

CAPACIDADES BIOLÓGICAS PREEXISTENTES E ADAPTAÇÃO RÁPIDA: MECANISMOS E ALCANCE DA DIVERSIFICAÇÃO INTRALINHAGEM

**PREEXISTING BIOLOGICAL CAPACITIES AND RAPID ADAPTATION:
MECHANISMS AND SCOPE OF WITHIN-LINEAGE DIVERSIFICATION**

Ciências Biológicas • 15/10/2026

REGISTRO DOI: [10.70773/revistatopicos/792023437](https://doi.org/10.70773/revistatopicos/792023437)

Marcio Fraiberg Machado¹

RESUMO

A rapidez das respostas adaptativas levanta questões sobre a contribuição dos recursos hereditários disponíveis antes das mudanças ambientais. Este estudo analisa a participação de capacidades genéticas e regulatórias preexistentes na adaptação rápida e na diversificação intralinhagem. Realizou-se uma revisão narrativa crítica, com síntese qualitativa de 42 publicações em inglês localizadas no PubMed, na Web of Science e no Google Acadêmico. A análise relacionou os mecanismos investigados aos delineamentos, às referências temporais e aos desfechos, distinguindo a participação dos componentes anteriores de sua suficiência para explicar as respostas. Os estudos documentaram contribuições da variação preexistente, da recombinação, do fluxo gênico e da regulação para mudanças alélicas, diferenciação fenotípica e especiação. Em alguns sistemas, a diversidade preservada participou de respostas posteriores e de reversões parciais das frequências alélicas. Os resultados sobre variação críptica e epigenética apresentaram diferentes níveis de evidência quanto à manifestação, ao benefício adaptativo e à transmissão das respostas. Alterações de sequência também contribuíram para a diferenciação. O conjunto sustenta a importância do repertório herdado e oferece subsídios à investigação do modelo de capacidades originalmente disponíveis. Conclui-se que a contribuição desses recursos está mais bem documentada que sua suficiência para explicar integralmente os desfechos. Testes funcionais e acompanhamento dos repertórios fundadores permitem investigar esse alcance, sem tomar a anterioridade à perturbação como demonstração da origem dos componentes ou de limites universais à diversificação.

Palavras-chave: Variação genética preexistente; Adaptação rápida;

Variação genética críptica; Regulação epigenética; Diversificação intralinhagem.

ABSTRACT

The speed of adaptive responses raises questions about the contribution of hereditary resources available before environmental change. This study examines the role of preexisting genetic and regulatory capacities in rapid adaptation and within-lineage diversification. A critical narrative review with qualitative synthesis examined 42 English-language publications identified through PubMed, Web of Science, and Google Scholar. The analysis linked the mechanisms investigated to study designs, temporal reference points, and outcomes, distinguishing the contribution of preexisting components from their sufficiency to explain the responses. The studies documented contributions from standing genetic variation, recombination, gene flow, and regulation to allele frequency changes, phenotypic differentiation, and speciation. In some systems, retained diversity contributed to subsequent responses and partial reversals in allele frequencies. Findings on cryptic variation and epigenetics provided varying levels of evidence regarding the expression, adaptive benefits, and transmission of responses. Sequence changes also contributed to differentiation. Together, these findings support the importance of inherited variation and inform investigation of the model of originally available capacities. The contribution of these resources is better documented than their sufficiency to fully explain the outcomes. Functional tests and tracking of founder genetic variation can assess this explanatory scope without treating presence before a disturbance as evidence of the components' origin or of universal limits to diversification.

Keywords: Standing genetic variation; Rapid adaptation; Cryptic

genetic variation; Epigenetic regulation; Within-lineage diversification.

1. INTRODUÇÃO

Mudanças ambientais abruptas alteram as condições de sobrevivência e reprodução das populações. A redução de recursos, a ocorrência de perturbações e a ocupação de novos habitats podem ser acompanhadas por respostas perceptíveis em poucas gerações. Compreender essa rapidez exige investigar quais componentes hereditários estavam disponíveis antes da mudança e como sua distribuição, transmissão e expressão participam das respostas observadas.

Nos peixes espinhosos, *Gasterosteus aculeatus*, variantes também encontradas em populações marinhas contribuem para a adaptação à água doce. Nos tentilhões de Darwin, blocos ancestrais de variação foram associados a diferenças no bico e no tamanho corporal (Jones et al., 2012; Rubin et al., 2022). Esses exemplos mostram que a diferenciação em um novo ambiente pode mobilizar recursos genéticos anteriores à sua ocupação. Cruzamentos entre populações e mudanças na regulação ampliam as possibilidades de combinação e manifestação desses recursos, como indicam os estudos sobre hibridação em tentilhões e variação críptica em peixes de cavernas (Grant; Grant, 2019; Rohner et al., 2013).

A relação entre continuidade hereditária e capacidade de resposta também interessa ao modelo intervencionista da diversidade biológica. No modelo de diversificação a partir de unidades ancestrais, propõe-se que linhagens originalmente distintas, denominadas unidades ancestrais, tenham originado conjuntos de

espécies por diversificação. Sua delimitação constitui um problema de pesquisa e não corresponde automaticamente às categorias de gênero ou família da classificação biológica (Wood, 2006; Lightner et al., 2011). Nesse contexto, conhecer o alcance dos recursos herdados ajuda a examinar quanto da diferenciação posterior poderia decorrer da composição dos fundadores e de suas possibilidades de recombinação e expressão.

É nessa perspectiva que o presente artigo discute a hipótese de capacidades originalmente disponíveis. A expressão designa a proposta de que recursos genéticos e regulatórios presentes na constituição inicial de unidades ancestrais teriam participado de sua diversificação posterior. Já o termo “preexistente”, aplicado às evidências do corpus, tem uma referência temporal mais restrita: indica componentes disponíveis antes da perturbação ou colonização investigada. A distinção permite relacionar os estudos a esse modelo intervencionista sem tomar a anterioridade a um evento ambiental como demonstração da origem desses componentes.

Neste artigo, "capacidades originalmente disponíveis" designa recursos genéticos e regulatórios presentes na constituição inicial de uma unidade ancestral, antes de sua diversificação. O termo não se refere a uma criação original no sentido religioso, mas a um ponto de referência temporal: a composição hereditária disponível no início do processo de diversificação examinado. Quando o texto se refere a recursos disponíveis antes de uma perturbação específica, usa a expressão "disponibilidade prévia de recursos", delimitada na seção 2.2.

A discussão sobre organização funcional e planejamento biológico, desenvolvida por Eberlin (2019), e a análise dos mecanismos de resposta ambiental apresentada por Silva (2021) oferecem referenciais para essa abordagem. A questão do planejamento e a proposta de diversificação a partir de unidades ancestrais, contudo, envolvem perguntas distintas. A primeira diz respeito à origem da organização funcional; a segunda, às relações de descendência e ao alcance da diferenciação dentro das unidades ancestrais propostas. Os mecanismos examinados nesta revisão são pertinentes a essas discussões, embora sua ocorrência também seja reconhecida pelas explicações evolutivas.

Os estudos reunidos abrangem mudanças nas frequências alélicas, diferenciação morfológica e isolamento reprodutivo. Também documentam alterações de sequência, duplicações e modificações regulatórias associadas à diversidade dos organismos (Brawand et al., 2014). Compará-los exige considerar o que cada trabalho investigou: identificar a participação de uma variante herdada em determinado caráter é diferente de demonstrar que o repertório inicial explica toda a resposta. Essa distinção orienta a avaliação dos resultados e evita estender conclusões obtidas em um sistema a toda a diversificação biológica.

Esta revisão narrativa crítica, com síntese qualitativa de 42 publicações em inglês, analisa a contribuição de capacidades genéticas e regulatórias preexistentes para a adaptação rápida e a diversificação intralinhagem. A questão orientadora é: em quais condições componentes anteriores à perturbação contribuem para as respostas observadas, e até que ponto os estudos permitem avaliar sua suficiência? O artigo está organizado em dois níveis complementares: (a) a revisão dos mecanismos documentados na

literatura; (b) a discussão das implicações desses mecanismos para o modelo intervencionista de diversificação a partir de unidades ancestrais. O segundo nível não substitui nem antecipa o primeiro: a análise empírica permanece restrita aos dados revisados, e as implicações são discutidas apenas na seção final.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

A resposta a uma mudança ambiental depende das características dos organismos e das condições que encontram. Um indivíduo pode modificar seu funcionamento durante a vida, enquanto uma população apresenta mudanças hereditárias ao longo das gerações. Para compreender a adaptação, é necessário relacionar essas mudanças aos seus efeitos sobre a sobrevivência e a reprodução. A ocorrência de uma resposta ao estresse, por si só, não estabelece seu benefício.

2.1. Continuidade Hereditária e Variação Preexistente

A transmissão dos componentes hereditários ajuda a compreender como a diversidade permanece disponível. Nos cruzamentos com ervilhas, *Pisum sativum*, Mendel (1866) observou o reaparecimento de características que não se manifestavam na geração anterior. Sua ausência visível não correspondia à eliminação dos elementos responsáveis pela transmissão. Nesse contexto, *unverändert*, traduzido como "inalterado", designa a não-modificação dos elementos hereditários na passagem de uma geração a outra: os fatores transmitidos mantêm sua identidade, ainda que não se manifestem no fenótipo. Essa continuidade permite a formação de descendentes diferentes por combinações de componentes herdados, sem implicar imutabilidade das espécies.

Alelos são formas alternativas de uma sequência de DNA em determinada posição do genoma, denominada *locus*. Sob dominância completa, um alelo recessivo pode ser transmitido por um heterozigoto sem produzir o fenótipo observado no homozigoto recessivo. Durante a reprodução sexuada, a segregação e a recombinação modificam as associações entre variantes, enquanto mutações podem produzir novas variantes de sequência. Esses processos permitem distinguir a transmissão dos componentes, sua reorganização e as alterações no próprio DNA.

A frequência alélica corresponde à proporção de um alelo entre as cópias de determinado *locus* em uma população. As variantes presentes antes de uma mudança seletiva compõem a variação genética preexistente. Sua disponibilidade pode acelerar a adaptação, pois a seleção atua sobre alelos já presentes quando as condições mudam (Barrett; Schluter, 2008). Nos peixes espinhosos, *Gasterosteus aculeatus*, variantes associadas a *Eda*, também encontradas em populações marinhas, participam repetidamente da redução das placas ósseas em água doce (Colosimo et al., 2005).

A contribuição dessas variantes depende de sua distribuição e de suas associações no genoma. Um haplótipo reúne variantes situadas em um mesmo cromossomo, que podem ser transmitidas conjuntamente. Segmentos compartilhados foram relacionados à diferenciação em espinhosos e tentilhões de Darwin (Nelson; Cresko, 2018; Rubin et al., 2022). Quando poucos indivíduos colonizam um ambiente, transportam uma parcela da diversidade da população de origem. As possibilidades de resposta dependem, portanto, da composição dos fundadores e da diversidade preservada nas gerações seguintes.

