

ERNST MAYR

O QUE É
A EVOLUÇÃO

Rocco

O QUE É A EVOLUÇÃO

Ernst Mayr

O QUE É A EVOLUÇÃO

Tradução de
Ronaldo Sergio de Biasi
e Sergio Coutinho de Biasi

Rocco

Título original
WHAT EVOLUTION IS

Copyright © 2001 by Ernst Mayr

Todos os direitos reservados. Nenhuma parte desta publicação pode ser reproduzida, exceto com a prévia autorização por escrito do proprietário.

Direitos para a língua portuguesa reservados com exclusividade para o Brasil à
EDITORA ROCCO LTDA.

Av. Presidente Wilson, 231 – 8º andar
20030-021 - Rio de Janeiro, RJ
Tel.: (21) 3525-2000 - Fax: (21) 3525-2001

rocco@rocco.com.br

www.rocco.com.br

Printed in Brazil/Impresso no Brasil

revisão técnica
ANDRÉ CARVALHO

preparação de originais
LUÍS HENRIQUE VALDETARO

CIP-Brasil. Catalogação na fonte.
Sindicato Nacional dos Editores de Livros, RJ.

Mayr, Ernst, 1904-2005
M423q O que é a evolução/Ernst Mayr; tradução de Ronaldo Sergio de Biasi e Sergio Coutinho de Biasi. - Rio de Janeiro: Rocco, 2009.

Tradução de: What evolution is
Apêndices
Inclui bibliografia
ISBN 978-85-325-2380-8

1. Evolução (Biologia). 1. Título.
08-3212 CDD -576.8
CDU - 575.8

O texto deste livro obedece às normas

SUMÁRIO

Introdução de Jared M. Diamond
Prefácio
Agradecimentos

Parte I O QUE É A EVOLUÇÃO?

1. Em que tipo de mundo vivemos?
2. Quais são as evidências de que existe evolução na Terra?
3. O surgimento da vida

Parte II COMO SÃO EXPLICADAS AS MUDANÇAS EVOLUTIVAS E A ADAPTABILIDADE?

4. Como e por que ocorre a evolução?
5. A evolução a partir de variações
6. Seleção natural
7. Adaptabilidade e seleção natural: anagênese

Parte III ORIGEM E EVOLUÇÃO DA DIVERSIDADE: CLADOGÊNESE

8. As unidades de diversidade: espécies
9. Especiação
10. Macroevolução

Parte IV EVOLUÇÃO HUMANA

11. Como surgiu a humanidade?
12. As fronteiras da biologia evolutiva

Apêndice A: Que críticas têm sido feitas à teoria da evolução?

Apêndice B: Respostas sucintas para as dúvidas mais frequentes sobre a evolução

Glossário

Bibliografia

INTRODUÇÃO

A evolução é a ideia mais profunda e abrangente dos últimos dois séculos. Foi descrita em detalhes pela primeira vez em 1859, no livro *A origem das espécies*, de Charles Darwin, um homem que gozou de uma vida longa e incrivelmente produtiva. Embora a carreira profissional de Darwin tenha começado com uma longa viagem a bordo do HMS *Beagle* para recolher espécimes biológicos, iniciada quando tinha 22 anos, desde criança ele já manifestava interesse pela natureza.

Muitas descobertas a respeito da evolução foram feitas desde o tempo de Darwin. Seria maravilhoso se o próprio Darwin, um autor claro e vigoroso, além de ter sido o maior biólogo de sua geração, pudesse escrever para nós um livro sobre a teoria da evolução nos dias de hoje. E claro que isso é impossível, pois ele faleceu em 1882. Este livro é o que mais se aproxima disso: foi escrito por um homem que é um dos maiores biólogos de nosso tempo, que também gozou de uma vida longa e incrivelmente produtiva e é um autor claro e vigoroso.

Para colocar Ernst Mayr em perspectiva, relatarei uma experiência pessoal. Em 1990, realizei o segundo levantamento das aves das montanhas Ciclopes, uma cordilheira íngreme, alta e isolada que se ergue no litoral norte da ilha tropical de Nova Guiné. O levantamento revelou-se difícil e perigoso devido aos riscos permanentes de escorregar nas trilhas íngremes e estreitas, de me perder na selva, de me expor ao frio e à umidade e de entrar em conflito com os nativos, dos quais eu dependia, mas que tinham suas próprias prioridades. Felizmente, na época, a Nova Guiné já tinha sido “pacificada” havia muitos anos. As tribos locais não estavam mais em guerra umas com as outras; os visitantes europeus eram uma visão familiar e não corriam o risco de ser assassinados. Nenhuma dessas vantagens existia em 1928, quando o primeiro levantamento das montanhas Ciclopes foi realizado. Não era fácil imaginar como alguém poderia ter sobrevivido às dificuldades daquele primeiro levantamento de 1928, considerando os sérios obstáculos que enfrentei em meu levantamento.

O levantamento de 1928 foi feito por Ernst Mayr, então com 23 anos, que acabara de realizar a notável façanha de finalizar uma tese de doutorado em zoologia enquanto, ao mesmo tempo, terminava os estudos na escola de medicina. Como Darwin, Ernst fora um amante da natureza quando criança e tinha, desse modo, chamado a atenção de Erwin Stresemann, famoso ornitólogo do Museu Zoológico de Berlim. Em 1928, Stresemann, junto com ornitólogos do Museu Americano de História Natural, em Nova York, e do Museu Lorde Rothschild, perto de Londres, concebeu um plano ousado para esclarecer os mistérios ornitológicos da Nova Guiné: rastrear as estranhas aves do paraíso, das quais se conheciam apenas alguns espécimes recolhidos pelos nativos e cujo local de origem ainda não havia sido determinado pelos colecionadores europeus. Ernst, que nunca havia saído da Europa, foi a pessoa selecionada para este desafiador programa de pesquisa.

A missão de Ernst era realizar exaustivos levantamentos de pássaros nas cinco mais importantes montanhas costeiras do norte da ilha, uma tarefa cujas dificuldades são impossíveis de conceber nos dias atuais, em que observadores de pássaros e seus auxiliares ao menos não correm o risco extremo de ser emboscados pelos nativos. Ernst conseguiu fazer amizade com os habitantes locais; foi oficial mas incorretamente dado como morto por eles; resistiu a ataques de malária, dengue, disenteria e outras doenças tropicais, além de ter sobrevivido a uma descida forçada em uma cachoeira e a um quase afogamento em uma canoa virada; chegou ao cume das cinco montanhas da ilha e reuniu grandes coleções de pássaros, com muitas novas espécies e subespécies. Entretanto, não

conseguiu descobrir nenhum espécime das misteriosas aves do paraíso. Esta surpreendente descoberta negativa forneceu a Stresemann a pista decisiva para a solução do mistério: todos os pássaros procurados eram híbridos de espécies conhecidas de aves do paraíso, por isso eram extremamente raros.

Da Nova Guiné, Ernst prosseguiu para as ilhas Salomão, no sudoeste do Pacífico, onde, como membro da Expedição Whitney dos Mares do Sul, participou de levantamentos de pássaros em várias ilhas, incluindo a notória Malaita (ainda mais perigosa, naquele tempo, do que a Nova Guiné). Em 1930, um telegrama trazia um convite para que ele se transferisse para o Museu Americano de História Natural, em Nova York, para identificar as dezenas de milhares de espécimes de pássaros coletados pela Expedição Whitney em diversas ilhas do Pacífico. Da mesma forma como as “explorações” de coleções de cracas que Darwin realizou sem sair de casa foram tão importantes para o desenvolvimento de suas ideias quanto a visita às ilhas Galápagos, as “explorações” de espécimes de pássaros em museus realizadas por Ernst Mayr foram tão importantes quanto seu trabalho de campo na Nova Guiné e nas ilhas Salomão para o desenvolvimento de suas ideias sobre variação geográfica e evolução. Em 1953, Ernst se mudou de Nova York e foi para o Museu de Zoologia Comparada da Universidade de Harvard, onde trabalhou até os 97 anos, escrevendo um novo livro a cada um ou dois anos. Para os estudiosos da evolução e da história e da filosofia da biologia, as centenas de artigos e as dezenas de livros técnicos de Ernst vêm sendo há muito tempo os trabalhos de referência nesta área.

Além de desenvolver novas ideias a partir de seu trabalho de campo no Pacífico e de seus estudos de espécimes de pássaros em museus, Ernst colaborou com muitos outros cientistas para estudar outras espécies, desde moscas e plantas floríferas até caracóis e pessoas. Uma dessas colaborações transformou a minha vida, assim como o encontro com Erwin Stresemann mudou a vida de Ernst. Durante minha adolescência, meu pai, um médico interessado nos grupos sanguíneos humanos, colaborou com Ernst no primeiro estudo a provar que os mesmos evoluem de acordo com a seleção natural. Conheci Ernst em um jantar na casa de meus pais. Anos mais tarde, fui instruído por ele na identificação de pássaros das ilhas do Pacífico. Em 1964, dei início à primeira de 19 expedições ornitológicas a Nova Guiné e às ilhas Salomão e, em 1971, comecei a colaborar com Ernst em um volumoso tratado sobre os pássaros das ilhas Salomão e Bismarck, que só completamos em 2001, após 30 anos de trabalho. Minha carreira, como as de tantos outros cientistas de hoje, exemplifica o modo como Ernst Mayr moldou as vidas de cientistas do século XX: através de suas ideias, escritos, colaborações, exemplos, amizades calorosas e duradouras e de seu encorajamento.

Entretanto, a evolução precisa ser compreendida não só pelos cientistas, mas pelo público em geral. Sem conhecer ao menos alguma coisa a respeito da evolução, não é possível compreender os seres vivos à nossa volta, as características únicas do ser humano, as doenças genéticas e suas possíveis curas e o cultivo de plantas geneticamente modificadas e seus possíveis riscos. Nenhum outro aspecto dos seres vivos é tão fascinante e cheio de enigmas quanto a evolução. Como explicar a notável adaptação de cada espécie a seu nicho ecológico? Ou a beleza das aves do paraíso, das borboletas e das flores? Como explicar o progresso gradual a partir das bactérias mais simples, os únicos seres vivos existentes há 3,5 bilhões de anos, até chegar aos dinossauros, às baleias, às orquídeas e às sequoias-gigantes? Teólogos naturais vinham levantando essas questões havia centenas de anos, mas eram incapazes de encontrar qualquer outra resposta senão a mão de um criador sábio e onipotente. Darwin, porém, propôs que o fascinante mundo dos seres vivos evoluíra de maneira gradual, por meio de processos naturais, a partir dos tipos mais simples de organismos, semelhantes a bactérias, e sustentou suas ideias apresentando uma sequência coerente para a

evolução. Além disso, formulou uma teoria para explicar tal fenômeno: a teoria da seleção natural.

Embora a ideia básica de que a evolução é responsável pela diversidade biológica tenha se tornado amplamente aceita quase que de imediato após 1859, aspectos mais específicos da evolução permaneceram controversos durante os oitenta anos seguintes. Nesse período, houve constantes discussões acerca das causas das mudanças evolutivas, da origem das espécies e se a evolução era um processo gradual ou descontínuo. A assim chamada Síntese Evolucionista de 1937-1947 trouxe amplo consenso, e a revolução da biologia molecular nos anos que se seguiram continuou a fortalecer o paradigma darwiniano e sua popularidade entre os biólogos. Embora diversas tentativas tenham sido feitas nesses anos para propor teorias alternativas, nenhuma foi bem-sucedida: todas foram refutadas.

Cada vez mais, percebeu-se que o paradigma darwiniano era importante não apenas para explicar a evolução biológica, mas, de uma forma mais abrangente, para compreender nosso mundo como um todo e o homem em particular. Isso levou a uma notável proliferação de publicações dedicadas a todos os aspectos da evolução. Hoje, cerca de uma dúzia de refutações convincentes das ideias dos criacionistas se concentram na apresentação de fartas provas da existência da evolução. Os especialistas agora podem consultar três textos soberbos de biologia evolutiva: os de Futuyma, Ridley e Strickberger, que em mais de 600 páginas abordam todos os aspectos da evolução em seus menores detalhes. Esses livros constituem uma excelente apresentação dos fatos e teorias da biologia evolutiva.

Contudo, a literatura sobre o assunto, embora de ótima qualidade, estava incompleta. Faltava uma obra a respeito da evolução que tivesse sido escrita não só para cientistas, mas para o público em geral, com ênfase especial nas explicações dos fenômenos e processos evolutivos. Esta é a área na qual *O que é a evolução*, de Ernst Mayr, mais se destaca. Temos sorte de que, após uma vida escrevendo para cientistas, Ernst tenha afinal destilado sua experiência ímpar para o público leigo. Cada grande fenômeno evolutivo é tratado como um problema que requer uma explicação. Ernst com frequência faz uso da história de explicações prévias que falharam para trazer à tona a natureza da solução correta.

Também é de grande ajuda a organização em três partes que Ernst faz do assunto: (A) as evidências da evolução, (B) a explicação para as mudanças evolutivas e a adaptação e (C) a origem e o significado da biodiversidade. Um capítulo separado sobre a história da humanidade apresenta com muita propriedade a evolução dos humanos e seus precursores (hominídeos), que surgiram “simplesmente como mais um” grupo de macacos. Esse capítulo inclui ideias novas, como uma sugestão para a causa do aumento repentino do tamanho do cérebro na evolução do *Australopithecus* para o *Homo* e uma teoria para a origem dos comportamentos altruístas.

Para que tipo de público *O que é a evolução* é apropriado? É fácil responder: para qualquer um que esteja interessado na evolução - em particular para alguém que de fato queira compreender as causas das mudanças evolutivas. Detalhes técnicos, como os relacionados às descobertas mais recentes da biologia molecular, são omitidos porque podem ser encontrados em textos detalhados sobre a evolução, assim como em qualquer livro moderno de biologia. *O que é a evolução* é um texto ideal para um curso sobre evolução para não biólogos. Paleontólogos e antropólogos acolherão este livro com agrado devido à sua ênfase em conceitos e explicações. A prosa lúcida de Ernst torna o tema da evolução acessível a qualquer leigo com um grau razoável de instrução.

O darwinismo tornou-se tão fascinante nos tempos recentes, que todo ano pelo menos um novo livro é publicado com a palavra “Darwin” no título. Consultas a *O que é a evolução* serão de grande ajuda para os leitores de tais obras poderem avaliar as afirmações que as mesmas contêm. O

pensamento darwinista, em particular o princípio de “variação e seleção (eliminação)”, é hoje amplamente empregado nas ciências humanas e sociais. Aqueles que o utilizam encontrarão em *O que é a evolução* um guia valioso.

Posso resumir minha visão sobre *O que é a evolução* dizendo que qualquer um que se interesse pela evolução deve ler este livro. Você não se arrependerá. Não existe um livro melhor sobre a evolução. Jamais haverá outro livro como este.

Jared M. Diamond

PREFÁCIO

A evolução é o conceito mais importante da biologia. Não há uma única pergunta “Por quê?” em biologia a que se possa responder de maneira adequada sem levar em conta a evolução. Entretanto, a importância deste conceito vai muito além da biologia. O pensamento do homem moderno, quer percebamos isso ou não, é profundamente afetado - quase se tem a tentação de dizer determinado - pelo pensamento evolucionista. Escrever uma obra que trata deste importante tema não requer, portanto, nenhuma justificativa adicional.

Alguém poderia, contudo, argumentar: “O mercado já não está saturado de livros a respeito da evolução?” Quanto ao número de títulos, é provável que seja verdade. Existem, por exemplo, ótimos livros didáticos para biólogos que se especializam em estudos evolucionistas. Há também excelentes defesas do evolucionismo contra os ataques dos criacionistas, assim como obras notáveis acerca de aspectos particulares da evolução, como evolução comportamental, ecologia evolutiva, coevolução, seleção sexual e adaptação. No entanto, nenhum deles preenche o nicho que tenho em mente.

Esta obra se destina a três tipos de leitores. Em primeiro lugar, às pessoas, formadas ou não em biologia, que estejam interessadas em saber mais sobre evolução. Esse tipo de leitor está consciente da importância da evolução mas não compreende exatamente como funciona e como se pode responder a alguns dos ataques à interpretação darwinista. O segundo grupo de leitores é formado por aqueles que aceitam a evolução mas não têm certeza de que a explicação darwinista esteja correta. Espero ser capaz de responder a todas as perguntas que tais leitores possam formular. Por fim, meu relato é dirigido àqueles criacionistas que desejam saber mais a respeito do paradigma atual da ciência evolucionista, mesmo que só pela motivação de poderem argumentar melhor contra ele. Não tenho esperança de converter esse tipo de leitor, mas quero mostrar a ele quão robustas são as provas que levam os biólogos evolucionistas a discordar do relato apresentado no Gênese.

As obras anteriores escritas com objetivos similares apresentam algumas limitações significativas. Todas são um tanto mal organizadas e não conseguem apresentar um relato conciso e acessível. A maioria não é tão didática quanto deveria ser, pois um tema difícil como a evolução deve ser apresentado na forma de respostas a uma série de perguntas. Quase todas dedicam espaço excessivo a aspectos especializados da evolução, como as bases genéticas da variação e o papel do número relativo de machos e fêmeas. São demasiadamente técnicas e abusam de termos difíceis. Quase um quarto do conteúdo de todos os textos evolucionistas recentes é dedicado à genética. Concordo que os princípios da genética devem ser cuidadosamente explicados, mas não há necessidade de tanta aritmética mendeliana. Da mesma forma, não se deve desperdiçar espaço argumentando a favor ou contra ideias obsoletas, como a de que o gene é o objeto da seleção, ou refutando o recapitulacionismo extremo (a ideia de que a ontogenia recapitula, ou repete, a filogenia). Por outro lado, vários desses textos não dedicam espaço suficiente a uma análise dos diferentes tipos de seleção natural, em particular a seleção, para o sucesso reprodutivo.

