistas pelos evolucionistas como “becos sem saída”, pois a ausência de recombinação e fluxo gênico entre os indivíduos interferiria no processo biológico de eliminação de mutações deletérias, bem como restringiria severamente a plasticidade fenotípica, essencial na adaptação às mudanças ambientais. Entretanto, diversas espécies partenogenéticas possuem populações numerosas, distribuições geográficas mais abrangentes do que as espécies bissexuadas mais próximas e fenótipos generalistas que permitem a adaptação em ambientes diversos. A ameaça de extinção em certas espécies partenogenéticas deve-se muito mais a perturbações genéticas provenientes do cruzamento das fêmeas dessas espécies com machos de espécies bissexuadas do que de menor adaptação ou ausência de habilidades **coevolutivas**.

Em ambientes extremos, que apresentam escassez de água, grandes variações de temperatura ou grandes altitudes, espécies partenogenéticas são mais comumente encontradas que as espécies bissexuadas do mesmo gênero e evolutivamente mais próximas, o que sugere que a partenogênese apresente vantagens adaptativas aos indivíduos que colonizam esses ambientes. Esse fenômeno, conhecido como partenogênese geográfica, geralmente é visto como uma forma da espécie partenogenética “escapar” da competição com as espécies bissexuadas que teriam melhor capacidade adaptativa. Entretanto, essa hipótese não considera as primeiras interações competitivas com antepassados bissexuados imediatos dos quais essas espécies se originaram, responsáveis pelo estabelecimento dos caminhos biogeográficos que as mesmas seguiram.

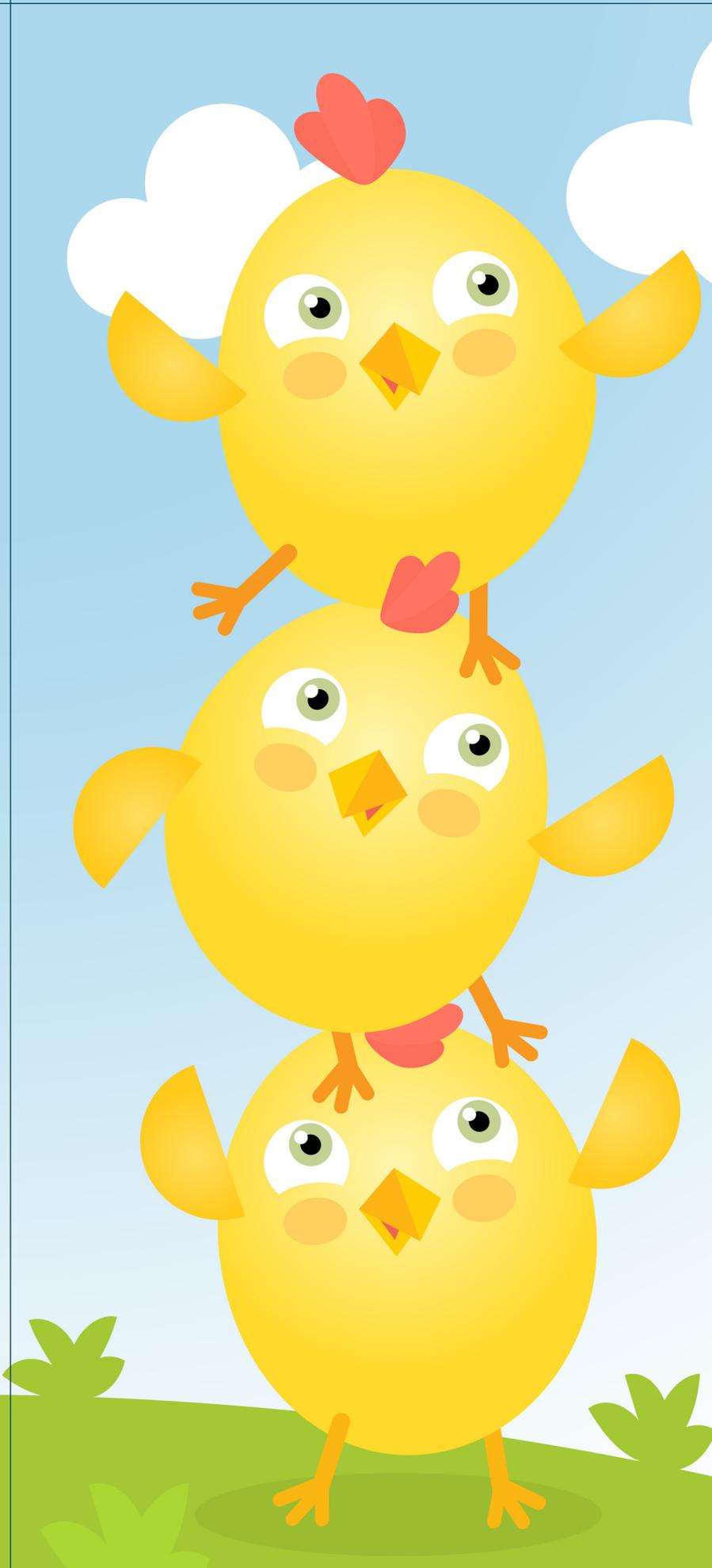
No processo de colonização de novos ambientes, a partenogênese pode ser vantajosa sobre a reprodução sexuada, pois permite a multiplicação da espécie a partir de um único indivíduo sexualmente maduro do sexo feminino. Além disso, na ausência de machos, seja em ambiente natural ou em cativeiro, reproduzir-se partenogeneticamente garante a manutenção da espécie por algumas gerações, revelando-se, assim, uma vantagem reprodutiva importante que também deve ser considerada.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partenogênese é mais um modo de reprodução em animais, tão bem estabelecida em algumas espécies quanto os tipos mais convencionais de reprodução sexual e assexual, e é consequência de mecanismos citogenéticos diversificados. A discussão sobre as implicações ecológicas e evolutivas da partenogênese permitem um novo olhar sobre a importância desse tipo de reprodução. Apesar das conhecidas vantagens da reprodução sexuada, espécies que se reproduzem por partenogênese aparentam estar adaptadas. Algumas delas (como alguns ácaros exclusivamente partenogenéticos) estão estabelecidas há mais de 100 milhões de anos, o que contradiz a hipótese comum de que o aparecimento desse tipo de reprodução seria apenas um “acidente” genético.

Espécies híbridas - Espécies originadas do cruzamento entre duas espécies diferentes. Para que o híbrido seja considerado numa nova espécie, é necessário que consiga se reproduzir, deixando descendentes férteis.

Coevolução - Evolução interdependente de duas ou mais espécies, possibilitada pelas interações ecológicas existentes entre elas.



REFERÊNCIAS

- FIORAVANTI, C. A flexibilidade sexual das fêmeas. *Revista Pesquisa Fapesp*, v. 195, p. 50 – 53, 2015
- LYNCH, M. Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis. *The Quarterly Review of Biology*, v. 59, p. 257 – 290, 1984.
- MITTWOCH, U. Parthenogenesis. *Journal of Medical Genetics*, v. 15, n. 3, p. 165–181, 1978.
- RIDLEY, M. *Evolução*. 3ª edição. Porto Alegre: Artmed, 2006.
- SIMON, J. C.; DELMOTTE, C.; RISPE, C.; CREASE, T. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of Linnean Society*, v. 7, p. 151 – 163, 2003.