A conservação de componentes também permite distinguir dois fenômenos: o reaparecimento de um fenótipo recessivo e a reversão de frequências alélicas. O primeiro envolve a manifestação de uma variante em determinada combinação genotípica. O segundo corresponde ao retorno, total ou parcial, das frequências populacionais a uma condição anterior, independentemente das relações de dominância.

2.2. Intercâmbio Genético, Regulação e Expressão

O fluxo gênico modifica o repertório populacional pela transferência de variantes mediante reprodução. A hibridação reúne componentes de linhagens diferenciadas; a introgressão envolve sua incorporação por cruzamentos posteriores com uma população parental. Nos tentilhões, esse intercâmbio foi relacionado a mudanças na variação morfológica, com efeitos distintos entre caracteres e períodos (Grant; Grant, 2019). Uma variante pode, assim, ser nova para a população receptora e já estar presente na doadora. Ao examinar sua anterioridade, é necessário identificar a população e o evento tomados como referência.

A presença de uma variante não determina sozinha sua manifestação. A regulação gênica influencia quando, onde e em que intensidade os genes atuam. Na variação genética críptica, diferenças hereditárias apresentam efeitos pouco expressos em certas condições, tornando-se perceptíveis quando o contexto muda. No tetra-mexicano, *Astyanax mexicanus*, intervenções sobre HSP90, proteína que auxilia o dobramento e a estabilidade de outras proteínas, expuseram variação ocular sobre a qual foi possível exercer seleção (Rohner et al., 2013).

A plasticidade fenotípica corresponde à capacidade de um mesmo genótipo produzir fenótipos diferentes conforme o ambiente. Ela pode interagir com a variação críptica, pois genótipos distintos também diferem em suas respostas ambientais. A regulação epigenética participa de algumas dessas respostas por mecanismos como a metilação do DNA e modificações das proteínas associadas à cromatina, sem alteração da sequência de bases.

A persistência de uma alteração no indivíduo precisa ser distinguida de sua transmissão aos descendentes. Quando gerações sucessivas permanecem expostas ao mesmo estímulo, uma marca pode ser produzida novamente pelo ambiente. A investigação da herança epigenética considera, por isso, as gerações expostas, a permanência da alteração após a retirada do estímulo e sua relação com o caráter estudado (Heard; Martienssen, 2014).

Neste artigo, “capacidades biológicas preexistentes” reúne recursos genéticos e regulatórios disponíveis antes da perturbação ou colonização examinada. A expressão permite compará-los quanto à sua participação nas respostas, preservando as diferenças entre variação alélica, plasticidade, regulação e intercâmbio genético. O termo “disponibilidade prévia de recursos” é empregado nesse sentido temporal delimitado: um recurso anterior passa a contribuir para o desempenho nas condições investigadas, sem que essa anterioridade estabeleça sua origem em antecipação ao evento. A distinção entre “capacidades originalmente disponíveis” (constituição inicial de uma unidade ancestral) e “disponibilidade prévia de recursos” (anterioridade a uma perturbação específica) é mantida ao longo do texto.

"Salvaguarda" designa, neste artigo, o processo pelo qual componentes herdados contribuem para a preservação de função, sobrevivência ou reprodução diante de uma perturbação. O termo não implica que toda alteração molecular tenha efeito protetor: seu reconhecimento exige evidência de benefício, pois alterações genéticas ou epigenéticas também podem ser neutras ou prejudiciais. A discussão dos mecanismos de adaptação apresentada por Silva (2021) orienta o interesse pelas condições em que a organização herdada favorece a persistência dos organismos.

2.3. Diversificação e Hipótese de Capacidades Originalmente Disponíveis

O conceito de espécie delimita parte dos desfechos examinados na revisão. Mayr (1996) enfatiza as relações reprodutivas entre populações, enquanto De Queiroz (2007) caracteriza espécies como linhagens de metapopulações que evoluem separadamente. A especiação pode envolver diferenciação ecológica, comportamental e reprodutiva, sem exigir o aparecimento de um órgão novo. Quando a diversificação está associada à ocupação de diferentes recursos ou modos de vida, caracteriza-se uma radiação adaptativa.

Um modelo de diversificação a partir de unidades ancestrais investiga a hipótese de que linhagens originalmente distintas teriam originado conjuntos de espécies. Nessa abordagem, uma unidade inicial pode originar várias espécies. Sua delimitação exige critérios explícitos e não corresponde automaticamente a espécie, gênero ou família (Wood, 2006; Lightner et al., 2011). Comparações morfológicas, genômicas e reprodutivas oferecem dados para investigar esses agrupamentos.

O modelo de capacidades originalmente disponíveis propõe que recursos presentes na constituição inicial dessas unidades ancestrais tenham participado de sua diversificação posterior. O interesse recai sobre o alcance da composição hereditária inicial: quais diferenças poderiam resultar da transmissão, recombinação e expressão desses recursos? A discussão sobre organização funcional apresentada por Eberlin (2019) atribui significado às capacidades biológicas, enquanto o modelo comparativo de unidades ancestrais investiga as relações de descendência e sua diferenciação.

Essas proposições possuem alcance histórico distinto da anterioridade demonstrada em um estudo de adaptação. Uma variante identificada antes da colonização de um ambiente constitui evidência de disponibilidade naquele momento. Sua presença na constituição original de uma unidade ancestral é uma hipótese adicional. Como a adaptação por variação preexistente também integra explicações evolutivas, sua ocorrência fornece mecanismos pertinentes a esse debate, mas não distingue isoladamente a origem proposta para esses recursos (Barrett; Schluter, 2008).

Neste trabalho, “diversificação intralinhagem” delimita as relações de descendência examinadas em cada sistema, considerando o intercâmbio entre linhagens quando documentado. Os conjuntos estudados não são automaticamente classificados como unidades ancestrais. Para investigar essa correspondência, os agrupamentos propostos precisam ser confrontados com evidências independentes das utilizadas em sua definição. Esse procedimento evita empregar o mesmo caráter para estabelecer e confirmar suas fronteiras.

A macroevolução abrange padrões e processos na escala das espécies e acima dela, incluindo especiação, extinção e mudanças morfológicas (Jablonski, 2017). O corpus contém estudos de especiação e radiações adaptativas, além de trabalhos que documentam duplicações e outras alterações de sequência (Brawand et al., 2014). A análise da diversificação considera essas contribuições junto à reutilização dos componentes herdados.

A distinção entre contribuição e suficiência orienta a comparação das evidências. Demonstrar contribuição significa estabelecer a participação de um componente na resposta; avaliar suficiência exige determinar se o conjunto proposto explica o desfecho nas condições investigadas. Essa diferença dá forma à questão central da revisão: quanto da resposta pode ser sustentado pelo repertório fundador e quais resultados dependem de alterações ou incorporações posteriores? Essa distinção permite examinar o alcance dos repertórios fundadores e relacionar os mecanismos documentados ao modelo de diversificação a partir de unidades ancestrais.

3. METODOLOGIA

3.1. Delineamento e Questão de Pesquisa

Este estudo é uma revisão narrativa crítica, com síntese qualitativa de 42 publicações em inglês. A questão orientadora é: em quais condições componentes biológicos anteriores a uma perturbação contribuem para respostas adaptativas rápidas e diversificação intralinhagem? A leitura dos estudos buscou identificar esses componentes e examinar até que ponto os resultados permitem avaliar sua suficiência para explicar os caracteres investigados. A

discussão das implicações para o modelo intervencionista é apresentada separadamente na seção 5.5 e não orientou a seleção nem a avaliação das evidências.

Cada publicação foi contabilizada uma única vez no corpus, mesmo quando apresentou resultados pertinentes a mais de um eixo da revisão. A análise tomou como referência os resultados relacionados à questão de pesquisa, respeitando as diferenças entre organismos, delineamentos e escalas temporais. Não foi realizada metanálise.

3.2. Fontes de Informação e Estratégias de Busca

As publicações foram localizadas no PubMed, na Web of Science e no Google Acadêmico, em buscas realizadas de 9 a 16 de agosto de 2026. A leitura e a análise ocorreram entre 20 de agosto e 21 de setembro de 2026. O PubMed Central, as páginas dos periódicos e os repositórios científicos foram utilizados para obter textos completos e materiais suplementares.

Foram empregados descritores em inglês para direcionar a busca à literatura de circulação internacional. O corpus analisado contém exclusivamente publicações nesse idioma. A escolha do inglês se deve a três razões: (a) é o idioma predominante na literatura de genética, evolução e biologia molecular indexada nas bases consultadas; (b) permite acesso à maior parte dos estudos primários sobre os sistemas biológicos examinados (ciclídeos, tentilhões, espinhosos, *Drosophila*, *Daphnia*); (c) as bases PubMed e Web of Science indexam predominantemente publicações em inglês. Essa delimitação não corresponde a uma classificação pela nacionalidade dos autores ou pelo país de realização das pesquisas, e reconhece-se que estudos relevantes podem existir em outros idiomas. As

combinações de termos abrangeram cinco eixos, apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Estratégias de busca por eixo temático

Eixo	Combinação de termos
Variação preexistente	<i>"standing genetic variation" AND ("rapid adaptation" OR "rapid evolution")</i>
Fluxo gênico e hibridação	<i>(hybridization OR introgression OR "gene flow") AND ("adaptive radiation" OR "genetic variation")</i>
Regulação epigenética	<i>(epigenetic OR "DNA methylation" OR "chromatin remodeling") AND ("environmental change" OR adaptation)</i>
Variação críptica e HSP90	<i>("cryptic genetic variation" OR "phenotypic capacitance") AND (HSP90 OR "evolutionary capacitor")</i>
Diferenciação e adaptação rápida	<i>("rapid adaptation" OR "rapid evolution" OR "evolutionary rescue") AND ("genetic variation" OR "standing variation")</i>

Fonte: elaboração própria.

Título, autoria, ano e DOI ou outro identificador bibliográfico foram usados para conferir a identidade dos trabalhos e evitar entradas repetidas. A base em que uma publicação foi localizada foi distinguida do local utilizado para obter seu texto completo.

3.3. Critérios de Composição do Corpus

O corpus foi composto por publicações em inglês com resultados próprios relacionados à questão de pesquisa, identificação

bibliográfica verificável e texto completo disponível para leitura dos métodos e resultados. Foram considerados trabalhos sobre variação preexistente, fluxo gênico e recombinação, regulação, variação críptica, epigenética e diferenciação natural ou experimental.

A análise contemplou tanto a participação de componentes preexistentes quanto resultados que apontaram contribuição limitada ou envolvimento de outros mecanismos. A diversidade de organismos e delineamentos foi considerada na organização e na comparação dos estudos.