A maior parte das obras existentes sobre evolução apresenta dois outros defeitos. Em primeiro lugar, se esquecem de observar que quase todos os fenômenos evolutivos podem ser associados a um ou outro dos dois principais processos evolutivos: a aquisição e manutenção de adaptabilidade e a origem e o papel da diversidade orgânica. Embora ocorram em simultâneo, esses fenômenos devem ser analisados em separado para que seus papéis na evolução sejam bem

compreendidos.

Em segundo lugar, a maioria dos livros acerca da evolução adota uma abordagem simplista em que se reduzem todos os fenômenos evolutivos ao nível do gene. Em seguida, tenta explicar os processos evolutivos de nível mais alto por meio de um raciocínio “de baixo para cima”. Essa forma de examinar o problema está destinada ao fracasso. A evolução tem a ver com os fenótipos dos indivíduos, com as populações, com as espécies; não é uma “mudança nas frequências dos genes”. As duas unidades mais importantes da evolução são o indivíduo, o principal objeto da seleção, e a população, o palco da evolução diversificada. Esses serão os objetos principais de minha análise.

E digna de nota a forma como as pessoas que estão tentando resolver um problema evolutivo em particular tendem a passar pela mesma sequência de tentativas malsucedidas que caracterizou todo o campo da biologia evolutiva em sua longa história. Lembremo-nos de que os conhecimentos atuais a respeito da evolução são o resultado de 250 anos de estudos científicos intensivos. Qualquer um que esteja procurando a solução de um problema evolutivo específico pode ser auxiliado pelo exame dos passos (muitos deles sem sucesso) através dos quais a resposta correta foi afinal encontrada. É por esta razão didática que, com frequência, apresento de forma pormenorizada a história do avanço em direção à solução de um problema desafiador. Por fim, dou particular atenção à evolução humana e discuto até que ponto nosso entendimento da evolução afetou os pontos de vista e a escala de valores do homem moderno.

O que eu tinha em mente era uma obra elementar que se concentrasse em princípios e não se perdesse nos detalhes. Tentei desmentir falácias, mas não dediquei espaço excessivo a controvérsias efêmeras como o papel dos equilíbrios pontuados e da evolução neutra. Além disso, não considerei necessário incluir uma lista exaustiva das provas da evolução, pois o fato de que a evolução ocorreu está tão bem estabelecido que uma apresentação detalhada das evidências não é mais necessária. De qualquer forma, ela não convenceria aqueles que não querem ser persuadidos.

Ernst Mayr
Universidade de Harvard

AGRADECIMENTOS

Tendo me interessado pela evolução desde antes da década de 1920, devo a maior parte do que aprendi a mestres do pensamento evolucionista aos quais não posso mais agradecer pessoalmente. Estou falando de pessoas como Theodosius Dobzhansky, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, David Lack, Michael Lerner, B. Rensch, G. Ledyard Stebbins e Ervin Stresemann. A lista deveria ser bem mais longa, mas esses são os nomes que me vêm à mente neste momento. Eles com certeza pertencem ao grupo de pensadores que construiu o darwinismo moderno.

Tenho um grande prazer em agradecer pessoalmente a muitos evolucionistas que me auxiliaram na preparação desta obra fornecendo informações ou comentários: Francisco Ayala, Walter Bock, Frederick Burkhardt, T. Cavalier-Smith, Ned Colbert, F. DeWaal, Jared Diamond, Doug Futuyma, M. T. Ghiselin, G. Giribet, Verne Grant, Steve Gould, Dan Hard, F. Jacob, T. Junker, Lynn Margulis, R. May, Axel Meyer, John A. Moore, E. Nevo, David Pilbeam, William Schopf, Bruce Wallace e E. O. Wilson, R. W Wrangham e Elwood Zimmermann.

Os bibliotecários da Biblioteca Ernst Mayr, do Museu de Zoologia Comparativa, foram de grande auxílio na obtenção de cópias de artigos e na elaboração da bibliografia. Deborah Whitehead, Joohee Lee e Chenoweth Moffatt prepararam o original e contribuíram de várias outras formas para sua conclusão. Doug Rand salvou o programa eletrônico de ilustrações de um desastre iminente. Por fim, sou extremamente grato à Basic Books e sua equipe de editores, em particular a Jo-Ann Miller, Christine Marra e John C. Thomas por guiarem o original através do processo editorial.

I
O QUE É A EVOLUÇÃO?

CAPÍTULO 1 - EM QUE TIPO DE MUNDO VIVEMOS?

A humanidade sempre teve vontade de procurar explicações para aquilo que é desconhecido ou misterioso. O folclore das tribos humanas mais primitivas mostra que seus membros já se preocupavam com a origem e a história do mundo, formulando perguntas como: “Quem ou o que criou o mundo? O que acontecerá no futuro? Como surgiram os seres humanos?” Diferentes respostas a essas questões aparecem nos mitos tribais. Na maioria dos casos, a existência do mundo é considerada um fato da vida, assim como a ideia de que o mundo sempre foi como é hoje. Mas existem incontáveis histórias sobre a origem ou criação do homem.

Mais tarde, os fundadores das religiões, assim como os filósofos, também tentaram encontrar soluções para essas questões. Quando examinamos as respostas, podemos classificá-las em três categorias: (1) um mundo de duração infinita, (2) um mundo constante de curta duração e (3) um mundo em evolução.

(1) Um mundo de duração infinita

O filósofo grego Aristóteles acreditava que o mundo existia desde sempre. Alguns filósofos afirmavam que este mundo eterno nunca havia mudado, que era constante; outros pensavam que o mundo passaria por diversos estágios (ou ciclos), mas sempre voltaria, mais cedo ou mais tarde, a um estágio anterior. Entretanto, esta crença em uma idade infinita do mundo nunca foi muito popular. A maioria dos homens parece sentir necessidade de explicar como tudo começou.

(2) Um mundo constante de curta duração

Esta é, naturalmente, a visão cristã, como apresentada na Bíblia. Ela foi a visão dominante no mundo ocidental desde a Idade Média até meados do século XIX. Baseia-se na crença em um ser supremo, um Deus todo-poderoso, que teria criado o universo e a espécie humana, como descrito nas duas histórias da criação apresentadas na Bíblia (Gênese).

A crença de que o mundo foi criado por um Deus onipotente é chamada de criacionismo. A maior parte dos que sustentam essa crença também acredita que Deus planejou sua criação tão sabiamente que todos os animais e plantas estão perfeitamente adaptados uns aos outros e ao ambiente em que vivem. Tudo que existe hoje no mundo é como era no instante da criação. Quando a Bíblia foi escrita, essa era uma ideia de toda lógica, baseada nos fatos conhecidos à época. Alguns teólogos, a partir da genealogia bíblica, calcularam que o mundo é bastante recente, tendo sido criado em 4004 a.C., ou seja, há cerca de 6.000 anos.

As teses do criacionismo não estão de acordo com as descobertas científicas mais recentes, o que levou a uma controvérsia entre criacionistas e evolucionistas. Este livro não é o lugar apropriado para discutir o assunto; recomendamos a extensa literatura sobre o tema que aparece no Quadro 1.1 e na bibliografia. Para saber mais sobre a fonte das histórias da criação que aparecem no Gênese, veja Moore (2001).

Histórias de criação semelhantes às que aparecem na Bíblia são encontradas no folclore de povos do mundo inteiro. Elas atendem ao desejo da humanidade de responder a perguntas básicas a respeito deste mundo que temos feito a nós mesmos desde que a cultura humana começou a existir. Ainda valorizamos essas histórias como parte de nossa herança cultural, mas nos voltamos para a ciência sempre que queremos conhecer a verdade sobre a história do mundo.

Quadro 1.1

- Berra, Tim M. *Evolution and the Myth of Creationism*. Stanford: Stanford University Press, 1990.
- Eldredge, Niles. *The Triumph of Evolution and the Failure of Creationism*. Nova York: W. H. Freeman, 2000.
- Futuyma, Douglas J. *Science on Trial: The Case for Evolution*. Nova York: Pantheon Books, 1983.
- Kitcher, Philip. *Abusing Science: The Case Against Creationism*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1982.
- Montagu, Ashley (ed.). *Science and Creationism*. Nova York: Oxford University Press, 1983.
- Newell, Norman D. *Creation and Evolution: Myth or Reality?* Nova York: Columbia University Press, 1982.
- Peacocke, A. R. *Creation and the World of Science*. Oxford: Clarendon Press, 1979.
- Ruse, Michael. *Darwinism Defended*. Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1982.
- Young, Willard. *Fallacies of Creationism*. Calgary, Alberta, Canadá: Detreilig Enterprises, 1985.

O SURGIMENTO DO EVOLUCIONISMO

A partir da Revolução Científica no século XVII, cada vez mais observações experimentais começaram a entrar em conflito com a história narrada na Bíblia. A credibilidade da versão bíblica da criação foi gradualmente enfraquecida por uma série de descobertas. A revolução copernicana foi o primeiro episódio a demonstrar que nem todas as afirmações da Bíblia podiam ser interpretadas de maneira literal. A ciência estava, no início, preocupada principalmente com a astronomia, isto é, com o Sol, as estrelas, os planetas e outros fenômenos naturais. Era inevitável que, no devido tempo, seus praticantes se sentissem compelidos a procurar explicações para muitos outros fenômenos do mundo.

Descobertas em outras ciências também levantaram algumas questões curiosas. A pesquisa de geólogos nos séculos XVII e XVIII revelou que a Terra era muito mais antiga do que se pensava, enquanto a descoberta de fósseis de animais extintos abalou a crença na constância e permanência da criação. Embora surgissem mais e mais provas contra a hipótese da constância do mundo e sua curta duração, ainda que cada vez mais vozes fossem ouvidas, entre cientistas e filósofos, questionando a validade da história bíblica, e apesar de o naturalista Jean-Baptiste de Lamarck ter proposto em 1809 uma teoria completa da evolução, uma visão do mundo mais ou menos bíblica prevaleceu até 1859, não apenas entre os leigos, mas também entre cientistas naturais e filósofos. Ela fornecia uma resposta simples para todas as questões sobre o mundo: Deus o havia criado e o projetara de forma tão sábia que todos os organismos estavam perfeitamente adaptados a seus lugares na natureza.

Durante esse período de transição, todos os tipos de compromissos foram tentados para lidar com as contradições entre as duas visões do mundo. Uma delas foi a chamada *scala naturae*, a Grande Cadeia do Ser (Fig. 1.1), na qual todas as entidades deste mundo estavam organizadas em uma escada ascendente, começando com seres inanimados como rochas e minerais, subindo para líquens, musgos e plantas, passando por corais e outros animais inferiores para chegar aos animais superiores e aos mamíferos, primatas e ao homem. Essa *scala naturae* era considerada imutável (constante), não passava de um reflexo da mente do criador, que tudo ordenara em uma sequência que levava à perfeição (Lovejoy, 1936).

Por fim, as provas de que o mundo não é constante e está sempre mudando se tornaram tão esmagadoras que não podiam mais ser negadas. O resultado foi a proposição e eventual adoção de uma terceira visão de mundo.

IDÉE d'UNE ECHELLE
DES ÊTRES NATURELS

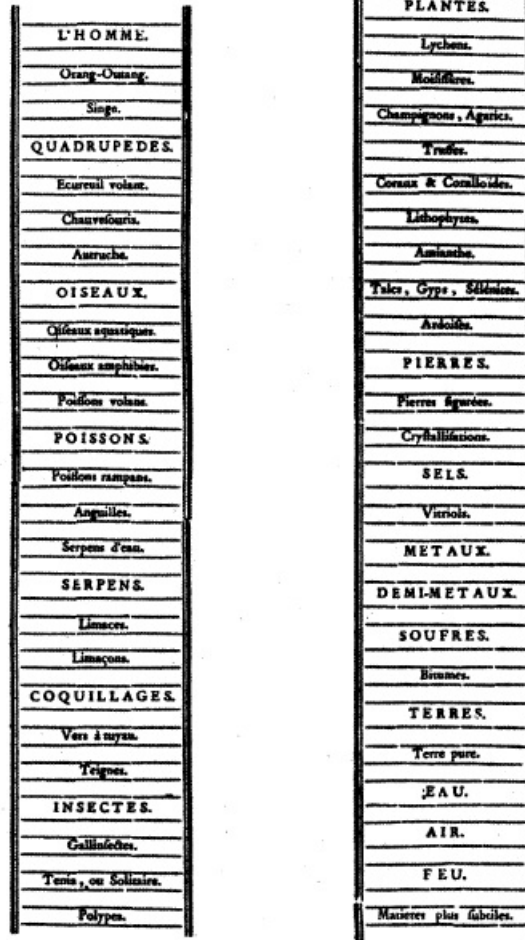


FIGURA 1.1
Grande Cadeia do Ser. Todos os seres existentes na Terra, das pedras ao homem, eram vistos como uma "Grande Cadeia" contínua, ou *scala naturae*. A ilustração mostra a versão de Bonnet (1745) para esta cadeia.

(3) Um mundo em evolução

De acordo com esta terceira visão, o mundo é muito antigo e está sempre mudando; encontra-se em constante evolução. O conceito de evolução foi a princípio rejeitado pelo pensamento ocidental. O poder do dogma fundamentalista cristão era tão grande que foi necessária uma longa série de acontecimentos nos séculos XVII e XVIII para que a ideia da evolução se tornasse aceitável. Do ponto de vista da ciência, a existência da evolução significava que o mundo não podia mais ser considerado meramente como palco de atividades das leis físicas; precisava incorporar a história e, ainda mais importante, as mudanças sofridas pelos seres vivos ao longo do tempo. De modo gradual, o termo "evolução" veio a representar tais mudanças.

Quais Mudanças?

Tudo na Terra parece estar sempre mudando. Existem variações extremamente regulares. A mudança do dia para a noite e de volta para o dia, causada pela rotação da Terra, é uma dessas mudanças cíclicas regulares. O mesmo se pode dizer das variações do nível do mar conhecidas como marés, causadas pelo ciclo lunar. Ainda mais universais são as alterações sazonais causadas pelo movimento anual da Terra ao redor do Sol. Outras mudanças são irregulares, como os movimentos das placas tectônicas, a severidade do inverno de um ano para outro ou alterações climáticas

aperiódicas (o El Niño, as épocas glaciais, por exemplo), assim como os períodos de prosperidade na economia de uma nação. As mudanças irregulares são em geral imprevisíveis e estão sujeitas a diversos processos estocásticos.

Existe, porém, um tipo particular de mudança que parece ocorrer continuamente e apresentar uma componente direcional. Essa alteração é chamada de *evolução*. A primeira ideia generalizada de que o mundo não é estático, como propõe a história da criação, mas está evoluindo, data do século XVIII. Os estudiosos chegaram à conclusão de que a *scala naturae* estática podia ser convertida em uma espécie de escada rolante biológica, levando dos organismos inferiores a outros cada vez mais avançados e, finalmente, ao homem. Assim como mudanças graduais no desenvolvimento de um organismo levam do óvulo fecundado ao indivíduo adulto, imaginou-se que o mundo orgânico como um todo se moveria dos organismos mais simples para outros cada vez mais complexos, culminando no homem. O primeiro a expor tal ideia em detalhes foi o naturalista francês Lamarck. A palavra evolução, que havia originalmente sido aplicada por Charles Bonnet para se referir ao desenvolvimento do óvulo, foi transferida para o desenvolvimento da vida. A evolução passou a significar a mudança do simples para o complexo, do inferior para o superior. Evolução, de fato, era mudança, mas que parecia ser direcional, uma alteração rumo a uma perfeição maior, como se dizia na época, e não uma mudança cíclica como as estações do ano ou irregular como as épocas glaciais ou o clima.

O que está de fato envolvido nesta mudança contínua do mundo orgânico? A questão foi, a princípio, bastante discutida, embora Darwin já conhecesse a resposta. Finalmente, durante a síntese evolucionista (veja mais adiante), surgiu um consenso: “Evolução é a mudança das propriedades de populações de organismos ao longo do tempo.” Em outras palavras, a população pode ser considerada como a *unidade de evolução*. Os genes, indivíduos e espécies também têm seus papéis, mas é a modificação das populações que caracteriza a evolução dos organismos vivos.

Alguns argumentam que a evolução, ao produzir a ordem, está em conflito com a “lei da entropia” da física, segundo a qual todas as mudanças evolutivas devem produzir um aumento do grau de desordem. Na verdade, esse conflito não existe, pois a lei da entropia só é válida para sistemas fechados, enquanto a evolução de uma espécie de organismos ocorre em um sistema aberto, no qual os organismos podem diminuir a entropia à custa do ambiente e o Sol fornece um suprimento contínuo de energia.