Revisões, comentários e textos conceituais utilizados na fundamentação ou na discussão não foram contabilizados entre as 42 publicações. Trabalhos sem relação com a questão de pesquisa, sem identificação bibliográfica confirmável ou disponíveis apenas em resumo não compuseram o corpus analítico.

A consulta ao texto completo pôde ocorrer pelo periódico, por repositórios ou por cópia disponibilizada ao pesquisador. Assim, a ausência de acesso aberto no site do periódico não impediu a inclusão quando o conteúdo integral estava disponível por outra via.

A Tabela 2 reúne os critérios de composição do corpus. Publicações que compartilharam amostras ou séries de dados foram mantidas, considerando-se essa dependência na interpretação dos resultados.

Tabela 2. Critérios de composição do corpus

Critério	Inclusão	Exclusão
Pertinência temática	Resultados próprios sobre pelo menos um dos cinco eixos: (a) variação preexistente; (b) fluxo gênico e	Ausência de relação com

	recombinação; (c) regulação e variação críptica; (d) perturbação ambiental; (e) diferenciação, especiação ou novidade funcional	qualquer um dos cinco eixos
Natureza da publicação	Pesquisa original com resultados próprios (experimental, observacional, genômica, modelagem com dados primários)	Revisões, comentários, editoriais e textos conceituais
Identificação o bibliográfica	Título, autoria e publicação confirmáveis por DOI ou outro registro bibliográfico	Identidade bibliográfica não confirmável.
Acesso ao conteúdo	Texto completo recuperado por periódico, repositório ou cópia fornecida, permitindo consultar métodos e resultados	Texto completo não recuperado.
Idioma do corpus	Publicações em inglês.	Publicações em outros idiomas.
Referência temporal	Estudos com perturbação, colonização ou intervenção identificável, permitindo distinguir componentes anteriores e posteriores	Estudos sem referência temporal definida

Fonte: elaboração própria.

Os cinco eixos da linha "Pertinência temática" correspondem às estratégias de busca da Tabela 1 e organizam a síntese da seção 3.6. Um trabalho foi incluído quando apresentou resultados próprios sobre pelo menos um desses eixos, ainda que não cobrisse todos. A linha "Referência temporal" foi acrescentada porque a distinção entre componentes anteriores e posteriores à perturbação é central para a questão da revisão.

3.4. Seleção e Composição do Corpus

A seleção foi conduzida pelo autor a partir das publicações localizadas nas três fontes de busca. Títulos e resumos auxiliaram a identificação dos trabalhos pertinentes; a leitura dos textos completos permitiu examinar os métodos, os resultados e sua relação com a questão da revisão. Em casos de dúvida sobre a pertinência de um trabalho, a decisão foi registrada e confrontada com os critérios da Tabela 2. O conjunto consolidado reúne 42 publicações, identificadas pelos códigos A01 a A42 nas tabelas de resultados. Esses códigos relacionam os trabalhos às evidências discutidas e permitem conferir a composição do corpus, sem duplicar a contagem quando uma publicação contribui para diferentes temas.

Os registros consolidados das publicações incluídas foram preservados, com identificação bibliográfica completa. A seleção seguiu as etapas descritas na Tabela 2-A, que apresenta, de forma retrospectiva e aproximada, o número de registros em cada fase: identificação nas bases, remoção de duplicatas, triagem por título e resumo, leitura de texto completo e composição final. Como a revisão é narrativa e não pretende esgotar a literatura, as contagens são aproximadas e não substituem um fluxo de triagem sistemática. A Tabela 2-A permite, contudo, verificar a ordem de grandeza do corpus e as principais razões de exclusão.

Tabela 3. A: Etapas de seleção do corpus (contagens aproximadas)

Etapas	Registros	Observação
Identificação nas bases (PubMed, Web of Science, Google Acadêmico)	1.200	Soma bruta das cinco estratégias da Tabela 1

Após remoção de duplicatas	780	Duplicatas entre bases
Após triagem por título e resumo	140	Excluídos por não tratar dos eixos da revisão
Após leitura de texto completo	42	Excluídos por ausência de resultados próprios, texto completo indisponível ou identificação não confirmável

Fonte: elaboração própria.

3.5. Leitura e Avaliação Crítica das Evidências

A leitura concentrou-se nos métodos e resultados relacionados às afirmações examinadas, incluindo figuras, tabelas e materiais suplementares pertinentes. Os resumos serviram à identificação dos trabalhos, sem substituir a consulta ao texto completo.

A Tabela 3 apresenta os campos usados para orientar a organização e a avaliação crítica das evidências. Sua função é relacionar as afirmações discutidas ao delineamento e aos resultados de cada publicação.

Tabela 4. Campos de organização e avaliação das evidências

Campo		Finalidade
Publicação	e	Código, autores, ano, título, DOI, versão e enunciado no manuscrito
Sistema	e	Organismo, população, ambiente e procedimento
delineamento		
Amostragem		Indivíduos, populações, réplicas e controles

Referência temporal		Evento, duração e gerações, com anterioridade observada ou inferida
Mecanismo desfecho	e	Fonte da variação e resultado molecular, fenotípico ou reprodutivo
Natureza evidência	da	Associação, acompanhamento, intervenção ou inferência histórica
Persistência transmissão	e	Retirada do estímulo, descendentes e exposição das gerações
Localização na fonte		Página, seção, figura, tabela ou suplemento
Restrições dependências	e	Limitações, alternativas e compartilhamento de dados
Decisão conferência	de	Manutenção, reformulação ou exclusão, com justificativa

Fonte: elaboração própria.

A avaliação foi qualitativa, sem atribuição de nota global aos estudos. Foram distinguidas evidências de associação, acompanhamento temporal, intervenção e inferência histórica comparativa. Em cada caso, examinou-se se o procedimento empregado sustentava a conclusão discutida.

Para reconhecer um componente como preexistente, tomou-se como referência a perturbação ou colonização investigada. A presença observada antes desse evento foi distinguida da anterioridade inferida por reconstrução histórica. Também se diferenciou a associação com um desfecho da demonstração de causalidade ou suficiência.

Nos estudos epigenéticos, associação, intervenção e persistência foram examinadas separadamente. Alterações na sequência regulatória do DNA foram distinguidas de mudanças epigenéticas. A interpretação da transmissão entre gerações considerou a exposição dos organismos e de seus descendentes ao estímulo, conforme as distinções discutidas por Heard e Martienssen (2014).

A rapidez das respostas foi examinada conforme a duração do acompanhamento e o número de gerações informado pelos estudos. As diferenças entre organismos e desfechos tornaram inadequado adotar um único limiar temporal.

3.6. Síntese Qualitativa

Os resultados foram reunidos por sistema biológico e comparados em cinco eixos: variantes preexistentes; fluxo gênico e recombinação; regulação e variação críptica; perturbação ambiental; e diferenciação, especiação e novidade funcional. Esses eixos organizaram a interpretação dos trabalhos e não representam conjuntos independentes de publicações.

A comparação considerou o mecanismo investigado, o desfecho e a escala temporal de cada estudo. Mudanças nas frequências alélicas, diferenças morfológicas, isolamento reprodutivo e aquisição de função foram examinados como resultados distintos. Uma explicação sustentada para determinado caráter não foi estendida automaticamente ao conjunto da diversificação.

A diversidade de delineamentos e medidas de resposta fundamentou a opção pela síntese qualitativa. Trabalhos com dados compartilhados foram interpretados em conjunto, sem contar seus resultados como confirmações independentes. O número de

publicações sobre um mecanismo não foi usado como medida de sua força explicativa.

A discussão distingue a contribuição de recursos preexistentes de sua suficiência para explicar a resposta estudada. As conclusões se referem ao corpus examinado e às condições investigadas em cada trabalho. Quando um mecanismo não foi testado, sua ausência de investigação não foi tomada como evidência de impossibilidade.

4. RESULTADOS

Foram analisadas 42 publicações em inglês: nove sobre ciclídeos, sete sobre tentilhões de Darwin, nove sobre peixes espinhosos e 17 sobre outros sistemas biológicos. Os trabalhos incluíram comparações genômicas, acompanhamento de populações, cruzamentos, intervenções funcionais, experimentos de seleção e modelagem.

As Tabelas 4 a 7 apresentam os estudos identificados pelos códigos A01 a A42, seus resultados e o alcance das evidências. A síntese a seguir reúne os achados por mecanismo e desfecho. Publicações com amostras ou séries parcialmente compartilhadas foram consideradas nessa relação, sem tratar seus resultados como confirmações independentes.

Tabela 5. Estudos com ciclídeos: mecanismos e alcance dos resultados

Estudo	Sistema e resultado	O que a evidência permite concluir
A01. Brawand et	Comparações genômicas e de	Ensaio em peixe-zebra mostraram diferenças de

al. (2014)	expressão identificaram variação ancestral, duplicações, divergência regulatória e microRNAs inferidos como novos.	atividade entre seis elementos regulatórios selecionados e seus correspondentes. Essa demonstração funcional não se estende automaticamente a todas as diferenças genômicas identificadas.
A02. Meier et al. (2017)	Ancestralidade híbrida associada à diversificação dos ciclídeos do lago Vitória.	Os padrões genômicos sustentam contribuição de hibridação anterior à radiação; a sequência histórica foi reconstruída a partir dos genomas.
A03. Malinsky et al. (2018)	Análise de 134 indivíduos de 73 espécies do lago Malawi identificou variantes compartilhadas e fluxo gênico.	As relações genômicas incluem intercâmbio entre linhagens; a diferenciação das espécies não é descrita adequadamente apenas por separações sem fluxo gênico.
A04. Takuno et al. (2019)	Regiões de diferenciação entre espécies foram relacionadas à variação anterior à radiação.	A comparação sustenta o recrutamento de variantes antigas nas regiões investigadas, sem estabelecer experimentalmente a função de cada variante candidata.
A05. Urban et al. (2021)	Variação de <i>agrp2</i> relacionada à pigmentação apresentou origem ancestral no Vitória e provavelmente recente no Malawi.	Caracteres semelhantes podem envolver variantes com histórias distintas; a explicação baseada em variação ancestral não se aplica indistintamente aos dois sistemas.

A06. Nakamura et al. (2021)	Regiões divergentes em três espécies foram associadas à variação preexistente.	Os dados relacionam a diferenciação genômica à diversidade anterior, mas não individualizam o efeito fenotípico de cada variante associada.
A07. Vernaz et al. (2021)	Padrões de metilação foram associados à expressão de genes relacionados à ecologia e ao desenvolvimento.	A associação identifica uma relação entre metilação e expressão; não estabelece, por si, causalidade nem transmissão transgeracional das diferenças.
A08. Vernaz et al. (2022)	Diferenças de metilação apresentaram remodelamento e persistência parcial em ambiente comum.	Parte das diferenças persistiu nas condições compartilhadas. O delineamento não estabelece que essa persistência seja independente da variação na sequência do DNA.
A41. Meier et al. (2019)	A comparação entre lagos relacionou a radiação no Mweru à ancestralidade híbrida e à oportunidade ecológica.	A disponibilidade de diversidade por hibridação deve ser considerada junto às condições ecológicas; o intercâmbio genético isolado não explica os diferentes desfechos entre lagos.

Fonte: elaboração própria, com base nas publicações identificadas em cada linha. Os códigos correspondem ao registro bibliográfico da revisão.

Tabela 5. Estudos com tentilhões de Darwin: variação ancestral, diferenciação e especiação

Estudo	Sistema e resultado	O que a evidência permite concluir
A09. Lamichhane	Uma região que inclui <i>ALX1</i> foi	O mapeamento relaciona uma região genômica à forma do

y et al. (2015)	associada à forma do bico; também foram identificadas relações de fluxo gênico.	bico, sem individualizar todas as variantes responsáveis pela associação.
A10. Lamichhane y et al. (2016)	Uma região que inclui <i>HMGA2</i> foi associada ao tamanho do bico e à sobrevivência durante seca.	A relação com sobrevivência situa a associação em um episódio seletivo. Como a região contém outros genes, o resultado não atribui sozinho todo o efeito a uma variante de <i>HMGA2</i> .
A11. Han et al. (2017)	Regiões divergentes apresentaram haplótipos antigos e baixa recombinação.	A história dos haplótipos indica que parte da variação antecede a diferenciação examinada; a divergência dessas regiões não equivale, por si, à demonstração de isolamento reprodutivo.
A12. Lamichhane y et al. (2018)	Dados genealógicos e genômicos documentaram uma linhagem híbrida reprodutivamente isolada.	O acompanhamento sustenta isolamento em relação à população residente estudada, delimitando o contexto em que a especiação foi documentada.
A13. Rubin et al. (2022)	Blocos ancestrais foram associados à diversidade do bico e do tamanho corporal.	Os resultados vinculam componentes ancestrais a diferenças fenotípicas; não atribuem experimentalmente uma função a cada variante contida nos blocos.
A14. Enbody et al. (2023)	Análise de 3.955 genomas associada a três décadas de acompanhamento de frequências alélicas e fenótipos.	A série temporal permite relacionar mudanças genômicas e fenotípicas ao longo do acompanhamento. Dados parcialmente compartilhados com outros trabalhos não constituem replicações independentes.

A35. Grant e Grant (2019)	Acompanhamento da hibridação e de mudanças na variação morfológica do bico.	Os efeitos dos cruzamentos diferiram entre espécies, caracteres e períodos; a hibridação não ampliou uniformemente a variação de todos os caracteres.
----------------------------------	---	---

Fonte: elaboração própria, com base nas publicações identificadas em cada linha.

Tabela 6. Estudos com peixes espinhosos: recrutamento de variantes e respostas a novos ambientes

Estudo	Sistema e resultado	O que a evidência permite concluir
A15. Colosimo et al. (2005)	Mapeamento e transgenia relacionaram alelos de <i>Eda</i> , também presentes em populações marinhas, à redução das placas ósseas.	O estudo combina evidência funcional com reutilização recorrente de variantes compartilhadas. A origem compartilhada é predominante, mas não abrange todos os casos examinados.
A16. Chan et al. (2010)	Ensaio funcionais demonstraram a participação de deleções regulatórias de <i>Pitx1</i> na redução pélvica.	A diferença fenotípica envolve alteração da sequência regulatória do DNA; não corresponde apenas a uma mudança epigenética de expressão.
A17. Jones et al. (2012)	Variantes codificadoras e regulatórias foram relacionadas à adaptação à água doce.	A diferenciação envolve diversas regiões genômicas, com contribuições distintas; o resultado não se reduz à participação de um único <i>locus</i> .

A18. Lescak et al. (2015)	Diferenciação genética e morfológica em populações de habitats formados após terremoto.	O intervalo de até cinquenta anos delimita a diferenciação local acompanhada, não a idade de origem de todas as variantes envolvidas.
A19. Nelson e Cresko (2018)	Haplótipos antigos foram relacionados à adaptação de populações recentes.	A anterioridade dos haplótipos foi inferida por reconstrução genômica; sua história antecede o estabelecimento das populações examinadas.
A20. Bassham et al. (2018)	Seleção repetida de haplótipos associados à água doce.	Os resultados sustentam reutilização de haplótipos nas populações estudadas. A sobreposição parcial do sistema com A18 deve ser considerada ao avaliar a independência das evidências.
A21. Marques et al. (2018)	Introdução experimental acompanhada de resposta genômica e morfológica em dezenove anos.	O experimento relaciona a resposta à composição introduzida e às novas condições. Sua interpretação depende do ecótipo e da diversidade presentes nos colonizadores.
A22. Roberts Kingman et al. (2021)	Populações naturais e experimentais apresentaram mudanças genômicas em até cinco anos.	A previsão foi avaliada para os componentes genômicos definidos no estudo; esse alcance não equivale à previsão de toda a diferenciação futura.
A23. Kwakye et al. (2026)	Genômica e parentesco identificaram contribuição desproporcional de poucos portadores de variantes favoráveis.	A representação das variantes entre os fundadores influencia a resposta; o número de colonizadores, isoladamente, não descreve a diversidade adaptativa transportada.

Fonte: elaboração própria, com base nas publicações identificadas em cada linha.

Tabela 7. Estudos em outros sistemas biológicos: mecanismos, respostas e alcance das evidências

Estudo	Sistema e resultado	O que a evidência permite concluir
A24. Gore et al. (2018)	Em peixes cavernícolas, a intervenção na metilação recuperou parcialmente o desenvolvimento ocular.	A intervenção demonstra participação da metilação no desenvolvimento examinado; não demonstra recuperação da visão nem transmissão da recuperação aos descendentes.
A25. Donihue et al. (2018)	Lagartos apresentaram diferenças morfológicas após furacões, examinadas também por ensaios de resistência ao vento.	A combinação de observação e ensaio relaciona a morfologia ao desempenho sob vento, sem identificar o mecanismo molecular responsável pelas diferenças.
A26. Donihue et al. (2020)	Persistência de diferenças morfológicas e associação com exposição a furacões em lagartos.	O estudo amplia o acompanhamento dos caracteres associados aos furacões, mas não estabelece a base molecular de sua transmissão.
A27. Teotónio et al. (2009)	A seleção reversa em <i>Drosophila melanogaster</i> produziu reversão parcial das frequências alélicas examinadas.	O retorno foi parcial e observado nos marcadores analisados; não corresponde à restauração demonstrada de todo o genoma à condição inicial.

A28. Phillips et al. (2016)	Respostas à seleção laboratorial em <i>Drosophila</i> foram compatíveis com participação de variação preexistente.	A diversidade anterior oferece uma explicação para as respostas, sem excluir a participação de mutações surgidas durante o experimento.
A29. Rohner et al. (2013)	A perturbação de HSP90 expôs variação ocular em <i>Astyanax</i> , mantida após seleção.	A persistência sem o inibidor sustenta a seleção de variação antes amortecida; não demonstra que a transmissão tenha ocorrido por herança epigenética.
A30. Lemus et al. (2023)	AGO1 e HSP90 amorteceram variantes distintas em <i>Arabidopsis</i> , com participação funcional de <i>HUA2</i> .	A manifestação da variação depende de interações regulatórias e do contexto genético; AGO1 e HSP90 não afetam indistintamente o mesmo conjunto de variantes.
A31. Brennan et al. (2025)	<i>Acartia tonsa</i> apresentou divergência genética e epigenética após 25 gerações sob aquecimento e acidificação.	A exposição continuada não separa a transmissão das marcas de sua produção recorrente pelo ambiente. A persistência nesse regime não basta para estabelecer herança independente do estímulo.
A32. Fuhrmann et al. (2023)	Genômica e mapeamento sustentaram diferenciação poligênica entre ecótipos de <i>Clunio</i> , com alelos compartilhados.	A diferenciação ecológica envolve múltiplos componentes e pode ocorrer com fluxo gênico nas relações examinadas; não exige ausência completa de intercâmbio entre os ecótipos.
A33. Chaturvedi et al. (2021)	Genomas de <i>Daphnia magna</i> ressuscitadas revelaram reversões alélicas após redução da predação.	A comparação temporal documenta mudança na representação de variantes preservadas. Poucos genótipos regionais podem representar

		parcela expressiva da variação envolvida.
A34. Bergland et al. (2014)	Oscilações alélicas sazonais recorrentes em <i>Drosophila</i> durante três anos.	A recorrência temporal sustenta a interpretação de seleção sazonal; os efeitos de ligação precisam ser considerados ao atribuir a resposta a variantes individuais.
A36. Sayed et al. (2025)	A perturbação de HSP90 em <i>Tribolium</i> expôs redução ocular ligada a <i>atona1</i> , com persistência hereditária.	A vantagem reprodutiva foi demonstrada sob luz constante, delimitando a condição em que a redução ocular apresentou benefício.
A37. Stelkens et al. (2014)	Híbridos F2 de <i>Saccharomyces</i> persistiram sob concentrações salinas mais elevadas.	O experimento demonstra maior persistência dos híbridos nas condições testadas, sem individualizar as variantes responsáveis pelo resultado.
A38. Gutierrez-Rodriguez et al. (2026)	Diferenças de metilação em 120 adultos de <i>Salmo salar</i> amostrados ao longo de duas décadas.	A comparação identifica mudanças temporais no epigenoma; não estabelece sua causa ambiental específica, seu benefício adaptativo ou sua transmissão entre gerações.
A39. Matz et al. (2018)	Genômica e modelagem em <i>Acropora</i> projetaram adaptação térmica com participação de variação preexistente.	O potencial adaptativo é uma projeção condicionada aos parâmetros genéticos, à migração e ao cenário de aquecimento; não equivale ao acompanhamento empírico de todas as gerações projetadas.
A40. McDonough et al. (2026)	Exposições à hipóxia separadas por sessenta dias alteraram os padrões de metilação em ostras.	O delineamento identifica efeitos persistentes da experiência anterior no indivíduo; não testa transmissão transgeracional desses efeitos.

A42. Bitter et al. (2019)	Seleção larval sobre variação preexistente em mexilhões sob pH reduzido, com compensação parcial do crescimento.	A resposta ocorreu durante uma geração e envolveu mortalidade larval; a compensação parcial não demonstra eliminação dos custos da acidificação nem manutenção do efeito nas gerações seguintes.
----------------------------------	--	--

Fonte: elaboração própria, com base nas publicações identificadas em cada linha.