O pensamento evolucionista se disseminou durante a segunda metade do século XVIII e a primeira metade do século XIX, não apenas na biologia, mas na linguística, na filosofia, na sociologia, na economia e em outros ramos do pensamento. Mesmo assim, permaneceu por um longo tempo como um ponto de vista minoritário. A substituição de uma visão estática do mundo pelo evolucionismo ocorreu bruscamente, com a publicação do livro *A origem das espécies*, de Charles Darwin, no dia 24 de novembro de 1859.

DARWIN E O DARWINISMO

Esse evento talvez represente a maior revolução intelectual experimentada pela humanidade. Ele questionou não só a crença na constância (e pouca idade) do mundo, mas também a causa da notável adaptação dos organismos e, de forma ainda mais chocante, a posição única do homem no mundo dos seres vivos. Entretanto, Darwin fez bem mais do que postular a evolução (e apresentar evidências convincentes de que ela realmente ocorreu); ele também propôs uma explicação para a evolução que não se apoiava em poderes ou forças sobrenaturais. Explicou a evolução de forma

natural, isto é, por meio de fenômenos e processos que qualquer um podia observar todos os dias na natureza. De fato, além da teoria da evolução em si, Darwin propôs quatro teorias a respeito das causas e mecanismos da evolução. Não é de se admirar que *A origem das espécies* tenha causado tanto rebuliço; a esse livro se deve a secularização da ciência.



FIGURA 1.2
Darwin aos 29 anos de idade, no apogeu de sua criatividade intelectual. *Fonte:* Negativo n° 326694, cortesia da Biblioteca do Museu Americano de História Natural.

Charles Darwin nasceu em 12 de fevereiro de 1809 numa pequena cidade rural da Inglaterra. Era o segundo filho de um médico. Desde criança, foi um ardente naturalista, particularmente apaixonado por besouros. Atendendo ao desejo do pai, estudou medicina em Edimburgo por algum tempo, mas ficou tão impressionado, principalmente com as operações, que logo desistiu. A família decidiu então que devia estudar para o sacerdócio, e esta parecia ser uma educação perfeitamente natural para um jovem naturalista, pois quase todos os naturalistas preeminentes da época eram ministros da Igreja. Embora Darwin tenha, de maneira conscienciosa, realizado todas as leituras requeridas dos clássicos e da teologia, foi a história natural que recebeu a maior parte de sua atenção. Depois de se formar na Universidade de Cambridge (Christ College), recebeu, através de um de seus professores em Cambridge, o convite para se juntar a um dos navios de pesquisa da marinha, o HMS

Beagle, para um levantamento das costas da América do Sul, em particular dos portos. O *Beagle* partiu da Inglaterra no final de dezembro de 1831. Nos cinco anos seguintes, Darwin dividiu uma cabina com o comandante, o capitão Robert Fitzroy. Enquanto o navio fazia um levantamento da costa leste da Patagônia, do Estreito de Magalhães e de partes da costa oeste e suas ilhas adjacentes, Darwin pôde explorar à vontade a biota do continente e das ilhas. Ao longo da viagem, recolheu um número significativo de espécimes e teve a oportunidade de fazer inúmeras perguntas a respeito da história da terra e de sua fauna e flora. Esta foi a base para suas ideias sobre evolução.

Depois de voltar à Inglaterra em outubro de 1836, dedicou-se ao estudo dos espécimes que

recolhera e à publicação de artigos científicos, inicialmente a respeito de observações geológicas. Alguns anos mais tarde, casou-se com sua prima Emma, filha do famoso ceramista Wedgwood, e comprou uma casa nas vizinhanças de Londres (Down House), onde viveu até o dia de sua morte, em 19 de abril de 1882, aos 73 anos. Foi em Down Elouse que escreveu todos os artigos e livros mais importantes de sua carreira.

O que fez de Darwin um grande cientista e um intelectual tão inovador? Era um observador soberbo, dotado de uma curiosidade insaciável. Nunca aceitava nada sem explicação e sempre queria saber o porquê das coisas. Por que a fauna das ilhas é tão diferente daquela encontrada no continente mais próximo? Como surgem as espécies? Por que os fósseis da Patagônia são tão parecidos com a biota atual de lá? Por que cada ilha em um arquipélago tem suas próprias espécies endêmicas e mesmo assim elas são muito mais semelhantes entre si do que em relação a espécies correlatas em regiões mais distantes? Foi esta capacidade de observar fatos interessantes e formular as perguntas apropriadas que permitiu a Darwin fazer tantas descobertas científicas e desenvolver tantos conceitos originais.

Darwin também enxergou que a evolução apresenta dois aspectos. Um é o movimento “para cima” de uma linhagem evolutiva, a transformação gradual de um ancestral em seus descendentes diretos. A isto chamamos de *anagênese*. O outro consiste na subdivisão de linhagens evolutivas ou, de forma mais geral, no surgimento de novos ramos (clades) na árvore filogenética. Este processo de origem da biodiversidade é chamado de *cladogênese*. Ele sempre se inicia com um evento de especiação, mas o novo clade pode se tornar, com o tempo, um ramo importante da árvore filogenética, divergindo cada vez mais do tipo ancestral. O estudo da cladogênese é uma das principais ferramentas das pesquisas sobre macroevolução. A anagênese e a cladogênese são processos praticamente independentes (Mayr, 1991).

Já na década de 1860, biólogos e geólogos esclarecidos aceitavam a evolução como um fato, mas as explicações de Darwin a respeito de como ela ocorria e do porquê enfrentaram uma longa oposição, como veremos em capítulos posteriores. Antes, porém, vamos examinar algumas das provas da existência da evolução que se tornaram conhecidas depois de 1859.

CAPÍTULO 2 - QUAIS SÃO AS EVIDÊNCIAS DE QUE EXISTE EVOLUÇÃO NA TERRA?

As teorias pré-darwinistas da evolução tiveram pouco impacto. Embora algumas ideias evolucionistas fossem comuns entre geólogos, biólogos e mesmo entre escritores e filósofos, a história bíblica da criação, narrada no livro do Gênesis, capítulos 1 e 2, era aceita de forma quase unânime não apenas pelos leigos, mas por cientistas e filósofos. Isso mudou da noite para o dia, por assim dizer, em 1859, com a publicação de *A origem das espécies*, de Charles Darwin. Apesar de algumas das teorias explicativas da evolução propostas por Darwin terem continuado a encontrar muita resistência por mais oitenta anos, a conclusão de que o mundo tinha evoluído foi amplamente aceita num espaço de poucos anos após 1859.

Mesmo assim, durante todo o século XIX, sempre que alguém falava de evolução, referia-se à mesma como uma teoria. Com certeza, a princípio, a ideia de que a vida na Terra poderia ter evoluído não passava de uma especulação. No entanto, a partir de Darwin, cada vez mais fatos compatíveis apenas com o conceito de evolução foram descobertos. Por fim, foi reconhecido por quase todos que a existência da evolução era apoiada por uma quantidade tão significativa de evidências, que ela não podia mais ser chamada de teoria. Já que era tão bem sustentada por fatos quanto o heliocentrismo, a evolução também teve que ser considerada um fato, como o heliocentrismo. Este capítulo será dedicado à apresentação das evidências que levaram à adoção da “evolução como um fato”. Também se destina a tentar convencer aqueles que ainda não acreditam na existência da evolução.

A evolução é um processo histórico que não pode ser demonstrado com os mesmos argumentos e métodos por meio dos quais fenômenos puramente físicos ou funcionais são documentados. A evolução como um todo e as explicações de eventos evolutivos particulares devem ser inferidas a partir de observações. As inferências devem ser depois testadas várias vezes a partir de novas observações. Em tese, os testes podem ou não confirmar as inferências originais. Entretanto, a maior parte das inferências dos evolucionistas já foram testadas tantas vezes com sucesso que passaram a ser aceitas como certezas.

DE QUAIS EVIDÊNCIAS DISPÕEM OS EVOLUCIONISTAS?

As evidências da evolução são, hoje em dia, incontestáveis. São apresentadas em detalhes por Futuyma (1983 e 1998), Ridley (1996), Strickberger (1996) e também nas obras anticriacionistas mencionadas no Capítulo 1. Minha abordagem se concentra nas categorias de evidências disponíveis para documentar a evolução. Ela mostra o quão notavelmente congruentes são as conclusões obtidas pelos mais diversos ramos da biologia, todos os quais apoiam a existência da evolução. De fato, essas observações não comportariam qualquer outro tipo de explicação.

O registro fóssil

A evidência mais convincente da existência da evolução é a descoberta de organismos extintos em estratos geológicos antigos. Uma parte dos restos da biota que vivia em determinado

período geológico no passado permanece incrustada, na forma de fósseis, nos estratos que se depositaram naquele período. Cada estrato anterior contém os ancestrais da biota fossilizada no estrato seguinte. Os fósseis encontrados nos estratos mais recentes são com frequência muito semelhantes a espécies ainda vivas ou, em alguns casos, quase idênticos. Quanto mais antigos os estratos em que um fóssil é encontrado - isto é, quanto mais distantes no tempo -, mais ele difere de espécimes vivos. Darwin argumentou que isso seria de se esperar se a fauna e a flora dos estratos mais antigos tivessem evoluído de maneira gradual até seus descendentes, encontrados nos estratos posteriores, que são mais recentes.

Uma vez que a evolução é um fato, seria de se esperar que os fósseis documentassem uma mudança gradual das formas ancestrais até seus descendentes. Porém, não é exatamente isso que os paleontólogos encontram. Na verdade, quase todas as séries filéticas apresentam lacunas. Novos tipos com frequência aparecem repentinamente e seus ancestrais imediatos estão ausentes dos estratos geológicos anteriores. A descoberta de uma série ininterrupta de espécies se transformando gradualmente em espécies descendentes é muito rara. Na verdade, a distribuição dos fósseis é caracterizada pela descontinuidade, que parece resultar de saltos de um tipo de organismo para outro. Isso levanta uma questão curiosa: por que os fósseis não refletem as mudanças graduais que seriam de se esperar da evolução?

Durante toda a vida, Darwin insistiu em que isso se deve apenas à inimaginável incompletude do registro fóssil. Apenas uma porcentagem muito pequena dos organismos que já existiram foi preservada na forma de fósseis. Muitas vezes, os estratos que continham fósseis estavam em placas que depois afundaram e foram destruídas nos processos tectônicos. Outros estratos foram dobrados, comprimidos e metamorfoseados, obliterando os fósseis.

Além disso, nem todos os estratos que contêm fósseis estão expostos na superfície do planeta. Por fim, é bastante improvável que um organismo se fossilize, já que a maior parte dos seres vivos mortos são comidos por animais necrófagos ou se decompõem. A fossilização só ocorre quando, logo após a morte, os organismos são cobertos por sedimentos ou cinzas vulcânicas. Ocasionalmente é encontrado um fóssil raro que preenche a lacuna entre seus descendentes modernos e seus ancestrais. O *Archaeopteryx*, por exemplo, uma ave primitiva do período jurássico superior (que terminou há 145 milhões de anos), tinha ainda dentes, uma longa cauda e outras características de seus ancestrais répteis. Mas, em outros aspectos, como o cérebro, o tamanho e a forma dos olhos, bem como a presença de penas e asas, é muito parecido com os pássaros de hoje. Fósseis que preenchem lacunas são conhecidos como *elos perdidos*. A descoberta de fósseis do *Archaeopteryx* em 1861 foi particularmente recompensadora porque os anatomistas já haviam concluído que as aves provavelmente descendiam de ancestrais reptilianos. O *Archaeopteryx* confirmou essa dedução.

Algumas poucas linhagens de fósseis são impressionantemente completas. Um exemplo é a que leva dos répteis terapsídeos aos mamíferos (Fig. 2.1). Alguns dos fósseis parecem ser tão intermediários entre répteis e mamíferos, que é quase arbitrário classificá-los como um ou outro. Outro conjunto notavelmente completo de transições foi encontrado entre os ancestrais terrestres das baleias e seus descendentes aquáticos. Esses fósseis documentam o fato de que as baleias são descendentes de ungulados (condilartros mesonicídeos) que se adaptaram de modo progressivo ao ambiente aquático (Fig. 2.2). Os ancestrais australopitecíneos do homem também constituem uma nítida transição de um antropeide semelhante ao chimpanzé para o homem moderno. A transição mais completa já registrada de um tipo primitivo para o descendente moderno é a que ocorre entre o *Eohippus*, o cavalo ancestral, e o *Equus*, o cavalo moderno (Fig. 2.3).

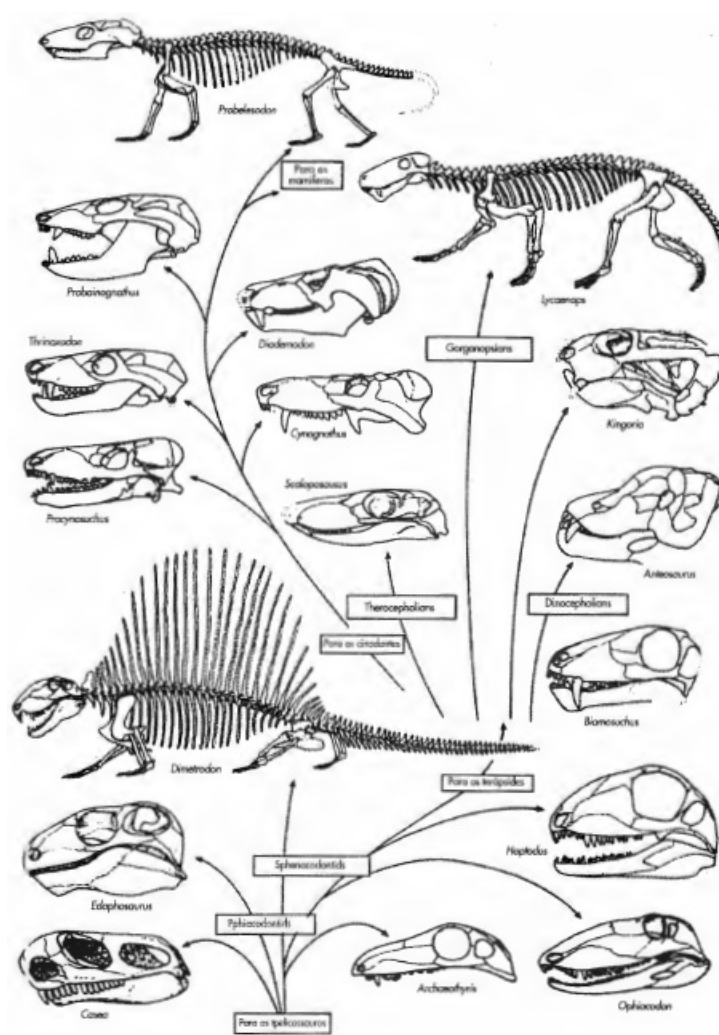


FIGURA 2.1
Evolução dos répteis sinapsídeos com os cinodontes servindo de transição para os primeiros mamíferos. Fonte: Ridley, M. (1993). *Evolução*. Blackwell Scientific: Eoston, p. 535. Reproduzido com permissão de Blackwell Science, Inc.

O estudo da filogenia é, na verdade, o estudo de caracteres *homólogos*. Já que todos os membros de um táxon devem ser descendentes do ancestral comum mais próximo, este só pode ser encontrado pelo estudo de seus caracteres homólogos. Como, porém, podemos saber se os caracteres de duas espécies ou táxons maiores são homólogos? Para isso, devemos aplicar a definição de homologia: *um caractere presente em dois ou mais táxons é homólogo quando resulta do mesmo caractere do ancestral comum mais próximo (ou de um caractere correspondente)*.

Essa definição se aplica também a caracteres estruturais, fisiológicos, moleculares e comportamentais dos organismos. Entretanto, como podemos saber se a homologia se verifica em um caso particular? Felizmente, existem diversos critérios (veja Mayr e Ashlock, 1991). No caso de estruturas, entre os critérios estão as posições em relação a estruturas ou órgãos próximos; a conexão entre dois caracteres distintos de estágios intermediários em ancestrais; semelhanças na ontogenia; e fósseis intermediários. Hoje em dia, as melhores provas de homologia têm sido oferecidas pela biologia molecular. Essa linha de pesquisa forneceu evidências confiáveis das relações entre quase todos os táxons superiores de animais e proporcionou um rápido progresso na reconstituição das relações entre os táxons superiores dos vegetais. Um táxon delimitado pelos métodos darwinistas de classificação, e portanto consistindo com exclusividade nos descendentes do ancestral comum mais próximo, é chamado de *monofilético*.

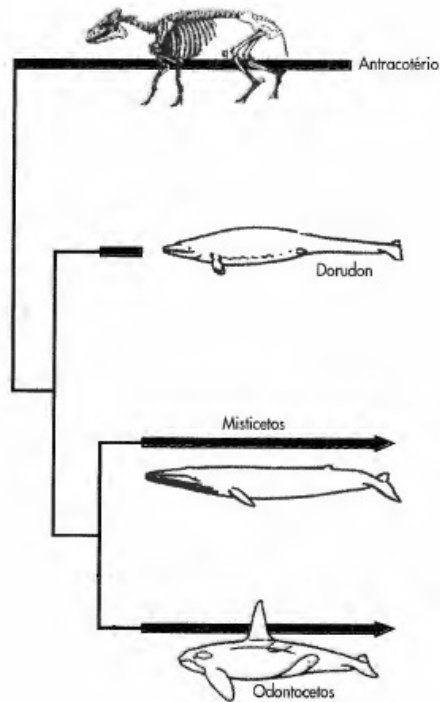
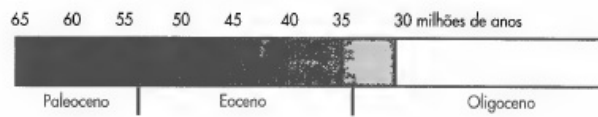


FIGURA 2.2
O fato de a baleia descender dos ungulados artiodáctilos do período eoceno está hoje bem documentado por fósseis de transição. *Fonte:* Várias fontes, particularmente informações pessoais do prof. Philip D. Gingerich.