4.1. Variação Preexistente e Respostas à Seleção

A participação de variantes anteriores à mudança ambiental foi documentada nos principais grupos de organismos examinados. Nos peixes espinhosos, *Gasterosteus aculeatus*, alelos associados a *Eda* e outros componentes presentes em populações marinhas participaram repetidamente da adaptação à água doce. Os resultados abrangeram regiões codificadoras, regulatórias e haplótipos compartilhados entre populações (Colosimo et al., 2005; Jones et al., 2012; Nelson; Cresko, 2018; Bassham et al., 2018). A distribuição dessa diversidade entre os colonizadores também influenciou a resposta: Kwakye et al. (2026) identificaram contribuição desproporcional de poucos portadores de variantes favoráveis.

Nos tentilhões de Darwin, regiões que incluem *ALX1* e *HMGA2* foram associadas à forma e ao tamanho do bico. A região de *HMGA2* também foi relacionada à sobrevivência durante uma seca (Lamichhaney et al., 2015, 2016). A identificação de haplótipos antigos e blocos ancestrais, somada ao acompanhamento das frequências alélicas e dos fenótipos, vinculou parte da diferenciação

a componentes herdados (Han et al., 2017; Rubin et al., 2022; Enbody et al., 2023). Nos ciclídeos, comparações genômicas também relacionaram regiões divergentes à variação anterior às radiações investigadas (Takuno et al., 2019; Nakamura et al., 2021).

Outros estudos acompanharam a diversidade sob mudanças na direção ou na intensidade da seleção. Em *Daphnia magna*, foram registradas reversões parciais das frequências alélicas após a redução da predação (Chaturvedi et al., 2021). Em *Drosophila melanogaster*, os resultados incluíram reversões parciais sob seleção reversa, oscilações alélicas sazonais e respostas à seleção laboratorial compatíveis com a participação de variação preexistente (Teotónio et al., 2009; Bergland et al., 2014; Phillips et al., 2016).

4.2. Intercâmbio Genético e Diferenciação

Os resultados sobre hibridação e fluxo gênico abrangeram desde mudanças na variação morfológica até isolamento reprodutivo. Nos ciclídeos, análises genômicas identificaram ancestralidade híbrida e intercâmbio entre linhagens nos lagos Vitória e Malawi. A comparação entre lagos relacionou a radiação no Mweru à combinação de ancestralidade híbrida e oportunidade ecológica (Meier et al., 2017, 2019; Malinsky et al., 2018).

Nos tentilhões, os efeitos da hibridação sobre a variação do bico diferiram entre espécies, caracteres e períodos (Grant; Grant, 2019). O acompanhamento genealógico e genômico também documentou uma linhagem híbrida reprodutivamente isolada em relação à população residente estudada (Lamichhaney et al., 2018).

Persistência e especialização ecológica constituíram outros desfechos. Híbridos F2 de leveduras do

gênero *Saccharomyces* persistiram sob concentrações salinas mais elevadas, enquanto alelos compartilhados participaram da diferenciação poligênica entre ecótipos de *Clunio marinus* (Stelkens et al., 2014; Fuhrmann et al., 2023). Nesses sistemas, os estudos examinaram consequências distintas do intercâmbio genético, sem atribuir a todos os cruzamentos o mesmo efeito sobre a diversidade.

4.3. Regulação, Variação Críptica e Alterações de Sequência

Experimentos com HSP90 expuseram variação ocular em *Astyanax mexicanus* e *Tribolium castaneum*. No primeiro, a variação manifestada pôde ser submetida à seleção. No segundo, a redução ocular envolveu *atona1*, persistiu sem perturbação contínua e apresentou vantagem reprodutiva sob luz constante (Rohner et al., 2013; Sayed et al., 2025). Em *Arabidopsis thaliana*, AGO1 e HSP90 afetaram conjuntos distintos de variantes, com demonstração da participação funcional de *HUA2* (Lemus et al., 2023).

Os achados epigenéticos variaram quanto à relação estabelecida entre alteração molecular e fenótipo. A intervenção na metilação recuperou parcialmente o desenvolvimento ocular em peixes cavernícolas; nos ciclídeos, foram observadas associações entre metilação e expressão gênica, além de persistência parcial de diferenças em ambiente comum (Gore et al., 2018; Vernaz et al., 2021, 2022).

Em *Acartia tonsa*, divergências genéticas e epigenéticas ocorreram predominantemente em regiões distintas após 25 gerações sob aquecimento e acidificação. A exposição continuada não permitiu separar a transmissão das marcas de sua produção recorrente pelo ambiente (Brennan et al., 2025). Nos salmões e nas ostras, foram

registradas, respectivamente, diferenças temporais de metilação e efeitos da exposição anterior, sem demonstração de transmissão adaptativa das marcas entre gerações (Gutierrez-Rodriguez et al., 2026; McDonough et al., 2026).

Também foram documentadas modificações na sequência do DNA. Os resultados incluíram deleções regulatórias de *Pitx1* associadas à redução pélvica dos espinhosos, fontes ancestrais e provavelmente recentes de variação relacionadas à pigmentação de ciclídeos, além de duplicações e microRNAs inferidos como novos (Chan et al., 2010; Urban et al., 2021; Brawand et al., 2014).

4.4. Escalas Temporais, Desempenho e Alcance das Evidências

Os intervalos de observação variaram do desenvolvimento larval a décadas de acompanhamento. Nos mexilhões, a seleção sob pH reduzido envolveu variação preexistente, mortalidade larval e compensação parcial do crescimento durante uma geração (Bitter et al., 2019). Nos espinhosos, foram registradas mudanças genômicas em até cinco anos, respostas genômicas e morfológicas em um experimento de dezenove anos e diferenciação em habitats formados após o terremoto de 1964 (Roberts Kingman et al., 2021; Marques et al., 2018; Lescak et al., 2015).

Nos lagartos, diferenças morfológicas após furacões foram acompanhadas por ensaios de resistência ao vento e registros de persistência dos caracteres, sem identificação direta de sua base molecular (Donihue et al., 2018, 2020). O estudo com *Acropora millepora*, por sua vez, combinou genômica e modelagem para projetar adaptação térmica, condicionada à variação genética, à migração e ao cenário de aquecimento (Matz et al., 2018).

O corpus apresentou, assim, desfechos em diferentes níveis: alterações moleculares, mudanças nas frequências alélicas, diferenças morfológicas, persistência populacional e isolamento reprodutivo. Alguns trabalhos relacionaram os caracteres à sobrevivência ou à reprodução; outros se concentraram em associações genômicas, expressão ou metilação.

5. DISCUSSÃO

Os estudos reunidos mostram que parte da rapidez adaptativa está relacionada à composição hereditária anterior à mudança ambiental. Variantes disponíveis podem aumentar de frequência, formar combinações por cruzamentos ou apresentar efeitos antes pouco expressos. As Tabelas 4 a 7 permitem comparar esses processos entre os sistemas examinados, considerando tanto os desfechos quanto as diferenças de evidência. A questão central é compreender como a conservação dos componentes se relaciona à diferenciação e qual contribuição essa relação oferece à hipótese de capacidades originalmente disponíveis.

5.1. Conservação Hereditária e Composição dos Fundadores

Nos peixes espinhosos, a participação recorrente de variantes presentes em populações marinhas na adaptação à água doce mostra como recursos herdados podem contribuir para a ocupação de novos ambientes. A identificação de alelos associados a *Eda*, regiões codificadoras e regulatórias e haplótipos compartilhados amplia a explicação para além de um único caráter (Colosimo et al., 2005; Jones et al., 2012; Nelson; Cresko, 2018; Bassham et al., 2018). Os trabalhos sintetizados na Tabela 6 relacionam essa disponibilidade à diferenciação observada nas populações colonizadoras.

A distribuição das variantes entre os fundadores ajuda a explicar por que populações não respondem de maneira uniforme. A contribuição desproporcional de poucos indivíduos nos espinhosos e a representação de parcela expressiva da variação por poucos genótipos regionais em *Daphnia magna* destacam a importância da composição hereditária, além do número de colonizadores (Kwakye et al., 2026; Chaturvedi et al., 2021). Grupos de tamanho semelhante podem transportar repertórios diferentes e, por isso, apresentar possibilidades distintas de resposta.

A conservação também importa depois da primeira mudança seletiva. As reversões parciais das frequências alélicas em *Daphnia* e os experimentos de seleção reversa em *Drosophila* indicam que componentes preservados podem voltar a participar da resposta quando as condições se alteram (Chaturvedi et al., 2021; Teotónio et al., 2009). As oscilações sazonais e os estudos de evolução experimental acrescentam continuidade temporal a esse quadro (Bergland et al., 2014; Phillips et al., 2016). A diversidade remanescente conecta, assim, a resposta atual às possibilidades de adaptação posterior.

Nos tentilhões, as associações de *ALX1* e *HMGA2* com características do bico, os haplótipos antigos e os blocos ancestrais evidenciam a participação de componentes compartilhados na diferenciação. O acompanhamento das populações permite observar como sua representação muda sob seleção e intercâmbio genético (Lamichhaney et al., 2015, 2016; Han et al., 2017; Rubin et al., 2022; Enbody et al., 2023). A Tabela 5 reúne essas contribuições e distingue o mapeamento de regiões genômicas da identificação funcional de variantes específicas.

A continuidade hereditária discutida a partir de Mendel encontra aqui uma aplicação delimitada: componentes transmitidos permanecem disponíveis para participar de combinações e respostas distintas. Sua conservação não implica estabilidade das frequências alélicas ou dos fenótipos. Ela ajuda a compreender como a mudança populacional pode mobilizar material herdado, conforme a explicação da adaptação por variação preexistente (Mendel, 1866; Barrett; Schluter, 2008). A Figura 1 apresenta exemplos dessa relação entre variação identificada, processo investigado e desfecho.

Figura 1. Variação hereditária, processos seletivos e desfechos em cinco sistemas selecionados do corpus.