O que é especialmente convincente nas séries de animais fósseis é que cada tipo de fóssil é encontrado no estado geológico correspondente. Assim, por exemplo, os mamíferos modernos começaram a evoluir depois do evento da extinção de Alvarez, no início do Paleoceno (há 60 milhões de anos). Nenhum mamífero moderno, portanto, deveria ser encontrado em estratos com 100 ou 200 milhões de anos de idade, e de fato nenhum jamais foi encontrado. Outro exemplo: as girafas se originaram em meados do terciário, há cerca de 30 milhões de anos. Seria um transtorno para todas as nossas teorias se subitamente alguém encontrasse o fóssil de uma girafa em estratos do Paleoceno, há 60 milhões de anos. É claro, porém, que nenhum fóssil desse tipo jamais foi encontrado.

Antigamente, as idades dos fósseis eram meras conjecturas; tudo que se sabia era que os estratos inferiores eram mais antigos do que os superiores. Hoje em dia, métodos de datação baseados na constância do decaimento de alguns átomos radioativos permitem determinar com extrema precisão a idade de certos estratos, em particular de lavas e outros depósitos vulcânicos (veja o Quadro 2.1). A datação por carbono pode ser usada para o passado mais recente. A idade de qualquer fóssil pode ser determinada com notável precisão se soubermos em que estrato geológico foi encontrado (Fig. 2.4).

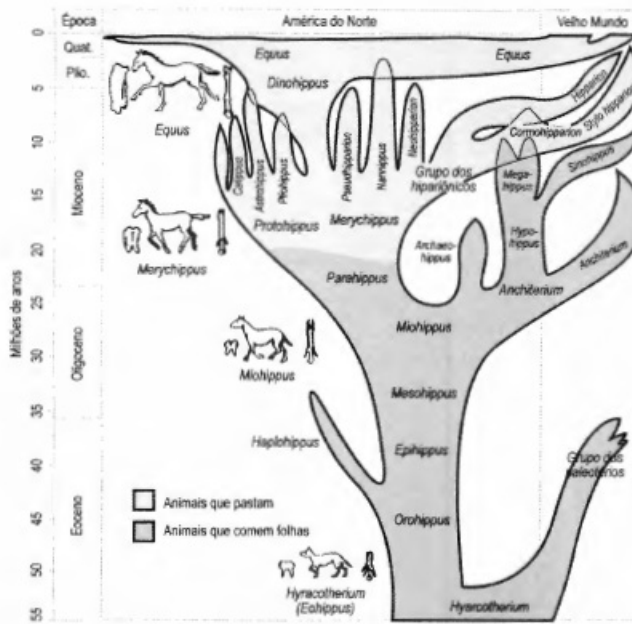


FIGURA 2.3
Evolução da família dos cavalos, desde o *Hyracotherium* (*Eohippus*) do eoceno até o cavalo moderno (*Equus*). Houve uma extraordinária variedade de cavalos no Mioceno. Fonte: Strickberger, Monroe W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett, Sudbury, MA. Reproduzido com permissão.

EVOLUÇÃO RAMIFICADA E ORIGEM COMUM

A *scala naturae* era uma progressão linear que ia das espécies inferiores para as superiores. No modelo de Lamarck para a evolução, todas as linhagens se originavam em infusórios (organismos unicelulares) que teriam surgido por geração espontânea. No curso da evolução, seus descendentes se tornariam cada vez mais complexos e perfeitos. De fato, todos os modelos pré-darwinistas de evolução postulavam linhagens filéticas lineares (veja o Capítulo 4). Uma das maiores contribuições de Darwin foi a de propor a primeira teoria coerente de *evolução ramificada*.

Quadro 2.1 – Datação por isótopos radioativos

Certas rochas, principalmente as de origem vulcânica (a lava, por exemplo), contêm isótopos por natureza radioativos, como os de potássio, urânio e tório. Esses isótopos se desintegram em taxas constantes e os físicos conhecem suas meias-vidas com grande precisão. O urânio 238, por exemplo, tem meia-vida de 4,5 bilhões de anos e o produto de sua desintegração é o chumbo 206. A idade de uma rocha pode ser calculada a partir da relação entre as quantidades de urânio 238 e chumbo 206 presentes no material. As rochas sedimentares, que em geral não contêm isótopos radioativos, podem ser datadas por sua localização em relação aos estratos de origem vulcânica.

Éon	Era	Período	Época	Idade Ma	Formas de vida	
Fanerozoico	Cenozoico	Quaternário	Holocena		O primeiro Homo	
			Pleistocena	1,8		
		Terciário	Neogêneo	Pliocena		5,2
				Miocena		23,8
			Paleogêneo	Oligocena		33,5
				Eocena		55,6
		Paleocena	65			
		Mesozoico	Cretáceo	Superior		98,9
				Inferior		144
			Jurássico	Superior		160
	Médio			180		
	Inferior			206		
	Triássico		Superior	228		
			Médio			
			Cita	251		
	Paleozoico		Permiano		290	
			Pensilvaniano		353,7	
		Mississipiano				
		Devoniano		408,5		
		Siluriano		439		
		Ordoviciano		495		
		Cambriano		543		
	Proterozoico			2500		
				3600		
				4600		
	Arqueano			3600		
	Hádico			4600		

FIGURA 2.4

Escala de tempo geológica. O período Pré-Cambriano vai da origem da vida (há cerca de 3,8 bilhões de anos) até o início do período Cambriano (há aproximadamente 543 milhões de anos). A descoberta de novos fósseis muitas vezes leva a uma correção da data de aparecimento de um táxon superior. *Fonte:* Freeman, S. e Herron, J. C., *Evolutionary Analysis*, 2nd ed., copyright © 1997. Reproduzido com permissão de Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, NJ.

Foi a observação dos pássaros das ilhas Galápagos que levou Darwin a formular a teoria da evolução ramificada. As ilhas Galápagos são, na verdade, picos de vulcões submarinos que nunca tiveram uma ligação terrestre com a América do Sul ou qualquer outro continente. Toda a fauna e flora das Galápagos chegou lá por colonização (a distância), via oceano. Darwin sabia que existia apenas uma espécie de mimídeo na América do Sul, mas encontrou mimídeos em três das ilhas Galápagos (Fig. 2.5), uma espécie diferente em cada ilha. Concluiu corretamente que uma única colonização por parte do mimídeo sul-americano havia dado origem, por evolução ramificada, a três espécies distintas em três ilhas das Galápagos. Em seguida, levou o raciocínio mais longe e disse ser provável que todos os mimídeos do mundo descendiam de um ancestral comum, já que eram todos muito parecidos. Assim, presumiu que os mimídeos e seus parentes próximos, como os tordos e os *catbirds*, também tinham um ancestral comum.

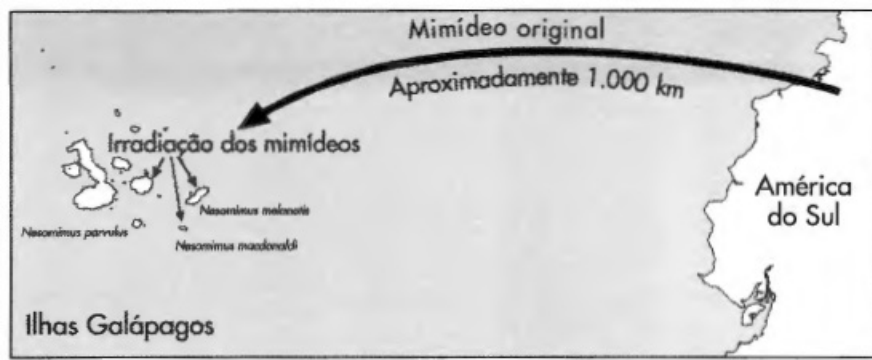


FIGURA 2.5
Colonização das ilhas Galápagos por um mimídeo da América do Sul e sua subsequente evolução em três espécies locais.

Essa cadeia de inferências levou Darwin à conclusão de que todos os organismos da Terra possuíam ancestrais comuns e que provavelmente toda a vida na Terra tinha uma única origem. Como ele afirmou, “existe grandeza nesta ideia de que a vida, com seus vários poderes, foi originalmente infundida em algumas poucas formas ou em apenas uma; e deste início tão simples, as mais belas e maravilhosas formas surgiram e continuam a surgir, em números incontáveis, pela evolução” (1859: 490). Como será mostrado a seguir, vários estudos, com diferentes tipos de provas, confirmaram de forma convincente a conjectura de Darwin, hoje conhecida como teoria da *origem comum*.

Paleontólogos, geneticistas e filósofos já se intrigavam há tempos com a questão de como e onde ocorre a ramificação que leva ao fenômeno da origem comum. O problema foi resolvido pelos taxonomistas, que mostraram que é a especiação, em particular a especiação geográfica, que leva à ramificação (veja o Capítulo 9).

A teoria da origem comum resolveu um antigo enigma da história natural. Parecia haver um conflito entre a enorme diversidade da vida e a observação de que certos grupos de organismos com frequência compartilhavam as mesmas características. Então, havia rãs, cobras, pássaros e mamíferos, mas a anatomia básica de todas essas classes aparentemente tão distintas de vertebrados era muito semelhante, embora de todo diferente da de um inseto. A teoria da origem comum forneceu uma explicação para essa curiosa observação. Quando certos organismos compartilham uma série de características, apesar de apresentar outras distinções, isso se deve ao fato de que descendem de um mesmo ancestral. As semelhanças se devem à herança que receberam desse ancestral e as diferenças foram adquiridas após as linhas ancestrais se separarem.

O quão bem documentada é a teoria da origem comum?

O registro fóssil fornece muitas provas de que a teoria da origem comum está correta. Por exemplo: nos estratos de meados do período Terciário, encontramos fósseis de ancestrais comuns dos cães e dos ursos. Em estratos um pouco mais antigos, encontramos ancestrais comuns dos cães e dos gatos. Na verdade, os paleontólogos conseguiram demonstrar que todos os carnívoros descendem de um mesmo tipo ancestral. A mesma descendência de um ancestral comum é observada em todos os roedores, todos os ungulados e todas as outras ordens de mamíferos. O princípio da origem comum também se aplica a aves, répteis, peixes, insetos e demais grupos de organismos.

Mesmo antes de 1859, os zoólogos já eram capazes de estabelecer uma hierarquia bastante detalhada dos táxons animais. O que ainda não se conhecia era a razão para existir esse tipo de hierarquia. Foi Darwin quem mostrou que ela podia ser explicada pelo princípio da origem comum.

Todas as espécies de um gênero possuem um ancestral comum mais próximo, assim como todas as espécies de uma família e de qualquer outra categoria superior da hierarquia. Essa ancestralidade em comum é a razão pela qual os membros de um táxon são tão semelhantes entre si.

Similaridade Morfológica. Evidências muito significativas da origem comum também são fornecidas pelos estudos de anatomia comparativa. Já no século XVIII, era comum chamar certos organismos de “aparentados” quando eles eram similares. Naquela época, o naturalista francês Comte Buffon descreveu as semelhanças entre cavalos, jumentos e zebras. Quanto maior a diferença entre dois organismos, menor se supunha ser o grau de “parentesco”. Os sistematas, ou seja, os estudiosos da classificação dos seres vivos, usaram o grau de similaridade para estabelecer uma hierarquia de categorias taxonômicas. Os organismos mais similares foram colocados na mesma espécie. Espécies similares foram organizadas no mesmo gênero, gêneros similares foram para a mesma família, e assim por diante, até os táxons da categoria mais elevada.

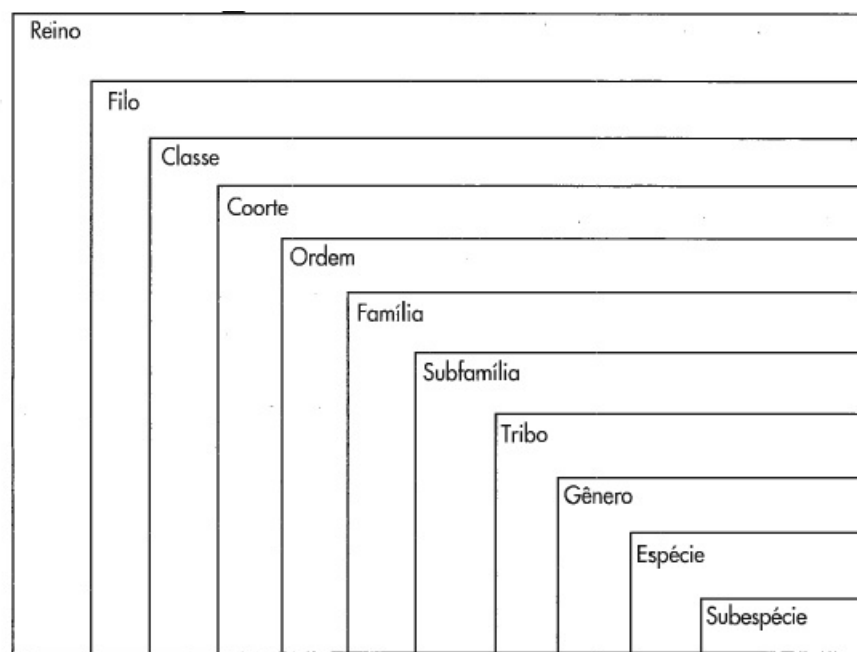


FIGURA 2.6
A hierarquia lineana. Cada categoria está incluída na categoria seguinte, como a espécie no gênero.

A classificação dos organismos de acordo com o grau de similaridade é conhecida como *hierarquia lineana* (Fig. 2.6) em homenagem ao naturalista sueco Carolus Linnaeus, ou apenas Lineu, que inventou o sistema de classificação binomial. Essa classificação agrupa organismos em táxons cada vez maiores, abrangendo por fim todos os animais e plantas. Começando com uma espécie em particular, o gato, digamos, era possível construir toda essa hierarquia. Sabia-se que havia outras espécies de gatos muito semelhantes ao gato doméstico, que Lineu também colocou no gênero *Felis*. Esse grupo de gatos podia ser agrupado com o leão, o guepardo e outros gêneros para formar a família dos Felidae. Essa família de mamíferos semelhantes aos gatos podia ser agrupada com outros mamíferos predadores como os Canidae (semelhantes aos cães), Ursidae (ursos), Mustelidae (doninhas), Viverridae (almiscareiros) e grupos relacionados para constituir a ordem dos Carnivora.

Da mesma forma, outros mamíferos podiam ser reunidos nas ordens dos Artiodactyla (cervos e aparentados), Perissodactyla (cavalos etc.), Rodentia (ratos etc.) e nas das baleias, morcegos, primatas, marsupiais e assim por diante para formar a classe Mammalia (mamíferos). Uma hierarquia semelhante existe para todos os outros tipos de animais, pássaros e insetos, assim como para as

plantas. A natureza e a causa desses agrupamentos, a não ser que fossem atribuídas à criação, constituíam um grande mistério até Darwin mostrar que o fenômeno se devia à origem comum. Cada táxon (grupo de organismos), segundo Darwin, era constituído pelos descendentes do ancestral comum mais próximo; porém, para que os descendentes fossem diferentes do ancestral, era preciso que houvesse evolução. Os fatos observados se encaixavam tão perfeitamente na teoria da evolução de Darwin que sua teoria da “origem comum através de modificações” foi aceita quase de imediato após 1859.

A classificação, uma ocupação à qual se dedicavam tantos zoólogos e botânicos do século XIX, agora tinha uma explicação. Os indicadores mais frequentemente utilizados, com base nos quais o parentesco e a origem comum eram inferidos, eram as semelhanças morfológicas e embrionárias. A busca de tais similaridades levou, na segunda metade do século XIX, a um grande desenvolvimento da morfologia e da embriologia comparativas (Bowler, 1996).

Filogenia: é um ramo especial da biologia, que lida com a história da evolução dos organismos. O padrão de evolução é muitas vezes apresentado como uma árvore filogenética (*dendrograma*) ou, em determinada vertente da taxonomia, como um cladograma. Inspirados por Ernst Haeckel, zoólogo alemão contemporâneo de Darwin, zoólogos e botânicos dedicaram muito tempo e esforço para descobrir a filogenia correta dos organismos (veja o Capítulo 3).

Explicação dos Tipos Morfológicos: um segundo ramo da biologia também encontrou explicações na teoria da origem comum. Os anatomistas comparativos, liderados por Georges Cuvier, haviam encontrado um número limitado de tipos de organismos que concordavam uns com os outros em sua estrutura básica (arquétipo). Cuvier (1812) distinguiu quatro filos (*ramificações*) principais, cujos membros, segundo ele, possuíam o mesmo *Bauplan* (plano corporal). A existência desses tipos muito diferentes, que não estavam ligados por tipos intermediários ou de transição, refutava de forma incisiva a validade da *scala naturae*. Cuvier chamou esses tipos de vertebrados, moluscos, articulados e radiados. Foi um primeiro passo, mas logo se demonstrou que três dos tipos definidos por Cuvier eram compostos, enquanto os vertebrados constituíam, na verdade, uma subdivisão dos cordados. Hoje em dia, cerca de trinta filos de animais são conhecidos e quase todos são divididos em vários tipos menores; os vertebrados, por exemplo, incluem os peixes, os anfíbios, os répteis, os pássaros e os mamíferos. Mais uma vez, a existência desses tipos morfológicos começou a fazer sentido no momento em que se reconheceu que todos descendiam de um ancestral comum com o qual compartilhavam o plano corporal básico.

Os morfologistas pré-evolucionistas, como Cuvier, pertenciam à escola tipologista (essencialista). Eram seguidores de Platão. Cada tipo (filo) era considerado independente dos outros, sendo definido por sua essência, e constante. Apesar de a base filosófica desta assim chamada morfologia idealista estar completamente errada, a ênfase no estudo da morfologia levou a diversas descobertas de grande valor para a reconstrução da filogenia e à compreensão da evolução.

Homologia: é notável que a morfologia comparativa possa ser tão bem-sucedida na reconstrução dos elos perdidos de uma sequência evolutiva. T. H. Huxley, por exemplo, ao tentar identificar o ancestral direto dos pássaros, chegou à conclusão de que se tratava de um réptil arcossauro. O *Archaeopteryx*, uma ponte notável entre os pássaros e os arcossauros, só foi descoberto alguns anos depois, em 1861. Entomólogos evolucionistas postularam que as formigas haviam surgido a partir de ancestrais semelhantes a vespas e inferiram daí as características das formigas primitivas. Quando uma formiga fossilizada em âmbar foi descoberta mais tarde em meados do período Cretáceo, suas características eram muito parecidas com as previstas. Esses não são casos isolados; sempre que um ancestral perdido foi reconstruído, assemelhou-se muito ao ancestral

real descoberto mais tarde na forma de fóssil.

Durante a evolução, qualquer característica de um organismo pode ser modificada. Entretanto, mesmo na época anterior a Darwin, alguns anatomistas comparativos já haviam percebido que determinadas estruturas modificadas eram equivalentes, como as asas dos pássaros e as extremidades anteriores dos mamíferos. Richard Owen, um morfologista tipológico, chamou essas estruturas de “homólogas” e definiu-as como “o mesmo órgão, em diferentes animais, em todas as suas variedades de forma e função”. Isso, é claro, deixou completamente em aberto o problema de decidir se dois órgãos eram na verdade “o mesmo órgão”. A questão foi resolvida por Darwin, que afirmou que certas características de duas espécies eram homólogas apenas se fossem derivadas, ao longo da evolução, de uma característica equivalente no ancestral comum mais próximo das duas espécies. Os membros anteriores de um mamífero que caminha, um cão, digamos, foram modificados pela evolução para exercer funções como cavar (toupeira), trepar (macaco), nadar (baleia) e voar (morcego) (Fig. 2.7). Além disso, essa estrutura dos mamíferos é homóloga à nadadeira peitoral de alguns peixes.

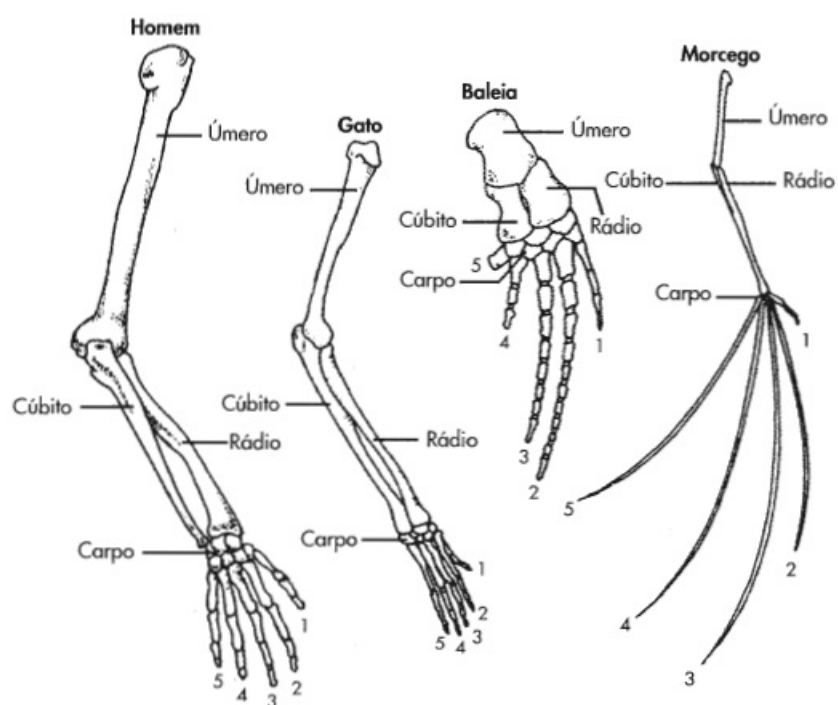


FIGURA 2.7

Modificações adaptativas dos membros anteriores dos mamíferos causadas pela adaptação. Os ossos homólogos do homem, do gato, da baleia e do morcego foram alterados pela seleção natural para exercer diferentes funções em cada espécie. Fonte: Strickberger, Monroe W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett, Sudbury, MA. Reproduzido com permissão.

A afirmativa de que certas características encontradas em táxons relativamente distantes são homólogas constitui, a princípio, uma mera conjectura. A validade desse tipo de inferência deve ser testada de acordo com uma série de critérios (Mayr e Ashlock, 1991), como a posição em relação aos órgãos adjacentes, a presença de estágios intermediários em outros táxons, semelhanças na ontogenia, existência de estágios intermediários em ancestrais fósseis e concordância com as evidências proporcionadas por outras homologias. A homologia não pode ser comprovada, é sempre inferida.

A homologia se deve à herança parcial do mesmo genótipo a partir do ancestral comum. Esta é a razão pela qual ela existe não apenas para as características estruturais, mas para quaisquer

traços hereditários, como o comportamento. Características que surgiram de modo independente, por paralelismo, também são homólogas, pois foram produzidas pelo genótipo do ancestral comum. Estruturas homólogas podem diferir consideravelmente em seu desenvolvimento. Para um estudo das diferentes formas em que o termo homologia foi empregado, veja Butler e Saidel (2000).

Embriologia. No século XVIII, os anatomistas observaram que os embriões dos animais eram com frequência bem mais parecidos entre si do que as formas adultas. Um embrião humano, por exemplo, é muito semelhante não só aos embriões de outros mamíferos (cão, vaca, camundongo), mas, nos estágios iniciais, aos embriões de répteis, anfíbios e peixes (Fig. 2.8). Quanto mais desenvolvido o embrião, mais exibe os traços característicos do táxon a que pertence. Mesmo quando os espécimes adultos são altamente especializados (as cracas sésseis, por exemplo, entre os crustáceos), suas larvas são muito parecidas com as dos outros crustáceos (Fig. 2.9).

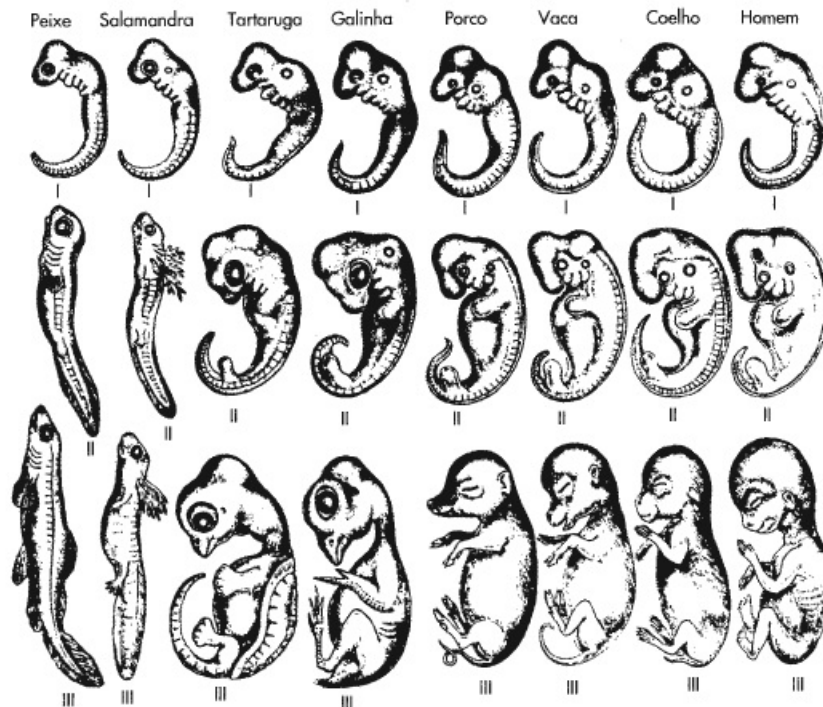


FIGURA 2.8

Desenho preparado por Haeckel em 1870. Mostra a semelhança entre embriões humanos e de sete outras espécies de vertebrados em três estágios diferentes de desenvolvimento. Haeckel substituiu de forma fraudulenta embriões humanos por embriões caninos, mas eles eram tão parecidos com os dos humanos que estes (se estivessem disponíveis) teriam levado às mesmas conclusões. *Fonte:* Strickberger, Monroe W., *Evolution*, Jones & Bartlett Publishers, 1990. Reproduzido com permissão.

Alguns oponentes de Darwin afirmaram que tais semelhanças entre as larvas não provavam nada. Todo o processo de desenvolvimento necessariamente vai do simples ao complexo, disseram, e os primeiros estágios de desenvolvimento, sendo mais simples, são mais parecidos do que os posteriores, mais complexos. Isso é parcialmente verdadeiro, mas embriões e larvas sempre apresentam algumas características peculiares à linhagem filética a que pertencem, revelando assim o seu parentesco. Além disso, o estudo dos estágios embrionários, com frequência, revela de que forma um estágio ancestral comum se transforma gradualmente em diferentes ramos da árvore filogenética, o que proporciona uma melhor compreensão dos caminhos evolutivos.

Recapitulação: este termo se refere ao aparecimento e à subsequente perda, durante a ontogenia, de estruturas que, em táxons relacionados, são mantidas nos adultos. Portanto, o termo diz

respeito à perda de um traço ancestral em estágios embrionários avançados de uma linhagem filética, com a retenção desse traço em espécies de outras linhagens derivadas do mesmo ancestral comum. Em certos estágios embrionários, por exemplo, os embriões das baleias de barbatanas até hoje possuem dentes, mas estes são mais tarde absorvidos e desaparecem. O aparecimento e a subsequente perda de traços ancestrais em estágios embrionários sucessivos são um fenômeno tão notável que levou a uma teoria especial, a da *recapitulação*. Duas interpretações radicalmente diversas dessas observações foram propostas pelos embriologistas.

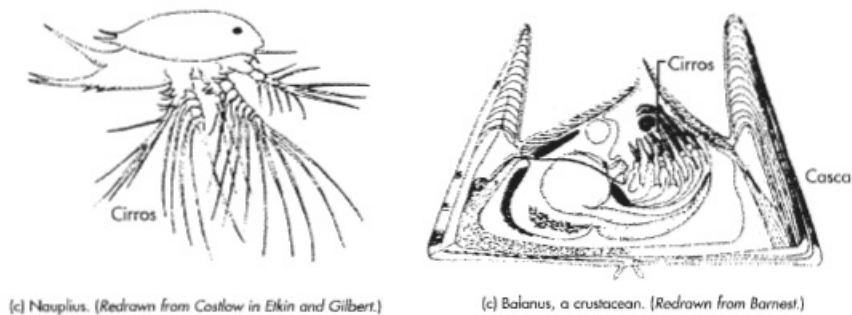


FIGURA 2.9

As larvas livre-nadantes das cracas (cirripedia) são parecidas com as de outros crustáceos, mas os estágios adultos, sésseis, são tão diferentes que alguns zoólogos antigos os classificaram como moluscos. Fonte: Kelly, Mahlon G. e McGrath, John C. (1975). *Biology: Evolution and Adaptation to the Environment*. Boston, Mass.: Houghton Mifflin.

De acordo com a teoria de Karl Ernst von Baer, nos primeiros estágios, embriões de organismos distintos são tão parecidos entre si que não podem ser corretamente identificados, a não ser que se conheça sua origem. Durante o desenvolvimento, porém, tornam-se cada vez mais parecidos com a forma adulta e, portanto, divergem de forma progressiva da linha de desenvolvimento de outros organismos. Von Baer resumiu essa visão em uma proposição bem conhecida: “Ocorre, de maneira gradual, uma transição de algo homogêneo e geral para algo heterogêneo e especial.” Essa explicação foi amplamente aceita. Entretanto, estava em conflito com alguns fatos da ontogenia. Por exemplo: por que deveriam os embriões de aves e mamíferos desenvolver fendas branquiais, como os embriões de peixes? A presença delas não pode ser atribuída a uma forma mais geral do pescoço dos vertebrados terrestres (veja a Fig. 2.8).

Essas fendas branquiais embrionárias foram descobertas na década de 1790, isto é, setenta anos antes da publicação de *A origem das espécies*. Naquela época, a única explicação disponível era a grande cadeia do ser, a *scala naturae*, na qual todos os organismos estavam organizados em uma série de “perfeição” cada vez maior, indo dos organismos mais primitivos, passando pelos peixes e répteis, até chegar ao homem. Isso sugeriu que o embrião de um organismo superior “recapitulava” a ontogenia de organismos inferiores na *scala naturae*. Quando a evolução foi aceita, uma nova definição foi apresentada por Haeckel (1866): “A ontogenia é a recapitulação da filogenia.” Obviamente, ele foi longe demais, pois, em nenhum estágio de desenvolvimento, um embrião de mamífero se parece com um peixe adulto. Entretanto, em alguns traços, como no caso das bolsas branquiais, o embrião mamífero de fato recapitula a condição dos ancestrais. Exemplos de recapitulação são relativamente comuns: as larvas das cracas são muito parecidas com as de outros crustáceos (Fig. 2.9), e estruturas embrionárias são, em milhares de casos, indicativas de sua ancestralidade, mas estas mesmas estruturas não estão presentes nas formas adultas.

O embriologista não teve como evitar a seguinte questão: por que, nesses casos, a ontogenia

percorre um caminho tão tortuoso até alcançar o estágio adulto, em vez de simplesmente eliminar as estruturas embrionárias que não são mais necessárias, assim como muitas espécies que habitam cavernas eliminaram a pigmentação e os olhos. A razão foi afinal encontrada por embriologistas experimentais, que descobriram que essas estruturas ancestrais serviam como “organizadores” embrionários dos passos seguintes do desenvolvimento. Assim, por exemplo, se cortarmos o duto pronéfrico de um embrião de anfíbio, não haverá desenvolvimento de mesonefro. Da mesma forma, a remoção da evaginação central do teto do arquêntero impede o desenvolvimento do notocórdio e do sistema nervoso. Assim, o pronefro e a evaginação central “inúteis” são recapitulados porque têm a função vital de organizar estruturas embrionárias a serem desenvolvidas depois.

Esse é o mesmo motivo pelo qual todos os vertebrados terrestres (tetrápodes) desenvolvem arcos branquiais em determinado estágio de sua ontogenia. Em vez de serem usadas para a respiração, tais estruturas semelhantes a guelras são drasticamente reestruturadas em estágios posteriores da ontogenia e dão origem a muitas estruturas na região do pescoço de répteis, pássaros e mamíferos. A explicação evidente é que o programa genético de desenvolvimento não tem como eliminar os estágios ancestrais do desenvolvimento e é forçado a modificá-los durante os estágios subsequentes, de forma a torná-los adequados para o novo tipo de vida do organismo. O germe do órgão ancestral serve como um programa somático para o desenvolvimento do órgão reestruturado (Mayr, 1994). O que é recapitulado são sempre estruturas particulares, jamais a forma adulta completa do ancestral.

Estruturas vestigiais. Muitos organismos apresentam estruturas que não são de todo funcionais ou que são completamente não funcionais. O apêndice ileocecal humano é um exemplo, assim como os dentes dos embriões das baleias de barbatanas e os olhos de muitos animais que habitam cavernas. As estruturas vestigiais são remanescentes de estruturas que foram funcionais nos ancestrais, mas cuja utilização foi reduzida por uma mudança na utilização de nichos ecológicos. Quando essas estruturas perdem sua utilidade por causa de uma mudança no estilo de vida, elas deixam de ser protegidas pela seleção natural e são gradualmente perdidas. Tornam-se apenas informativas, pois mostram o curso prévio da evolução.

Estes três fenômenos - semelhanças embrionárias, recapitulação e estruturas vestigiais - levantam dificuldades insuperáveis para uma explicação criacionista, mas são perfeitamente compatíveis com uma explicação evolucionista baseada na origem comum, na variação e na seleção.

Biogeografia. A evolução também ajudou a explicar outro grande enigma da biologia: as razões para a distribuição geográfica de animais e plantas. Por que as faunas da Europa e da América do Norte nos dois lados do Atlântico Norte são relativamente parecidas, enquanto as da África e da América do Sul nos dois lados do Atlântico Sul são tão distintas? Por que a fauna da Austrália é tão diferente da de todos os outros continentes? Por que em geral não existem mamíferos em ilhas oceânicas? Poderiam esses padrões aparentemente caprichosos de distribuição ser explicados como produtos da criação? Dificilmente. Darwin mostrou que a atual distribuição de animais e plantas se deve à história de sua dispersão a partir de seus pontos de origem. Quanto mais tempo dois continentes tenham estado isolados um do outro, mais diferentes são suas biotas.