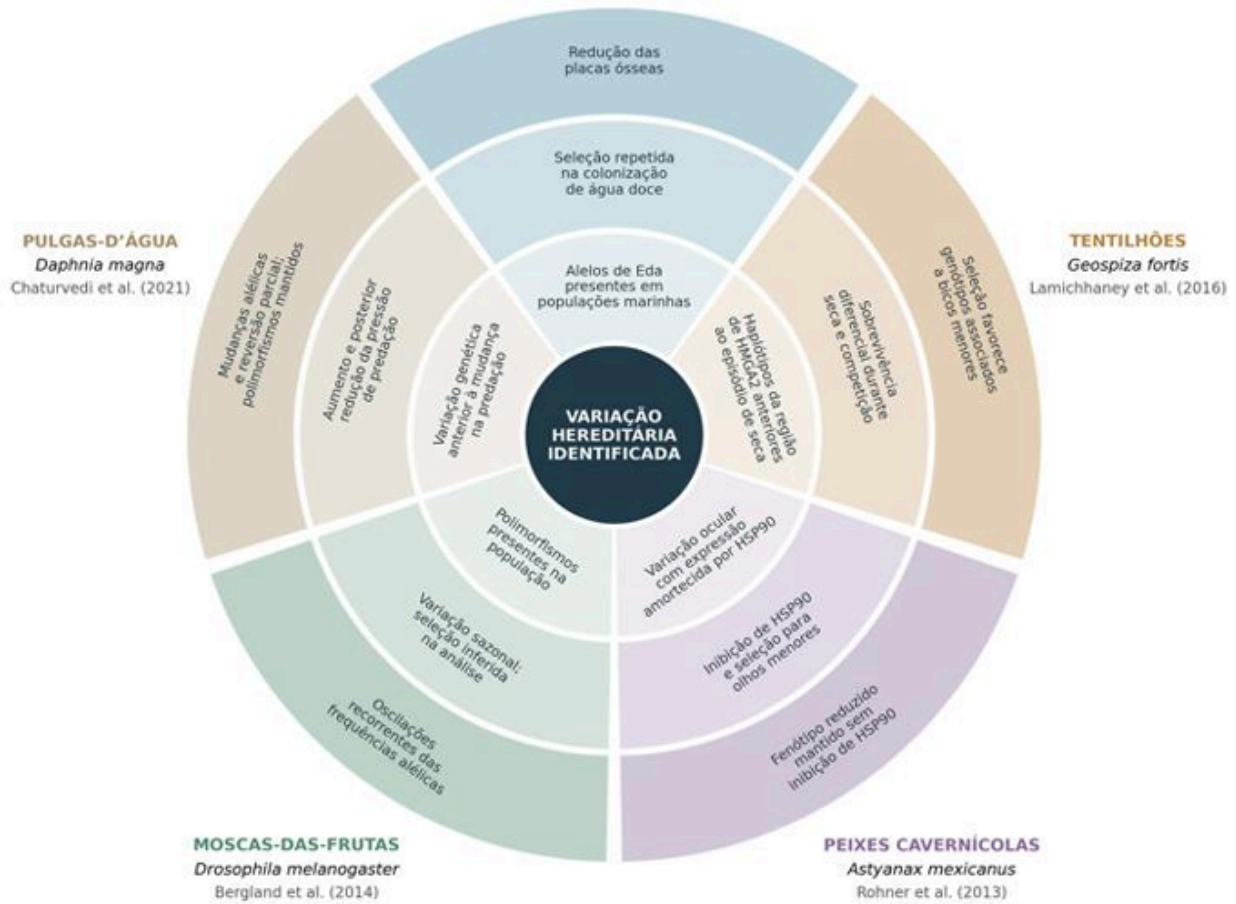
VARIAÇÃO HEREDITÁRIA E RESPOSTAS EM CINCO SISTEMAS

Exemplos selecionados do corpus

PEIXES ESPINHOSOS

Gasterosteus aculeatus

Colosimo et al. (2005)



Leitura do centro para a borda: 1. Variação identificada → 2. Processo → 3. Desfecho

Setores independentes e sem escala quantitativa. A borda indica o desfecho estudado, não um limite de diversificação.

Fonte: Elaboração própria com base em Colosimo et al. (2005), Rohner et al. (2013), Bergland et al. (2014), Lamichhaney et al. (2016) e Chaturvedi et al. (2021).

Nota: representação conceitual, sem escala quantitativa. Os setores não indicam ancestralidade entre os organismos. A borda representa o desfecho investigado, não um limite demonstrado à diversificação.

5.2. Intercâmbio Genético e Diferenciação Entre Linhagens

A hibridação amplia a análise para além do repertório de uma população isolada. Variantes existentes em linhagens distintas

podem ser reunidas nos descendentes, modificando suas possibilidades de resposta. Nos ciclídeos, os estudos sobre ancestralidade híbrida e fluxo gênico se articulam aos resultados que identificam variação anterior às radiações, apresentados na Tabela 4 (Meier et al., 2017; Malinsky et al., 2018; Takuno et al., 2019; Nakamura et al., 2021). Parte da diferenciação envolve, portanto, componentes compartilhados cuja história antecede as populações examinadas.

A comparação entre lagos realizada por Meier et al. (2019) mostra por que a disponibilidade genética precisa ser considerada junto às condições ecológicas. A hibridação reúne variantes, mas o estabelecimento das diferenças depende também dos recursos ambientais e das condições de sobrevivência e reprodução. A possibilidade de intercâmbio, por si, não determina uma radiação adaptativa.

Os desfechos variam conforme o sistema. Nos tentilhões, os cruzamentos afetaram a variação do bico de maneira distinta entre caracteres e períodos, e uma linhagem híbrida apresentou isolamento reprodutivo em relação à população residente acompanhada (Grant; Grant, 2019; Lamichhaney et al., 2018). Nas leveduras, o resultado foi maior persistência sob salinidade crescente; em *Clunio marinus*, alelos compartilhados participaram da diferenciação entre ecótipos (Stelkens et al., 2014; Fuhrmann et al., 2023). Esses casos, distribuídos entre as Tabelas 5 e 7, mostram consequências diferentes da reorganização hereditária.

Para investigar a suficiência do repertório fundador, é necessário definir a unidade de referência. Uma variante introduzida por fluxo gênico pode estar ausente nos fundadores da população receptora e

já existir nas linhagens doadoras. A explicação será diferente conforme se examine uma população local ou um conjunto ancestral mais abrangente.

Essa diferença interessa ao modelo de diversificação a partir de unidades ancestrais porque relaciona as fronteiras dos agrupamentos às possibilidades de diversificação. A inclusão das linhagens parentais em uma mesma unidade ancestral precisa ser justificada independentemente do resultado que se pretende explicar. Ampliar o agrupamento apenas para acomodar cada caso de intercâmbio impediria uma avaliação consistente de suas fronteiras (Wood, 2006; Lightner et al., 2011).

5.3. Regulação, Capacidades Latentes e Salvaguarda

As intervenções regulatórias permitem examinar componentes presentes cuja manifestação depende do contexto. Em *Astyanax mexicanus*, a perturbação de HSP90 expôs variação ocular antes amortecida. Em outro estudo com peixes cavernícolas, a intervenção na metilação recuperou parcialmente o desenvolvimento ocular (Rohner et al., 2013; Gore et al., 2018). Os mecanismos são distintos, mas ambos mostram que a redução de uma estrutura pode coexistir com a preservação de componentes envolvidos em seu desenvolvimento.

O estudo com *Tribolium castaneum* acrescenta uma relação direta com o desempenho. A redução ocular associada à perturbação de HSP90 persistiu sem intervenção contínua e apresentou vantagem reprodutiva sob luz constante (Sayed et al., 2025). A identificação do benefício nessa condição dá conteúdo adaptativo à resposta. Já os experimentos com *Arabidopsis thaliana* mostram que sua

manifestação depende de relações específicas entre componentes genéticos e regulatórios, pois AGO1 e HSP90 afetaram conjuntos distintos de variantes, com participação funcional de *HUA2* (Lemus et al., 2023).

Esses exemplos, reunidos na Tabela 7, tornam mais concreta a investigação das capacidades latentes e dos mecanismos de resposta destacados por Silva (2021). O interesse não está apenas em reconhecer uma alteração, mas em estabelecer o que ela permite ao organismo nas condições examinadas.

Nos estudos epigenéticos, a estabilidade das respostas foi investigada por procedimentos diferentes. As associações entre metilação e expressão em ciclídeos, acompanhadas de persistência parcial em ambiente comum, oferecem evidências sobre regulação e manutenção de diferenças (Vernaz et al., 2021, 2022). Em *Acartia tonsa*, ostras e salmões, os resultados ampliam o registro de efeitos da exposição e de mudanças temporais, mas não estabelecem igualmente a relação entre marca, benefício e transmissão (Brennan et al., 2025; McDonough et al., 2026; Gutierrez-Rodriguez et al., 2026).

A salvaguarda, entendida como contribuição de componentes herdados para a preservação de função, sobrevivência ou reprodução, deve acompanhar essa diferença. Uma alteração molecular pode indicar resposta ao ambiente; sua contribuição protetora depende de efeitos sobre função, sobrevivência ou reprodução. A transmissão aos descendentes constitui outra questão, cuja avaliação requer considerar a exposição das gerações e a possibilidade de o estímulo produzir novamente a alteração (Heard; Martienssen, 2014).

A participação da regulação também precisa ser examinada junto às modificações do DNA. As deleções regulatórias de *Pitx1*, as fontes distintas de variação de pigmentação e as duplicações em ciclídeos integram a explicação da diferenciação registrada no corpus (Chan et al., 2010; Urban et al., 2021; Brawand et al., 2014). As Tabelas 4 e 6 permitem reconhecer essas contribuições sem confundir alterações de sequência com mudanças epigenéticas.

5.4. Perturbações Ambientais e Recolonização

A ocupação de novos habitats permite acompanhar o que acontece com a diversidade transportada pelos colonizadores. Nos espinhosos, populações estabelecidas em ambientes formados após um terremoto apresentaram diferenciação genética e morfológica em poucas décadas. Experimentos de introdução também registraram respostas em intervalos definidos, relacionando a mudança à composição das populações introduzidas (Lescak et al., 2015; Marques et al., 2018; Roberts Kingman et al., 2021). Os trabalhos reunidos na Tabela 6 mostram que o estabelecimento populacional pode mobilizar variantes disponíveis antes da colonização.

A adaptação, entretanto, não elimina os custos da perturbação. Nos mexilhões, a seleção sob acidificação ocorreu com mortalidade larval e compensação parcial do crescimento (Bitter et al., 2019). Nos lagartos, os estudos relacionaram furacões a diferenças morfológicas e à persistência dos caracteres acompanhados (Donihue et al., 2018, 2020). Já as projeções para *Acropora millepora* dependeram da variação genética, da migração e do cenário de aquecimento adotado (Matz et al., 2018). Esses casos, apresentados na Tabela 7, colocam a sobrevivência e a reprodução ao lado da mudança

genética: uma resposta favorável precisa ocorrer em condições que permitam a continuidade da população.

Os estudos revisados examinam respostas a perturbações de diferentes escalas. Alguns desses mecanismos podem ser considerados em cenários de recolonização após perturbações de maior alcance geográfico. Nesses cenários, o problema envolve quais variantes seriam transportadas pelos sobreviventes, como seriam distribuídas entre seus descendentes e quais condições permitiriam o estabelecimento das populações. A diversidade fundadora é, portanto, um componente concreto da explicação.

Dois indivíduos diploides comportam, em um *locus* autossômico de cópia única, no máximo quatro alelos. Esse máximo depende de ambos serem heterozigotos e não compartilharem alelos naquele *locus*. Se os dois apresentarem o genótipo Aa, por exemplo, o conjunto fundador terá apenas dois alelos, apesar da heterozigosidade de ambos. É necessário distinguir a heterozigosidade individual da diversidade alélica representada no grupo.