Muitos organismos apresentam o que se chama de distribuição descontínua. Assim, por exemplo, os camelos e seus parentes são encontrados em duas regiões: os camelos verdadeiros habitam a Ásia e a África; seus parentes próximos, as lhamas, estão na América do Sul. Se acreditamos em evolução contínua, concluiremos que devia haver uma ligação entre essas duas regiões hoje isoladas; em outras palavras, deveriam existir camelos na América do Norte, o que não ocorre. Isso levou à inferência de que os camelos de fato existiram em algum momento na América

do Norte, servindo como elo entre os camelos asiáticos e os sul-americanos. No devido tempo, essa conjectura foi confirmada pela descoberta, na América do Norte, de um grande número de fósseis de camelos do período Terciário (Fig. 2.10).

Da mesma forma, as razões para a similaridade entre as faunas da Europa e da América do Norte não foram perfeitamente compreendidas até que se descobriu que, no início do período terciário (há 40 milhões de anos), havia uma larga ponte de terra que atravessava o Atlântico Norte e unia os dois continentes hoje separados. Isso permitiu um intercâmbio ativo da fauna. Em contraste, a África e a América do Sul foram separadas pela deriva continental há cerca de oitenta milhões de anos, e suas biotas divergiram muito durante o longo isolamento. Muitas vezes, padrões curiosos de distribuição podem ser explicados como o resultado de uma origem comum e, algumas vezes, de extinções subsequentes. Portanto, a evolução continua a fornecer explicações para muitas observações que antes eram enigmáticas.

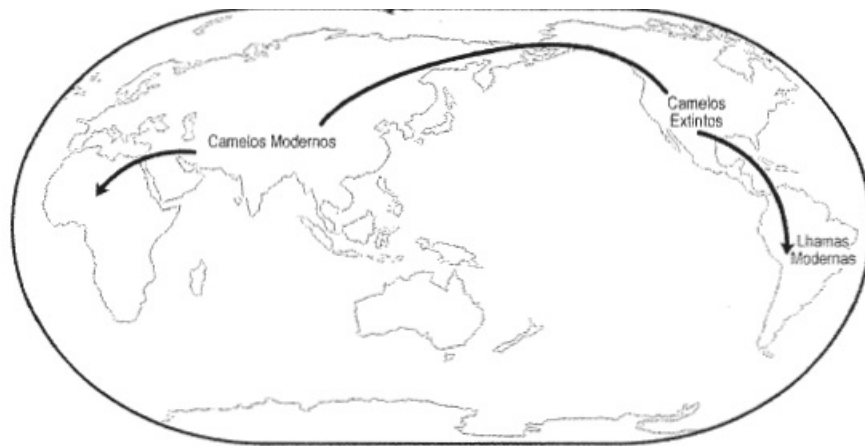


FIGURA 2.10

As regiões ocupadas pelos membros modernos da família dos camelos (Ásia/África e América do Sul) estão muito distantes. A descoberta de um grande número de fósseis de camelos do período terciário na América do Norte mostrou que, no passado, a distribuição geográfica de camelos era contínua.

Dispersão: espécies diferentes podem apresentar capacidades de dispersão muito diversas. Mais de cem espécies de aves da Nova Guiné possuem tanta aversão a voar sobre a água que não são encontradas em ilhas que estejam a mais de dois quilômetros de distância da ilha principal. Por outro lado, algumas espécies apresentam uma capacidade de dispersão espantosa. A família de lagartos iguanidae está confinada às Américas, exceto por um gênero (com duas espécies) encontrado em Fiji e em Tonga (Fig. 2.11). Já que se tratam de espécies endêmicas, não poderiam ter sido levadas para lá por seres humanos. A única explicação possível é a de que, num passado remoto, foram até as ilhas flutuando sobre troncos e detritos levados por correntes oceânicas. É quase inacreditável que esses colonizadores tenham sobrevivido a uma viagem de milhares de quilômetros. Mesmo que a princípio tenham chegado apenas ao leste da Polinésia, onde depois foram exterminados pelos polinésios, trata-se de uma façanha extraordinária. Entretanto, não existe uma explicação alternativa, e outros casos de sobrevivência prolongada em objetos flutuantes já foram documentados.

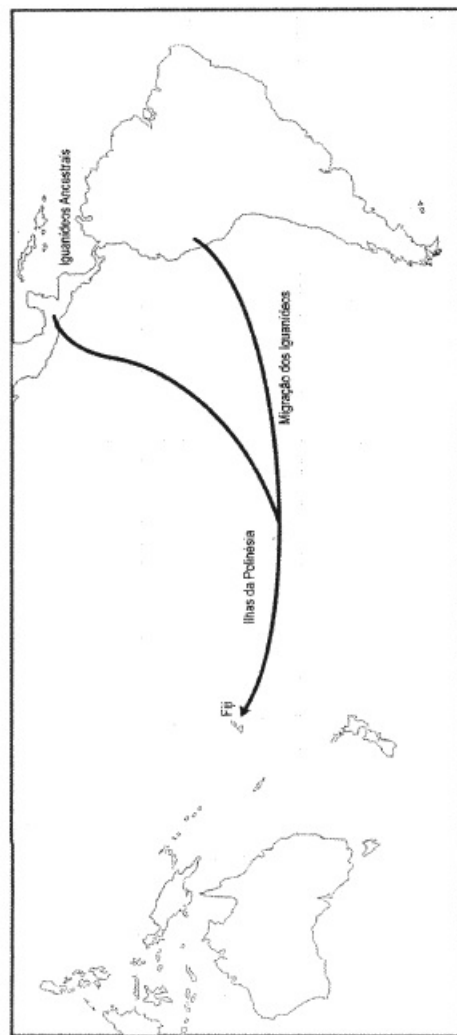


FIGURA 2.11
Um caso extremo de dispersão. Os répteis da família dos iguanídeos são encontrados apenas nas Américas do Norte e do Sul, a não ser por duas espécies do gênero endêmico *Brachylophus*, encontradas a milhares de quilômetros de distância, na Polinésia ocidental (em Fiji e em Tonga). Os répteis só podem ter transposto essa distância sobre objetos flutuantes.

Diferenças na capacidade de dispersão explicam a maior parte dos aparentes problemas de distribuição. Os mamíferos (exceto os morcegos) são notoriamente pouco eficazes na travessia de trechos com água, o que explica não estarem em geral presentes nas ilhas oceânicas. Esse é também o motivo pelo qual a Linha de Wallace, no arquipélago malaio, localizada entre as Grandes Ilhas Sonda, a oeste, e as Pequenas Ilhas Sonda e Sulawesi, a leste, é uma importante fronteira biogeográfica para os mamíferos, mas bem menos relevante para os pássaros e as plantas (Fig. 2.12). Na verdade, essa linha separa a borda da plataforma continental de Sonda das águas mais profundas a leste. Os mamíferos ficam restritos às terras da plataforma de Sonda, enquanto muitos pássaros e sementes de plantas podem atravessar o estreito que separa as duas regiões com razoável facilidade.

Lacunas nas distribuições: as regiões ocupadas por alguns táxons são interrompidas por lacunas em que o táxon não ocorre. As lacunas podem ser causadas por dois mecanismos. A lacuna norte-americana na distribuição das famílias dos camelos, como vimos, foi causada pela extinção dos camelos nessa região. Originalmente, eles se distribuíam, de maneira contínua, da Ásia à América do Sul. E a chamada hipótese vicariância. Muitas distribuições descontínuas nos continentes parecem ser de remanescentes distribuições antes contínuas. No auge da glaciação do período Pleistoceno, por exemplo, várias espécies árticas foram capazes de colonizar os Alpes e as montanhas Rochosas, mas hoje elas permanecem, após o recuo das geleiras, como relíquias no alto das montanhas, separadas por grandes distâncias das populações árticas de suas espécies.

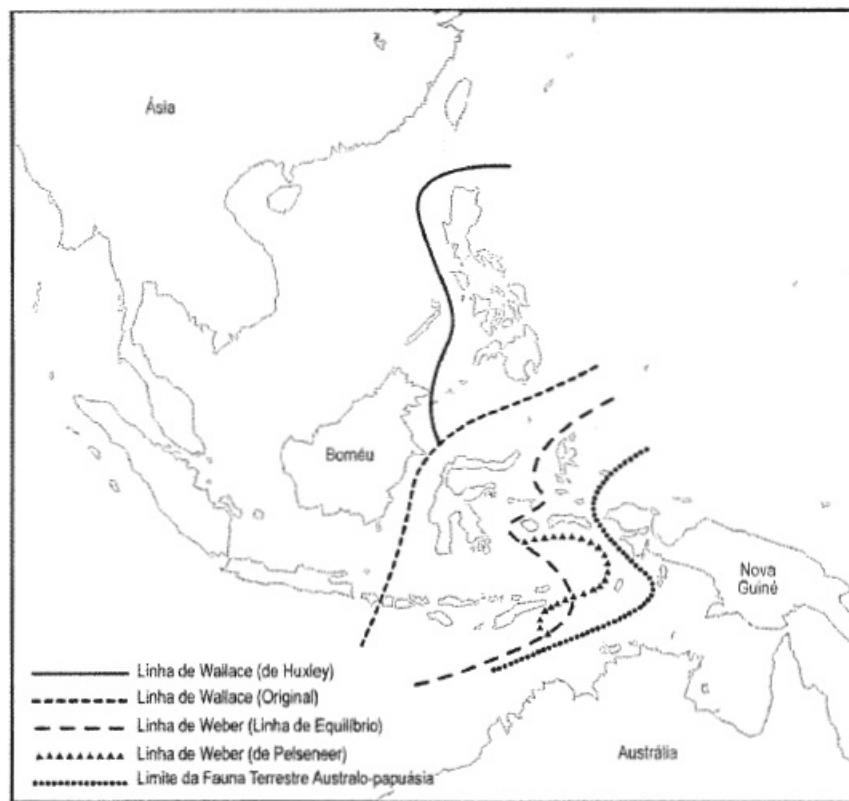


FIGURA 2.12

Zona de contato entre as faunas indo-malaia e australo-papuásia. A região sombreada a oeste é a plataforma asiática (plataforma de Sonda); a leste está a plataforma australiana (plataforma de Sahul). A região entre as duas, que jamais esteve ligada por uma ponte de terra, é chamada de Wallacea. A verdadeira fronteira (linha de equilíbrio) entre as faunas asiática e australiana é a Linha de Weber. *Fonte:* Mayr, Ernst. (1944). *Quarterly Review of Biology* 19(1): 1-14.

Um segundo tipo de descontinuidade é chamada de primária. Ela surge quando os membros de uma espécie estabelecem uma população fundadora além de suas fronteiras, depois de atravessarem um terreno inadequado (água, montanhas ou vegetação desfavorável). Essas descontinuidades por dispersão são particularmente características de áreas com distribuições insulares. Os táxons das ilhas Galápagos nunca se estenderam de forma contínua até a América do Sul, seu local de origem; todas as espécies dessa biota insular chegaram até lá atravessando os 1.000 quilômetros de oceano que separam as duas regiões. Para um criacionista, não há nenhuma explicação racional para tais irregularidades na distribuição das espécies.

Evidências Moleculares. Uma das descobertas inesperadas mais importantes da biologia molecular foi a de que as moléculas evoluem da mesma forma que as estruturas somáticas. De modo geral, quanto mais próximo o parentesco entre dois organismos, mais semelhantes são as respectivas moléculas. Em muitos casos, quando havia dúvidas consideráveis sobre o parentesco entre dois organismos porque as evidências morfológicas eram ambíguas, um estudo das moléculas revelou claramente o grau de parentesco. Por conseguinte, a biologia molecular se tornou uma das mais importantes fontes de informação sobre relações filogenéticas.

Os genes, ou mais precisamente a estrutura das moléculas das quais são formados, sofrem mudanças evolutivas tais quais as das estruturas macroscópicas. Por meio da comparação entre genes e outras moléculas homólogas em organismos distintos, é possível determinar o grau de semelhança existente. Entretanto, diferentes tipos de moléculas apresentam diferentes taxas de mudança evolutiva. Algumas mudam bem depressa, como os fibrinopeptídeos, e outras mais devagar, como as histonas. Embora as linhagens do homem e do chimpanzé tenham se separado há pelo menos seis

milhões de anos, as moléculas altamente complexas das hemoglobinas dessas duas espécies ainda são praticamente idênticas. E recompensador o fato de que, quando uma filogenia baseada em características morfológicas ou comportamentais é estabelecida, ela em geral se revela essencialmente idêntica a uma filogenia baseada com exclusividade em características moleculares.

Uma comparação dos resultados obtidos a partir dessas duas fontes de evidências pode ser muito útil em todos os casos em que a análise da morfologia tenha levado a resultados ambíguos. Tais casos podem, hoje em dia, ser testados no contraste com a filogenia molecular dos táxons em questão. Muitos genes diferentes estão disponíveis para uma análise desse tipo. Em alguns casos, as evidências moleculares refletem a filogenia com maior precisão do que a morfologia. Para mencionar apenas dois casos descritos pela literatura recente, a análise molecular mostrou que a toupeira dourada da África do Sul e os tenrecos de Madagascar não têm nenhum parentesco com os insectívora, entre os quais esses animais eram, com base em evidências morfológicas, tradicionalmente classificados. Da mesma forma, os pogonophora e os echiura, que sempre haviam sido considerados como filos independentes, revelaram-se parentes mais próximos de certas famílias de poliquetas do que estas de outros poliquetas. O parentesco bastante próximo entre o homem, o chimpanzé e outros antropóides está documentado de forma convincente com base tanto em características moleculares como estruturais.

A importância da análise molecular: uma das contribuições mais importantes da biologia molecular para o entendimento da evolução foi a descoberta de que a estrutura molecular básica de todos os organismos é muito antiga. As estruturas particulares adquiridas pelos filos de animais, fungos e plantas que permitem que eles sobrevivam e prosperem no nicho ou zona adaptativa que ocupam são, em geral, consideravelmente mais recentes. Assim, podemos utilizar essas estruturas adaptativas para classificar os animais, fungos e plantas, mas elas nos dizem pouco sobre a relação de parentesco entre os fungos e os animais ou as plantas. Por exemplo: os fungos sempre foram considerados parentes próximos das plantas e seu estudo era objeto dos departamentos de botânica. Na verdade, era curioso que as paredes de suas células fossem feitas de quitina, uma substância que está presente em todas as partes rígidas dos insetos mas não é encontrada em parte alguma das plantas. Isso foi considerado apenas uma das exceções que são tão comuns na biologia. Entretanto, a análise molecular mostrou que, em grande parte da sua química básica, os fungos estão muito mais próximos dos animais do que das plantas.

A redução gradual da situação inicialmente caótica dos cinquenta a oitenta filos de “protistas” também é uma grande realização da biologia molecular (e do estudo das membranas e outras estruturas finas), depois que o estudo dos caracteres morfológicos tradicionais fracassou por completo em suas tentativas de esclarecer o problema. A organização dos angiospermas em grupos de ordens e famílias afins foi também em grande parte bem-sucedida devido à aplicação de métodos moleculares. Talvez a maior vantagem da abordagem molecular seja a existência de muitos traços potenciais a serem examinados. Quando estudos com um gene em particular leva a resultados ambíguos, pode-se em princípio escolher qualquer um de milhares de outros genes para testar uma possível ligação.

O relógio molecular: na ausência de um registro fóssil adequado, foi por muito tempo quase impossível determinar a idade geológica de muitas linhagens evolutivas. Entretanto, Zuckerkandl e Pauling (1962) mostraram que muitas moléculas, talvez a maioria, apresentam taxa de mutações razoavelmente constante ao longo do tempo. Essas moléculas podem servir como um determinado *relógio molecular*. Fósséis bem datados e com descendentes modernos nos fornecem uma escala para calibrar um relógio molecular. Foi usando o método do relógio molecular que se demonstrou que a

bifurcação entre o chimpanzé e o homem ocorreu entre cinco e oito milhões de anos atrás, e não entre 14 e 16 milhões de anos, como se pensava antes.

Contudo, esse método deve ser usado com cautela, pois os relógios moleculares são bem menos regulares do que se supunha. Não só as moléculas diferentes apresentam diferentes taxas de mudança, como uma molécula em particular pode variar sua taxa com o tempo. Esses são exemplos de *evolução em mosaico*. Em caso de discrepância, é sempre aconselhável determinar também a taxa de mudança de uma molécula diferente e tentar encontrar outro fóssil adequado.

A evolução do genótipo como um todo: com o auxílio de métodos modernos, altamente aperfeiçoados, hoje é possível determinar a sequência completa de DNA do genoma de um organismo completo. Isso foi feito primeiro em várias bactérias (eubactérias e arqueobactérias), entre elas a *Escherichia coli*, depois em uma levedura (*Saccharomyces*), uma planta (*Arabidopsis*) e alguns animais, como o nematódeo *Caenorhabditis* e a mosca de frutas *Drosophila* (Tabela 2.1). A conclusão do sequenciamento básico do genoma humano foi comemorada em junho do ano 2000. A disciplina que lida com a estrutura molecular do genoma é chamada de *genômica*.

As sequências de DNAs dos genomas estão sendo usadas para os mais fascinantes estudos comparativos. Embora os genes (sequências de pares de bases) evoluam, a função de um gene impõe severos limites a essas mudanças. Em outras palavras, a estrutura básica de um gene é em geral preservada durante milhões de anos, o que permite o estudo da filogenia de cada gene. O resultado mais impressionante desses estudos é o de que alguns genes básicos dos organismos superiores podem ser rastreados até genes homólogos nas bactérias. Muitos genes da levedura *Saccharomyces*, do verme *Caenorhabditis* e da mosca *Drosophila* hoje são considerados formas derivadas do mesmo gene ancestral. Um gene como este pode não exercer exatamente a mesma função em todos os organismos em que está presente, mas exercerá uma função similar ou equivalente.

A origem de novos genes: as bactérias, e mesmo os eucariontes mais antigos (protistas), têm um genoma bem pequeno (veja o Quadro 3.1), o que leva à seguinte pergunta: por meio de que processo novos genes são produzidos? Isto ocorre, com maior frequência, através da duplicação de um gene existente e sua inserção no cromossomo, em posição adjacente ao gene parental. No devido tempo, o novo gene pode adotar uma nova função, e o gene ancestral, com sua função tradicional, passa a ser denominado gene ortólogo. É por meio dos genes ortólogos que é traçada a filogenia dos genes. O gene derivado, que coexiste com o gene ancestral, é chamado de *parálogo*. A diversificação evolutiva é, em grande parte, realizada por genes parálogos. A duplicação muitas vezes afeta não só um único gene, mas um conjunto inteiro de cromossomos ou mesmo um genoma inteiro.

TABELA 2.1 – Tamanho do genoma e quantidade de DNA

<i>Organismo</i>	<i>Tamanho do genoma (pares de bases x 10⁹)</i>	<i>DNA Codificante</i>
Bactéria (<i>Escherichia coli</i>)	0,004	100
Levedura (<i>Saccharomyces</i>)	0,009	70
Nematódeo (<i>Caenorhabditis</i>)	0,09	25
Inseto (<i>Drosophila</i>)	0,18	33
Anfíbio (<i>Triturus</i>)	19,0	1,5-4,5
Homem (<i>Homo Sapiens</i>)	3,5	9-27
Peixe pulmonado (<i>Protopterus</i>)	140,0	0,4-1,2
Planta florífera (<i>Arabidopsis</i>)	0,2	31
Planta florífera (<i>Fritillaria</i>)	130,0	0,02

FONTE: Maynard Smith e Szathmary (1995) p. 5.

CONCLUSÕES

Como vimos, seja lá qual for o aspecto estudado da biologia, ele fornece evidências irrefutáveis a favor da evolução. Como o famoso geneticista T. Dobzhansky afirmou com muita propriedade: “Nada na biologia faz sentido, exceto à luz da evolução.” De fato, não há nenhuma outra explicação natural para os fatos apresentados neste capítulo.

Talvez não haja outra área em que a abordagem evolucionista tenha produzido maior clareza e compreensão do que na ordenação da espantosa diversidade dos organismos vivos. Como resultado, hoje podemos descrever em detalhes o surgimento gradual dos organismos superiores (plantas e animais) a partir das formas mais simples de vida. O próximo capítulo é dedicado à discussão desse surgimento e progressão das formas de vida.

CAPÍTULO 3 - O SURGIMENTO DA VIDA

Evidências astronômicas e geofísicas indicam que a Terra se formou há aproximadamente 4,6 bilhões de anos. A princípio, não era adequada para a vida, devido ao calor e à exposição à radiação. Os astrônomos estimam que a Terra tenha se tornado habitável há cerca de 3,8 bilhões de anos. A vida parece ter surgido mais ou menos na mesma época, mas não sabemos como era essa vida primitiva. Sem dúvida, ela consistia em agregados de macromoléculas capazes de obter matéria e energia das moléculas inanimadas circundantes e do Sol. A vida pode muito bem ter surgido várias vezes neste estágio inicial, mas nada sabemos sobre isso. Se a vida teve várias origens, as outras formas se extinguíram há muito tempo. As formas de vida que existem atualmente na Terra, incluindo as mais simples bactérias, têm, com certeza, uma origem única. Isso foi revelado pelo código genético, que é o mesmo para todos os organismos, inclusive os mais simples, e também por muitas características das células, até mesmo as microbianas. Os fósseis mais antigos foram encontrados em estratos com cerca de 3,5 bilhões de anos. Tais fósseis se parecem com bactérias; de fato, apresentam semelhanças notáveis com algumas cianobactérias e outras bactérias atuais (Fig. 3.1).

A ORIGEM DA VIDA

O que mais podemos dizer sobre os primórdios da vida? Depois de 1859, alguns dos críticos de Darwin comentaram: “Esse Darwin pode ter explicado a evolução dos organismos na Terra, mas ainda não explicou como a vida começou. Como é que a matéria inanimada pode de repente se transformar em vida?” Era um formidável desafio para os darwinistas.

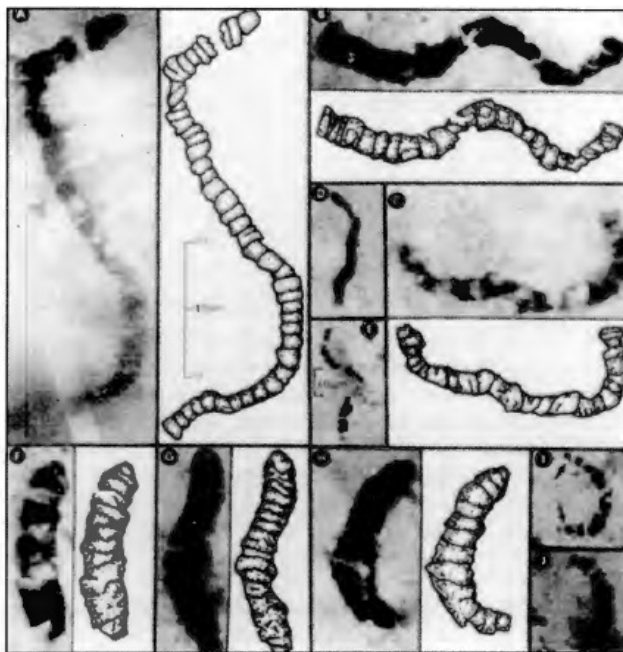


FIGURA 3.1

Bactérias fósseis. As mais antigas têm cerca de 3,5 bilhões de anos e não mudaram muito até os tempos atuais. *Fonte:* Reproduzido com permissão do artigo de J. Williams Schopf, “Microfossils of the early Archean Apex chert: New evidence of the antiquity of life”, *Science* 260:620-646, 1993. Copyright © 1993 da American Association for the Advancement of Science.

De fato, nos sessenta anos seguintes, parecia se tratar de uma pergunta impossível à qual

responder, muito embora Darwin já tivesse especulado a respeito: “Todas as condições para a primeira produção de um organismo vivo... [podiam ser encontradas]... em alguma pequena poça de água morna, na presença de sais de amônia e fósforo, luz, calor, eletricidade etc.” (Darwin, 1859). Na verdade, as coisas não eram tão simples como Darwin julgava que fossem.

A Biosfera

Desde a origem da vida, tem havido uma interação dinâmica entre os organismos e o ambiente inanimado, em particular a atmosfera. A atmosfera dos primórdios da Terra era redutora (desprovida de oxigênio) e formada principalmente por metano, hidrogênio molecular, amônia e vapor d'água. Aos poucos, graças à atividade das cianobactérias (algas azuis), passou a ter oxigênio. Os calcários e outras formações rochosas (como os recifes de coral) são evidências adicionais do efeito dos organismos sobre o ambiente.

Costuma haver um estado de equilíbrio na interação entre as atividades dos organismos e as repostas do ambiente inanimado. As interações entre diferentes tipos de organismos têm, da mesma forma, um profundo efeito sobre a biosfera. O aumento da produção de CO₂ por uma população animal em expansão permite o aumento do consumo de CO₂ pelas plantas. A atmosfera rica em oxigênio foi, ao que parece, crucial para o surgimento e o sucesso dos complexos descendentes dos procariontes - os eucariontes. Essa interação resultou muitas vezes em um equilíbrio tão perfeito que alguns autores propuseram a *hipótese Gaia*, segundo a qual os mundos orgânico e inorgânico da Terra formaram juntos um sistema bem ajustado e programado. Não há, porém, nenhuma evidência bem fundamentada da existência desse “programa” e a maior parte dos evolucionistas rejeita a hipótese Gaia; eles atribuem o aparente equilíbrio à reação oportunista do mundo vivo a mudanças do mundo inanimado e vice-versa.

As primeiras teorias sérias sobre a origem da vida foram formuladas na década de 1920 (Oparin e Haldane). Nos últimos 75 anos, uma extensa literatura a respeito foi publicada e umas seis ou sete teorias rivais sobre a origem da vida foram propostas. Embora nenhuma delas seja plenamente satisfatória, a questão não parece mais tão formidável como no começo do século XX. É justo afirmar que existem hoje alguns cenários verossímeis de como a vida pode ter surgido a partir da matéria inanimada. Compreender essas várias teorias requer uma boa dose de conhecimentos técnicos de bioquímica. Para não sobrecarregar a presente obra com tais detalhes, remeto o leitor à literatura especializada acerca da origem da vida (Schopf, 1999; Brack, 1999; Oparin, 1938; Zubbay, 2000).

Os pioneiros da vida na Terra tiveram que resolver dois problemas principais (além de alguns secundários): (1) como obter energia e (2) como se replicar. A atmosfera da Terra naquele tempo era desprovida de oxigênio. Havia, contudo, energia abundante do Sol e dos sulfetos presentes nos oceanos. Assim, o desenvolvimento e a obtenção de energia não eram, ao que parece, um grande problema. Foi até mesmo sugerido que as superfícies das rochas eram cobertas por filmes metabolizantes que podiam crescer, mas não eram capazes de se reproduzir. A invenção da replicação foi mais difícil. O DNA é conhecido hoje como a molécula indispensável (exceto no caso de alguns vírus) para a replicação. Porém, como veio a ser cooptado para essa função? Não há nenhuma teoria satisfatória a respeito. Por outro lado, o RNA pode funcionar como enzima e talvez tenha sido selecionado por apresentar essa propriedade, com seu papel na replicação sendo um efeito secundário. Hoje em dia se acredita que possa ter havido, antes que o DNA se tornasse a molécula principal para a reprodução, um mundo baseado no RNA. Já havia, aparentemente, a

síntese de proteínas nesse mundo de RNA, embora fosse menos eficiente do que a síntese de proteínas no DNA.

Apesar de todos os avanços teóricos para a solução do problema da origem da vida, permanece o fato de que ninguém até hoje teve sucesso em criar vida em laboratório. Isso exigiria uma atmosfera anóxica e, presume-se, também outras condições incomuns (temperatura, química do meio) que ninguém ainda foi capaz de reproduzir. Precisaria ser um meio líquido (aquoso), talvez semelhante à água quente das fontes vulcânicas do solo oceânico. É provável que muitos anos de experimentação se passem antes que um laboratório consiga produzir realmente uma forma de vida. Por outro lado, a produção de vida não pode ser assim tão difícil, pois ela parece ter surgido na Terra assim que as condições se tornaram adequadas, há cerca de 3,8 bilhões de anos. Infelizmente, não dispomos de nenhum fóssil formado no período de 300 milhões de anos entre 3,8 e 3,5 bilhões de anos atrás. As mais antigas rochas fossilíferas conhecidas têm 3,5 bilhões de anos e já contêm uma biota notavelmente rica em bactérias. Não temos nenhuma ideia (e na ausência de fósseis provavelmente nunca teremos) de como eram os ancestrais dessas bactérias nos 300 milhões de anos que as precederam.

O SURGIMENTO DA DIVERSIDADE ORGÂNICA

Procariontes

A vida na Terra surgiu há mais ou menos 3,8 bilhões de anos. Os primeiros organismos foram procariontes (bactérias), encontrados como fósseis em estratos que se formaram há 3,5 bilhões de anos. Durante o bilhão de anos que se seguiu, a vida na Terra consistiu apenas em procariontes. Eles diferem dos organismos superiores, os eucariontes (organismos com células nucleadas), em um grande número de características, sendo facilmente distinguíveis pela ausência dos caracteres diagnósticos dos eucariontes (veja o Quadro 3.1). Existe uma enorme variedade de bactérias, com nomes como cianobactérias, bactérias gram-negativas e gram-positivas, bactérias púrpuras e arqueobactérias. Os graus de parentescos entre elas e a forma como devem ser classificadas ainda é um assunto bastante controverso.

Existem duas razões principais para as divergências. Em primeiro lugar, as bactérias não se reproduzem de forma sexuada e não chegam a formar espécies bem definidas. Com frequência, trocam genes ou conjuntos inteiros de genes em um processo conhecido como *transferência lateral*. Uma bactéria, por exemplo, pode pertencer a determinada subdivisão - por exemplo, as bactérias gram-negativas -, mas possuir um conjunto particular de genes derivados de uma subdivisão inteiramente distinta. E, portanto, difícil, e em alguns casos impossível, construir uma árvore hierárquica tão organizada como a dos eucariontes. A segunda razão para a controvérsia é que os especialistas discordantes aderem a duas filosofias taxonômicas bem diversas. A classificação tradicional dos procariontes seguia o princípio clássico de organizar todos os táxons com base em suas diferenças. Outros especialistas, porém, adotaram o sistema de ordenação de Hennig, de acordo com o qual os táxons são dispostos conforme a sequência de pontos de bifurcação na árvore filogenética.

Essa disputa afeta particularmente a classificação das arqueobactérias, um grupo de bactérias, descobertas por Woese, que diferem de forma muito evidente das outras bactérias no que diz respeito a alguns caracteres, especialmente em relação à parede celular e à estrutura dos ribossomos. Entretanto, sob todos os outros aspectos, são procariontes típicos. De fato, um eminente

especialista na classificação de bactérias, Cavalier-Smith (1998), considera as arqueobactérias uma das quatro subdivisões das bactérias. As diferenças entre elas e os outros três tipos, afirma ele, não é maior do que as diferenças entre as principais subdivisões dos protistas. Para sermos exatos, elas compartilham com os eucariontes a estrutura dos ribossomos e alguns outros traços; entretanto, o primeiro eucarionte se originou de uma simbiose entre uma arqueobactéria e uma eubactéria, seguida por uma formação quimérica envolvendo os dois simbiotes (Fig. 3.2). Essa é a razão pela qual o táxon *Eukaryotes* combina características tanto de arqueobactérias como de eubactérias (veja o Quadro 3.1).

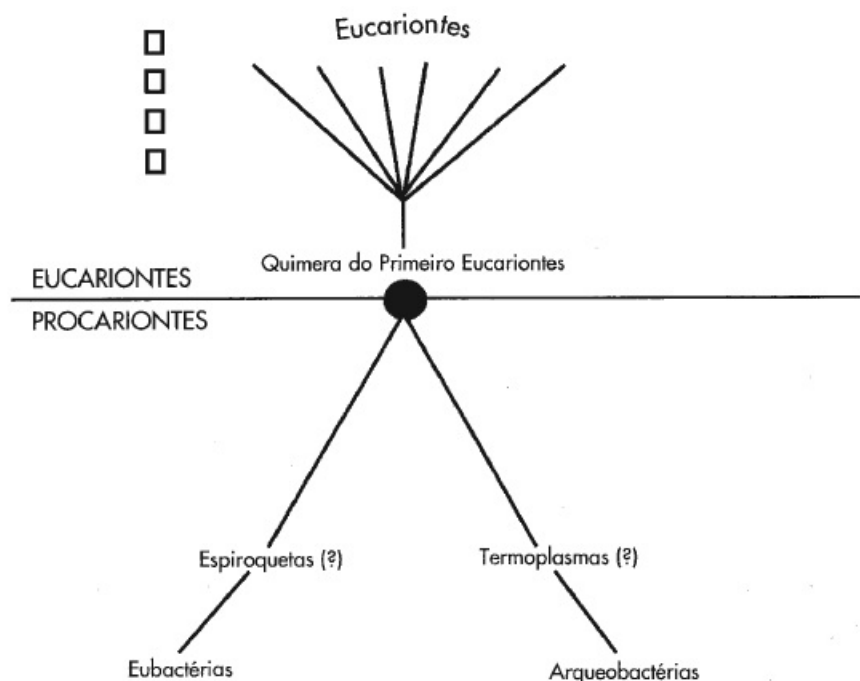


FIGURA 3.2
Modelo da origem do primeiro eucarionte, pela formação de uma quimera entre dois procariontes, uma eubactéria e uma arqueobactéria.

É difícil determinar quais foram as bactérias que participaram desse processo. As espiroquetas devem ter se envolvido para fornecer os cílios. Lynn Margulis acredita que cinco genomas bacterianos diferentes podem ser identificados em um simples protista. Sem dúvida, as primeiras quimeras adquiriram genomas adicionais por meio da transferência unilateral de genes. A frequência das transferências, incluindo as que ocorreram entre procariontes de parentesco tão distante como as eubactérias e as arqueobactérias, torna muito difícil reconstruir a filogenia dos procariontes.

O surgimento dos eucariontes talvez tenha sido o evento mais importante da história da vida na Terra, já que tornou possível a existência de todos os organismos mais complexos, como plantas, fungos e animais. Células nucleadas, reprodução sexuada, meiose e todas as demais propriedades exclusivas dos organismos multicelulares mais avançados são realizações dos descendentes dos primeiros eucariontes.