Ao longo de muitos *loci*, segregação e recombinação podem produzir numerosas combinações nos descendentes. Elas reorganizam, porém, as variantes disponíveis; não repõem automaticamente alelos ausentes nos fundadores ou perdidos durante a expansão. A hipótese de elevada heterozigosidade inicial teria de especificar quais variantes estariam presentes, sua distribuição entre os indivíduos e sua transmissão. Não basta atribuir aos fundadores uma diversidade potencial sem relacioná-la a uma composição genética definida.

Os estudos com espinhosos e *Daphnia* ajudam a esclarecer essa questão ao mostrar que poucos portadores podem representar uma parcela relevante da variação associada à resposta (Kwakye et al., 2026; Chaturvedi et al., 2021). Eles oferecem exemplos da importância da composição fundadora, mas não medem a heterozigosidade de fundadores em cenários de recolonização pós-catástrofe. Sua contribuição está em mostrar por que o número de colonizadores, isoladamente, não descreve o potencial de diferenciação.

A aplicação histórica também depende de distinguir a idade do habitat da história dos organismos que o ocuparam. As reconstruções temporais dos ciclídeos examinam separadamente formação do ambiente, colonização e divergência das linhagens (Schedel; Musilová; Schliewen, 2019; Matschiner et al., 2020). Um ambiente recente pode receber linhagens e variantes mais antigas. Assim, a rapidez de uma resposta local precisa ser articulada à reprodução, à dispersão e à cronologia para integrar uma explicação da recolonização pós-catástrofe.

5.5. Implicações para a Diversificação a Partir de Unidades Ancestrais

As seções anteriores examinaram os mecanismos documentados na literatura. Esta seção discute as implicações desses mecanismos para o modelo intervencionista de diversificação a partir de unidades ancestrais. O modelo de capacidades originalmente disponíveis encontra nos estudos revisados mecanismos capazes de ligar continuidade hereditária e diferenciação. Para a perspectiva intervencionista, o interesse desses resultados está em compreender quanto da diversidade pode surgir pela transmissão e expressão do

que os ancestrais já possuíam. Essa pergunta envolve duas decisões: qual conjunto de organismos constitui o agrupamento proposto e quais características seu repertório ancestral deveria explicar. A discussão sobre delimitação de unidades ancestrais apresentada por Wood (2006) e sua aplicação à identificação de conjuntos fundadores em Lightner et al. (2011) situam o problema da definição prévia dos agrupamentos. Neste artigo, os conjuntos de ciclídeos, tentilhões e espinhosos foram organizados como sistemas de estudo; sua inclusão no corpus não os estabelece, por si, como unidades ancestrais.

A utilidade da comparação aumenta quando as fronteiras do agrupamento são definidas antes do exame de sua capacidade de diversificação. Evidências genômicas, morfológicas e reprodutivas podem então ser confrontadas para verificar se sustentam relações coerentes de descendência. A hibridação é pertinente a essa avaliação, mas a possibilidade de cruzamento não resolve sozinha toda a delimitação. Ampliar o grupo a cada resultado incompatível com a proposta inicial reduziria a capacidade de reconhecer os limites da explicação.

A discussão sobre organização funcional apresentada por Eberlin (2019) atribui às capacidades biológicas um papel central na compreensão de sua origem. Os trabalhos analisados tratam de outra escala: investigam variantes, mecanismos regulatórios e respostas em populações determinadas. A conexão entre essas abordagens precisa preservar essa diferença. A presença de um componente antes de uma perturbação demonstra sua disponibilidade naquele momento; sua existência na constituição original de uma unidade ancestral permanece uma proposição histórica adicional.

O teste da suficiência pode ser formulado de maneira mais delimitada. Para um caráter e um ambiente definidos, pergunta-se se os componentes identificados nos fundadores permitem reproduzir a resposta observada. Quando o objeto é uma população local, isso inclui distinguir seu repertório inicial das variantes incorporadas posteriormente por fluxo gênico. Se uma alteração posterior de sequência for indispensável ao desfecho, a suficiência dos componentes iniciais será contrariada naquele caso.

Essa formulação também evita exigir da hipótese mais do que ela pretende explicar. Demonstrar a participação de variantes herdadas na forma do bico não equivale a explicar toda a origem e diversificação dos tentilhões. Por outro lado, identificar uma alteração posterior não elimina a contribuição dos componentes anteriores. O que está em avaliação é o peso explicativo de cada processo no desfecho escolhido.

A Tabela 8 reúne essas distinções em proposições sobre suficiência, capacidades latentes, salvaguarda, unidades ancestrais e recolonização. Seus critérios permitem reconhecer resultados favoráveis e incompatibilidades sem atribuir a todos os estudos a função de testar o modelo intervencionista completo.

Tabela 8. Proposições e critérios para investigar o alcance das capacidades biológicas preexistentes

Proposição	Comparação necessária	Resultado informativo
Suficiência do repertório inicial	Caracterizar os fundadores e testar separadamente os efeitos dos componentes	Reprodução da resposta com componentes iniciais sustenta sua suficiência no sistema. Dependência indispensável de alteração

	iniciais e das alterações posteriores.	posterior contraria essa hipótese.
Expressão de capacidades latentes	Combinar intervenções regulatórias, cruzamentos e retirada do estímulo.	Identificação dos componentes herdados, das condições de manifestação e da persistência da resposta.
Salvaguarda e transmissão	Comparar desempenho, sobrevivência e reprodução em ambientes contrastantes, acompanhando descendentes sem exposição ao estímulo.	Distinção entre alteração molecular, benefício adaptativo e transmissão entre gerações.
Diversificação a partir de unidades ancestrais propostas	Delimitar previamente os agrupamentos e confrontá-los com dados genômicos, reprodutivos e morfológicos independentes.	Concordância entre evidências sustenta a delimitação proposta, sem demonstrar a origem das unidades. Incompatibilidades exigem rever o agrupamento.
Viabilidade da recolonização pós-catastrofista	Testar modelos com diversidade fundadora, reprodução, dispersão, condições ambientais e duração definidas.	Compatibilidade ou incompatibilidade entre as condições propostas e a diversidade e distribuição observadas.

Fonte: elaboração própria, a partir das questões discutidas.

A contribuição da revisão está em dar conteúdo biológico à relação entre conservação e mudança. O material herdado não aparece apenas como registro de uma condição anterior: ele participa de novas combinações, de respostas à seleção e de manifestações dependentes do ambiente. Para a investigação das unidades ancestrais, esses achados sustentam a pertinência de examinar a

diversificação a partir dos repertórios ancestrais. As alterações de sequência e as restrições demográficas documentadas integram essa explicação, ajudando a definir seu alcance.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A análise das 42 publicações mostrou que recursos hereditários anteriores às mudanças ambientais participaram de respostas adaptativas e de diferenciação em diversos sistemas biológicos. Variantes preservadas, recombinação, intercâmbio genético e regulação contribuíram para mudanças nas frequências alélicas, nos fenótipos e nas relações reprodutivas. A rapidez dessas respostas esteve relacionada tanto à disponibilidade dos componentes quanto à sua distribuição entre indivíduos e às condições ambientais. Esses resultados constituem a base empírica da revisão; as implicações para o modelo intervencionista foram discutidas separadamente, em seção própria.

A contribuição dos recursos preexistentes foi documentada de maneira mais abrangente que sua suficiência para explicar integralmente os desfechos. Os estudos também identificaram alterações de sequência e diferenças quanto ao benefício, à persistência e à transmissão das respostas. O conjunto sustenta, portanto, uma explicação em que a conservação hereditária participa da mudança biológica em interação com outros processos.

Para o modelo intervencionista de diversificação a partir de unidades ancestrais, a revisão oferece uma base de mecanismos pelos quais repertórios herdados podem sustentar diferenciação e persistência populacional. Esse apoio se refere ao funcionamento das capacidades examinadas; não estabelece sua presença na

constituição original das unidades ancestrais nem delimita essas unidades. A distinção permite reconhecer a contribuição dos estudos sem atribuir aos resultados um alcance histórico que eles não investigaram.

A aplicação à recolonização pós-catástrofe reúne esses mecanismos às condições de diversidade fundadora, reprodução, dispersão e sobrevivência. O exame dos casos mostra que o número de colonizadores, isoladamente, não descreve seu potencial de resposta: é necessário considerar também a diversidade hereditária que transportam.

A principal contribuição desta revisão é relacionar evidências de adaptação rápida à investigação do alcance dos recursos herdados. Conservação e diferenciação aparecem como processos associados: componentes transmitidos podem permanecer disponíveis, assumir novas combinações e participar de respostas em condições distintas. Essa relação dá conteúdo biológico à discussão das capacidades originalmente disponíveis e torna mais precisas as proposições sobre diversificação a partir de unidades ancestrais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BARRETT, Rowan D. H.; SCHLUTER, Dolph. Adaptation from standing genetic variation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 1, p. 38–44, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.008>. Acesso em: 24 set. 2026.

BASSHAM, Susan et al. Repeated selection of alternatively adapted haplotypes creates sweeping genomic remodeling in stickleback. **Genetics**, v. 209, n. 3, p. 921-939, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1534/genetics.117.300610>. Acesso em: 14 set. 2026.

BERGLAND, Alan O. et al. Genomic evidence of rapid and stable adaptive oscillations over seasonal time scales in *Drosophila*. **PLOS Genetics**, v. 10, n. 11, e1004775, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004775>. Acesso em: 14 set. 2026.

BITTER, Mark Christopher et al. Standing genetic variation fuels rapid adaptation to ocean acidification. **Nature Communications**, v. 10, art. 5821, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13767-1>. Acesso em: 14 set. 2026.

BRAWAND, David et al. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. **Nature**, v. 513, n. 7518, p. 375-381, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature13726>. Acesso em: 14 set. 2026.

BRENNAN, Reid S. et al. Complementary genetic and epigenetic changes facilitate rapid adaptation to multiple global change stressors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 122, n. 29, e2422782122, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.2422782122>. Acesso em: 14 set. 2026.

CHAN, Yingguang Frank et al. Adaptive evolution of pelvic reduction in sticklebacks by recurrent deletion of a *Pitx1* enhancer. **Science**, v. 327, n. 5963, p. 302-305, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.1182213>. Acesso em: 14 set. 2026.

CHATURVEDI, Anurag et al. Extensive standing genetic variation from a small number of founders enables rapid adaptation in *Daphnia*. **Nature Communications**, v. 12, art. 4306, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24581-z>. Acesso em: 14 set. 2026.

COLOSIMO, Pamela F. et al. Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of Ectodysplasin alleles. **Science**, v. 307, n. 5717, p. 1928-1933, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.1107239>. Acesso em: 14 set. 2026.

DE QUEIROZ, Kevin. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/10635150701701083>. Acesso em: 14 set. 2026.

DONIHUE, Colin M. et al. Hurricane effects on Neotropical lizards span geographic and phylogenetic scales. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 117, n. 19, p. 10429-10434, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.2000801117>. Acesso em: 14 set. 2026.

DONIHUE, Colin M. et al. Hurricane-induced selection on the morphology of an island lizard. **Nature**, v. 560, n. 7716, p. 88-91, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0352-3>. Acesso em: 14 set. 2026.

EBERLIN, Marcos Nogueira. **Foresight: how the chemistry of life reveals planning and purpose**. Seattle: Discovery Institute Press, 2019. Disponível em: <https://www.discovery.org/m/securepdfs/2022/08/Eberlin-Foresight.pdf>. Acesso em: 14 set. 2026.

ENBODY, Erik D. et al. Community-wide genome sequencing reveals 30 years of Darwin's finch evolution. **Science**, v. 381, n. 6665, eadf6218, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.adf6218>. Acesso em: 14 set. 2026.

FUHRMANN, Nico; PRAKASH, Celine; KAISER, Tobias S. Polygenic adaptation from standing genetic variation allows rapid ecotype formation. **eLife**, v. 12, e82824, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.7554/eLife.82824>. Acesso em: 14 set. 2026.

GORE, Aniket V. et al. An epigenetic mechanism for cavefish eye degeneration. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 7, p. 1155-1160, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0569-4>. Acesso em: 14 set. 2026.

GRANT, Peter R.; GRANT, B. Rosemary. Hybridization increases population variation during adaptive radiation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 46, p. 23216-23224, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1913534116>. Acesso em: 14 set. 2026.

GUTIERREZ-RODRIGUEZ, Alvaro et al. Two decades of DNA methylation shifts reveal epigenomic responses to environmental change in wild *Salmo salar* from its southernmost populations. **Molecular Ecology**, v. 35, n. 13, e70465, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/mec.70465>. Acesso em: 14 set. 2026.

HAN, Fan et al. Gene flow, ancient polymorphism, and ecological adaptation shape the genomic landscape of divergence among Darwin's finches. **Genome Research**, v. 27, n. 6, p. 1004-1015, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1101/gr.212522.116>. Acesso em: 14 set. 2026.

HEARD, Edith; MARTIENSSEN, Robert A. Transgenerational epigenetic inheritance: myths and mechanisms. **Cell**, v. 157, n. 1, p. 95-109, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.02.045>. Acesso em: 14 set. 2026.

JABLONSKI, David. Approaches to macroevolution: 1. General concepts and origin of variation. **Evolutionary Biology**, v. 44, n. 4, p. 427-450, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11692-017-9420-0>. Acesso em: 14 set. 2026.

JONES, Felicity C. et al. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. **Nature**, v. 484, n. 7392, p. 55-61, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature10944>. Acesso em: 14 set. 2026.

KWAKYE, Alexander et al. Rare jackpot individuals drive rapid adaptation in Threespine Stickleback. **Nature Communications**, v. 17, art. 4614, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-026-71236-y>. Acesso em: 14 set. 2026.

LAMICHHANEY, Sangeet et al. A beak size locus in Darwin's finches facilitated character displacement during a drought. **Science**, v. 352, n. 6284, p. 470-474, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.aad8786>. Acesso em: 14 set. 2026.

LAMICHHANEY, Sangeet et al. Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. **Nature**, v. 518, n. 7539, p. 371-375, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature14181>. Acesso em: 14 set. 2026.

LAMICHHANEY, Sangeet et al. Rapid hybrid speciation in Darwin's finches. **Science**, v. 359, n. 6372, p. 224-228, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.aao4593>. Acesso em: 14 set. 2026.

LEMUS, Tzitziki et al. AGO1 and HSP90 buffer different genetic variants in Arabidopsis thaliana. **Genetics**, v. 223, n. 2, iyac163, 2023.

Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/iyac163>. Acesso em: 14 set. 2026.

LESCAK, Emily A. et al. Evolution of stickleback in 50 years on earthquake-uplifted islands. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 52, p. E7204-E7212, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1512020112>. Acesso em: 14 set. 2026.

LIGHTNER, Jean K.; HENNIGAN, Tom; PURDOM, Georgia. Determining the Ark kinds. **Answers Research Journal**, v. 4, p. 195-201, 2011. Disponível em: <https://answersresearchjournal.org/determining-the-ark-kinds/>. Acesso em: 14 set. 2026.

MALINSKY, Milan et al. Whole-genome sequences of Malawi cichlids reveal multiple radiations interconnected by gene flow. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 12, p. 1940-1955, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0717-x>. Acesso em: 14 set. 2026.

MARQUES, David A. et al. Experimental evidence for rapid genomic adaptation to a new niche in an adaptive radiation. **Nature Ecology & Evolution**, v. 2, n. 7, p. 1128-1138, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0581-8>. Acesso em: 14 set. 2026.

MATSCHINER, Michael et al. The genomic timeline of cichlid fish diversification across continents. **Nature Communications**, v. 11, art. 5895, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17827-9>. Acesso em: 14 set. 2026.

MATZ, Mikhail V. et al. Potential and limits for rapid genetic adaptation to warming in a Great Barrier Reef coral. **PLOS Genetics**,

v. 14, n. 4, e1007220, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007220>. Acesso em: 14 set. 2026.

MAYR, Ernst. What is a species, and what is not? **Philosophy of Science**, v. 63, n. 2, p. 262-277, 1996. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/289912>. Acesso em: 14 set. 2026.

MCDONOUGH, Julia G. et al. Prior exposure to hypoxia alters DNA methylation patterns in the eastern oyster. **BMC Genomics**, v. 27, art. 471, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12864-026-12808-6>. Acesso em: 14 set. 2026.

MEIER, Joana I. et al. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. **Nature Communications**, v. 8, art. 14363, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ncomms14363>. Acesso em: 14 set. 2026.

MEIER, Joana I. et al. The coincidence of ecological opportunity with hybridization explains rapid adaptive radiation in Lake Mweru cichlid fishes. **Nature Communications**, v. 10, art. 5391, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13278-z>. Acesso em: 14 set. 2026.

MENDEL, Gregor. Versuche über Pflanzen-Hybriden. **Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn**, Brünn, v. 4, p. 3-47, 1866. Disponível em: <https://www.biodiversitylibrary.org/part/175272>. Acesso em: 14 set. 2026.

NAKAMURA, Haruna et al. Genomic signatures for species-specific adaptation in Lake Victoria cichlids derived from large-scale standing genetic variation. **Molecular Biology and Evolution**, v. 38,

n. 8, p. 3111-3125, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msab084>. Acesso em: 14 set. 2026.

NELSON, Thomas C.; CRESKO, William A. Ancient genomic variation underlies repeated ecological adaptation in young stickleback populations. **Evolution Letters**, v. 2, n. 1, p. 9-21, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/evl3.37>. Acesso em: 14 set. 2026.

PHILLIPS, Mark A. et al. Genome-wide analysis of long-term evolutionary domestication in *Drosophila melanogaster*. **Scientific Reports**, v. 6, art. 39281, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/srep39281>. Acesso em: 14 set. 2026.

ROBERTS KINGMAN, Garrett A. et al. Predicting future from past: the genomic basis of recurrent and rapid stickleback evolution. **Science Advances**, v. 7, n. 25, eabg5285, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abg5285>. Acesso em: 14 set. 2026.

ROHNER, Nicolas et al. Cryptic variation in morphological evolution: HSP90 as a capacitor for loss of eyes in cavefish. **Science**, v. 342, n. 6164, p. 1372-1375, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.1240276>. Acesso em: 14 set. 2026.

RUBIN, Carl-Johan et al. Rapid adaptive radiation of Darwin's finches depends on ancestral genetic modules. **Science Advances**, v. 8, n. 27, eabm5982, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/sciadv.abm5982>. Acesso em: 14 set. 2026.

SAYED, Rascha et al. HSP90 as an evolutionary capacitor drives adaptive eye size reduction via *atonal*. **Nature Communications**, v. 16, art. 9277, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-025-65027-0>. Acesso em: 14 set. 2026.

SCHADEL, Frederic Dieter Benedikt; MUSILOVÁ, Zuzana; SCHLIEWEN, Ulrich Kurt. East African cichlid lineages (Teleostei: Cichlidae) might be older than their ancient host lakes: new divergence estimates for the east African cichlid radiation. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, art. 94, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1417-0>. Acesso em: 14 set. 2026.

SILVA, Wellington dos Santos. Epigenetic inheritance: a mechanism of adaptation. **Geoscience Research Institute**, 1 abr. 2021. Disponível em: <https://www.grisda.org/epigenetic-inheritance-a-mechanism-of-adaptation>. Acesso em: 9 set. 2026.

STELKENS, Rike B. et al. Hybridization facilitates evolutionary rescue. **Evolutionary Applications**, v. 7, n. 10, p. 1209-1217, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/eva.12214>. Acesso em: 14 set. 2026.

TAKUNO, Shohei et al. Patterns of genomic differentiation between two Lake Victoria cichlid species, *Haplochromis pyrrhocephalus* and *H. sp. 'macula'*. **BMC Evolutionary Biology**, v. 19, art. 68, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1387-2>. Acesso em: 14 set. 2026.

TEOTÓNIO, Henrique et al. Experimental evolution reveals natural selection on standing genetic variation. **Nature Genetics**, v. 41, n. 2, p. 251-257, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ng.289>. Acesso em: 14 set. 2026.

URBAN, Sabine et al. Different sources of allelic variation drove repeated color pattern divergence in cichlid fishes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 38, n. 2, p. 465-477, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa237>. Acesso em: 14 set. 2026.

VERNAZ, Grégoire et al. Epigenetic divergence during early stages of speciation in an African crater lake cichlid fish. **Nature Ecology & Evolution**, v. 6, n. 12, p. 1940-1951, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01894-w>. Acesso em: 14 set. 2026.

VERNAZ, Grégoire et al. Mapping epigenetic divergence in the massive radiation of Lake Malawi cichlid fishes. **Nature Communications**, v. 12, art. 5870, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26166-2>. Acesso em: 14 set. 2026.

WOOD, Todd Charles. The current status of baraminology. **Creation Research Society Quarterly**, v. 43, n. 3, p. 149-158, 2006. Disponível em: <https://crsq.creationresearch.org/id/eprint/1020/>. Acesso em: 14 set. 2026.

¹ Doutor e Mestre em Educação (Ciências e Matemática) pela Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Especialista em Biotecnologia pela UFLA-MG, Neurociência e Educação e Engenharia de Bioprocessos pela Universidade Pitágoras Unopar Anhanguera. E-mail: [acesse o artigo original para visualizar o e-mail](#).