Os procariontes permaneceram abundantes ao extremo após o surgimento dos eucariotes e podem até mesmo ter se tornado mais numerosos graças a seu modo de vida, baseado no consumo de detritos orgânicos e no parasitismo. De acordo com alguns estudiosos, a biomassa total de procariontes na Terra é tão grande quanto a de todos os eucariotes.

Quadro 3.1 – Diferenças entre procariontes e eucariontes

Hoje, se conhecem cerca de três diferenças entre procariontes e eucariontes. As distinções entre as arqueobactérias e outras bactérias são muito menores.

<i>Propriedade</i>	<i>Procariontes</i>	<i>Eucariontes</i>
Tamanho da célula	Pequeno (1-10µm)	Grande (10-100µm)
Núcleo	Ausente, nucleóide	Presente (com membrana)
Sistema de membranas endoplásmicas	Ausente	Presente (retículo endoplásmico, aparelho de Golgi)
DNA	Não se combina com proteínas	Organizados em cromossomos com mais de 50% de histonas e/ou outras proteínas
Organelas	Ausente	Normalmente contêm organelas (mitocôndrias, cloroplastos etc.)
Metabolismo	Pode variar	Aeróbicos (exceto os amitocôndrios)
Pariede celular	Peptoglicano nas eubactérias	Celulose ou quitina; ausente nos animais
Reprodução	Por fissão ou brotamento	Sexual, através de meiose e fecundação em animais e plantas
Divisão celular	Por fissão	Por mitose
Recombinação genética	Por transferência gênica unilateral	Por recombinação durante a meiose
Locomoção	Flagelos giratórios feitos de flagelina	Cílios ondulantes feitos de tubulina
Respiração	Em membranas	Mitocôndrias
Tolerância a mudanças	Elevada	Limitada
Propágulos	Endósporos e exósporos resistentes ao ressecamento; endósporos resistentes ao calor	Podem variar: sementes, sorédios etc.; menos resistentes ao calor e ao ressecamento que nas bactérias
Spliceossomos, peroxissomos e hidrogenossomos	Ausentes	Presentes

As bactérias apresentam diversas propriedades em comum, que as distinguem dos eucariotes, os organismos “superiores” (Quadro 3.1): ausência de núcleo; DNA localizado em gonóforos; ausência de cromossomos revestidos de proteínas; ausência de reprodução sexuada; divisão celular por fissão simples ou brotamento, mas sem que ocorra mitose ou meiose; flagelos bacterianos giratórios, formados pela proteína flagelina; células usualmente pequenas (1 a 10 micrômetros), às vezes agregadas em colônias; ausência de organelas celulares (mitocôndrias etc.).

Os especialistas divergem a respeito da forma de subdividir o rico mundo dos procariontes. Uma subdivisão, a das Archaeobacteria, inclui gêneros adaptados a condições ambientais extremas, como fontes termais ou ricas em enxofre, mas outros são encontrados em ambientes comuns, como a água do mar.

Os fósseis de procariontes mais antigos (3,5 bilhões de anos atrás) são de cianobactérias (veja a Fig. 3.1). O que é mais notável acerca das cianobactérias é sua estase morfológica. Cerca de um terço das espécies fósseis de procariontes é morfológicamente indistinguível das espécies vivas e

quase todas podem ser classificadas em gêneros modernos. Existem várias razões possíveis para essa constância. As cianobactérias se reproduzem de forma assexuada, apresentam populações muito grandes e são capazes de viver em condições ambientais altamente variáveis e muitas vezes extremas. Tudo isso pode favorecer a estabilidade.

Eucariontes

Depois de mais ou menos um bilhão de anos de vida exclusivamente bacteriana na Terra, o evento que talvez seja o mais importante da história da vida ocorreu: o surgimento dos eucariontes. Estes diferem marcadamente dos procariontes pelo fato de possuírem um núcleo envolvido por uma membrana e que contém cromossomos individuais. O surgimento do primeiro eucarionte foi um passo evolutivo importante. O que parece ter acontecido foi a formação de uma quimera através da simbiose entre uma arqueobactéria e uma eubactéria, produzindo o primeiro eucarionte (veja a Fig. 3.2).

Esse modo de origem foi inferido da composição parte arqueobacteriana, parte eubacteriana do genoma dos eucariontes (Margulis et al, 2000). A célula eucariótica depois adquiriu vários simbioses que funcionavam como organelas celulares, tais como as mitocôndrias e (nas plantas) os cloroplastos. É provável que as organelas tenham sido adquiridas de forma sequencial, pois alguns eucariontes primitivos não apresentam mitocôndrias ou outras organelas intracelulares. Ainda não se sabe como teve origem o núcleo, no qual os cromossomos são envolvidos por uma membrana, no qual os cromossomos estão situados. A formação do núcleo aparentemente não envolveu nenhum tipo de simbiose.

As mitocôndrias surgiram a partir da subdivisão alfa das bactérias púrpuras (proteobactérias) e os cloroplastos das plantas se originaram das cianobactérias. A sequência de processos que levaram à formação dos primeiros eucariontes e ao aparecimento do núcleo ainda é controversa. Uma nova e espetacular teoria da formação do núcleo (Martin e Muller, 1998) requer mais testes antes que possa ser considerada uma explicação provável.

Protistas. O registro fóssil dos eucariontes mais antigos é muito pequeno. Entretanto, certos lipídios (esteranos), subprodutos do metabolismo dos eucariontes, foram recentemente encontrados em rochas com 2,7 bilhões de anos. Assim, o surgimento dos eucariontes parece ter ocorrido bem antes do que se pensava. Há, contudo, uma pequena probabilidade de que essas moléculas tenham percolado até esses estratos sedimentares antigos a partir de estratos superiores mais recentes, embora a maior parte dos geólogos refute tal possibilidade.

A quantidade de oxigênio livre também aumentou por volta dessa época, o que parece ter contribuído em muito para o aparecimento dos eucariontes. Estudos utilizando relógio molecular também indicam uma data mais antiga para o surgimento dos eucariontes. Os primeiros espécimes consistiam em uma única célula nucleada, com ou sem organelas celulares, e, apesar de os eucariontes unicelulares constituírem um conjunto bastante heterogêneo, em geral, na forma vernacular, eles são coletivamente chamados de protistas. Sua classificação taxonômica, porém, se distribui entre vários reinos diferentes (Protozoa, Cnemista etc.) e os representantes mais simples de todos os táxons superiores - plantas, fungos e animais - também são unicelulares. Alguns dos protistas que hoje não possuem organelas intracelulares parecem tê-las perdido secundariamente no curso de sua evolução.

Após seu aparecimento, ao redor de 2,7 bilhões de anos atrás, os eucariontes se diversificaram de maneira espetacular. A diversidade dos protistas é indicada pelo fato de Margulis

e Schwartz (1998) terem identificado nada menos que 36 filos de protistas. Entre eles, estão as amebas, os microsporídios, os micetozoários, os dinoflagelados, os ciliados, os esporozoários, os criptomônadas, os flagelados, os xantófitos, as algas diatomáceas e as marrons (algumas multicelulares), os oomicetos, os mixosporídeos, as algas vermelhas e as verdes, os radiolários e mais uns vinte filos menos conhecidos. Entretanto, o fato de que ainda não compreendemos perfeitamente a relação entre os eucariontes unicelulares é indicado pela existência de outra classificação que divide os protistas em oitenta filos. O táxon formal protista não é mais reconhecido devido à extrema heterogeneidade dos protistas; é evidente que ainda estamos longe de conseguir classificar corretamente os protistas, o que exigirá um uso bem mais intensivo dos métodos moleculares.

Os mais antigos fósseis de eucariontes unicelulares (protistas e algas) datam de 1,7 bilhão de anos, mas vários métodos permitem inferir que eles de fato surgiram cerca de um bilhão de anos antes. A diversidade dos primeiros eucariontes parece ter permanecido bastante baixa no período entre 1,7 a 0,9 bilhão de anos atrás, mas aumentou com rapidez a partir de então, até experimentar uma verdadeira explosão de microfósseis protistas durante o período Cambriano.

Multicelularidade. Surgiu repetidamente durante a evolução. Existem muitos precursores da multicelularidade entre as bactérias. O primeiro passo em direção à multicelularidade parece ter sido um aumento de tamanho como o que foi observado em mais de uma dúzia de agregados de protistas, algas e fungos unicelulares. Isto em geral leva a uma divisão de trabalho entre as células dos agregados, que por fim se fundem de forma a apresentar uma genuína multicelularidade.

Os primeiros eucariontes consistiam em uma única célula. Na verdade, durante muito tempo, os protistas foram definidos como eucariontes unicelulares. Contudo, descobriu-se que existem plantas (algas verdes), animais (protozoários) e fungos unicelulares. Além disso, alguns táxons constituídos principalmente de espécies unicelulares, como as algas marrons (Phaeophyta) e as vermelhas (Rhodophyta), também contêm algumas espécies multicelulares. O kelp gigante (*Macrocystis*), que atinge um comprimento de até 100 metros, pertence a uma família de protistas. Algumas formas de multicelularidade são bastante comuns em táxons que são basicamente unicelulares. Até mesmo as bactérias por vezes se agregam em grandes massas de células. A multicelularidade atingiu seu auge nos três grandes reinos: das plantas (metaphyta), fungos (fungi) e animais (metazoa). Classificações mais antigas incluíam os táxons das plantas (algas), dos fungos e dos animais unicelulares (protozoários), mas todos estes organismos unicelulares são hoje considerados protistas.

A FILOGENIA DOS ANIMALIA

Há muito tempo, a filogenia dos animais vem sendo objeto de controvérsias. Na época pré-evolucionista, a *scala naturae* linear do século XVIII foi dividida por Cuvier em quatro filos: vertebrados, moluscos, articulados e radiados (Capítulo 2). Logo se percebeu que os radiados de Cuvier, compostos pelos celenterados e equinodermos, constituem um grupo artificial; seus outros filos também foram sendo modificados de maneira gradual. Os animais multicelulares foram por fim classificados em cerca de 30 a 35 filos distintos. Esses filos são os maiores grupamentos de animais, reunindo esponjas, celenterados, equinodermos, artrópodes, anelídeos, moluscos, platelmintos e cordados, além de muitos outros filos menores. Todos podem ser distinguidos uns dos outros por lacunas mais ou menos pronunciadas.

Após 1859, tornou-se tarefa do evolucionista determinar como esses filos estão relacionados

entre si e como podem ser organizados em uma única árvore filogenética. Como eram os primeiros animais multicelulares e quais foram os táxons superiores que deram origem a outros táxons ainda mais avançados? Os estudantes de filogenia têm se empenhado nesta busca desde a década de 1860 e, embora a evolução dos animais seja hoje compreendida em linhas gerais, muitos detalhes ainda são controversos. Os arranjos aparentemente mais úteis se baseiam nos princípios tradicionais de classificação darwiniana. Os táxons são delimitados com base na similaridade, e não nos pontos de ramificação.

Quase todos esses filos estavam presentes de forma aparentemente bem desenvolvida no final do período Pré-Cambriano e no início do Cambriano, entre 565 e 530 milhões de anos atrás. Nenhum fóssil intermediário foi encontrado e nenhum organismo intermediário existe hoje em dia. Assim, esses filos parecem estar separados por lacunas intransponíveis. Como explicá-las? Como podem elas ter sido atravessadas? Uma possível resposta será apresentada a seguir.

Como os primeiros animais não deixaram um registro fóssil, sua filogenia tem de ser reconstituída pelo estudo de seus descendentes atuais. Uma comparação cuidadosa da morfologia e da embriologia dos invertebrados levou, após cem anos, a uma reconstituição razoavelmente confiável da árvore filogenética dos animais. Porém, a situação de vários filos menores permanece incerta e, até o momento, não existe sequer um consenso absoluto a respeito de algumas questões básicas. A convergência, a evolução paralela, a especialização extrema, a evolução em mosaico, a perda de traços importantes e outros fenômenos evolutivos pareciam, por algum tempo, impedir novos avanços. Esse impasse foi superado quando as características moleculares vieram se juntar às evidências morfológicas.

Quando foi descoberto que as moléculas das quais são feitos os genes também estão sujeitas à evolução e apresentam uma filogenia semelhante à das características morfológicas, surgiu a esperança de que uma filogenia definitiva dos organismos pudesse ser rapidamente construída; as evidências moleculares permitiriam chegar a uma conclusão nos casos em que os dados morfológicos fossem ambíguos. Infelizmente, não foi tão simples, pois esse raciocínio ignorava o fenômeno da evolução em mosaico. Cada componente do genótipo pode evoluir de forma relativamente independente do resto do genótipo. Esforços para construir árvores filogenéticas com base na evolução de uma molécula em particular muitas vezes produziram resultados que estavam em conflito com uma quantidade considerável de evidências morfológicas e de outros tipos.

Por motivos técnicos, as moléculas que foram a princípio usadas nestas análises foram o RNA ribossomal e o DNA mitocondrial.

Lamentavelmente, essas moléculas muitas vezes seguiram seu próprio caminho evolutivo. Três filogenias baseadas no RNA 18S se revelaram particularmente enganosas. Em todas as análises moleculares mais recentes, as conclusões são baseadas no estudo de várias moléculas, o que inclui genes nucleares. Os erros ocasionais não desmerecem a contribuição extraordinária das técnicas moleculares. Combinadas com os sólidos alicerces propiciados pela morfologia e pela embriologia, essas novas evidências hoje nos permitem construir uma filogenia confiável do reino animal (Fig. 3.3). Pode-se prever com razoável certeza que, dentro dos próximos 15 anos, os especialistas chegarão praticamente a um consenso a respeito da filogenia animal. Hoje em dia, restam muito poucos filos cuja posição ainda é considerada de todo incerta.

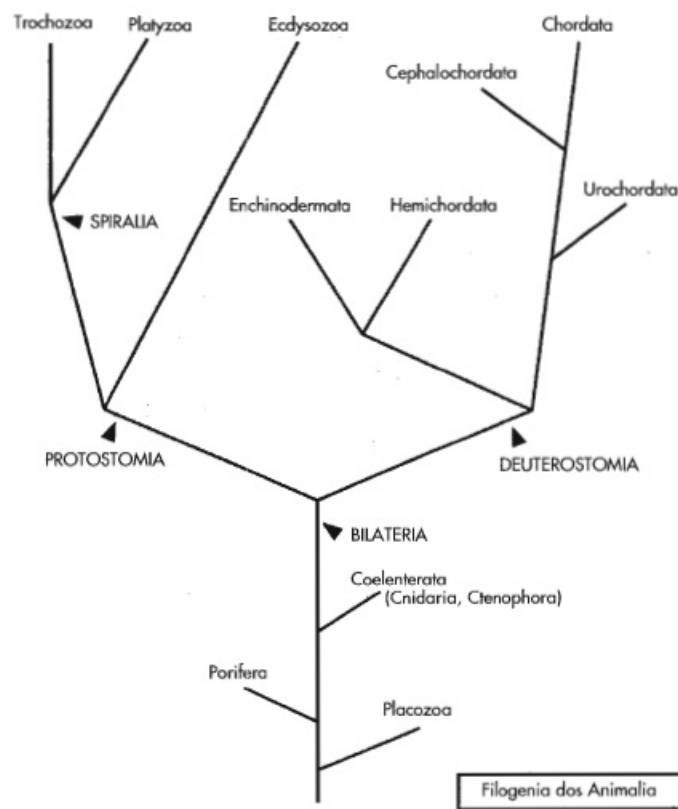


FIGURA 3.3
 Filogenia proposta para os principais grupos de animais. A lista dos filos pertencentes ao grupamento dos Protostomia aparece no texto. Alguns grupamentos são provisórios e dependem de confirmação.

Do primeiro animal aos Bilateria

O animal multicelular mais primitivo que existe hoje em dia é o *Trichoplax (Placozoa)*, que consiste basicamente em duas camadas de células, uma ventral e outra dorsal. Ele se reproduz por “enxames” de células. Logo acima, estão as esponjas (Porifera), cujos ancestrais protistas parecem ter sido os coanoflagelados. A análise molecular sugere que os celenterados, o passo seguinte na evolução dos animais, descendem das esponjas. Entretanto, também é possível que os celenterados tenham se originado de maneira independente de qualquer grupo de protistas. Os dois filos de celenterados (Cnidaria e Ctenophora) exibem uma morfologia radialmente simétrica. Seus embriões possuem duas camadas de células, um ectoderma e um endoderma, sendo, portanto, *diploblásticos*. Todos os outros animais multicelulares (Bilateria) são bilateralmente simétricos e possuem uma terceira camada de células, o mesoderma, e por isso são *triploblásticos*.

A evolução dos Bilateria

As relações entre os filos dos Bilateria vêm sendo discutidas há mais de cem anos. Antes da introdução da análise molecular, a classificação escolhida dependia por completo do peso que cada pesquisador atribuía a cada um dos diferentes traços morfológicos. A presença ou ausência de um celoma foi por muito tempo considerada — de forma errônea — o traço mais importante. Os platelmintos, desprovidos de celoma, eram considerados o grupo original dos Bilateria, que teriam dado origem a vários grupos derivados. Esta ainda é uma classificação muito usada (e apoiada por muitas observações), mas uma concepção alternativa, segundo a qual os platelmintos são um grupo

derivado que posteriormente perdeu tanto o celoma como o ânus, é hoje defendida por muitos estudiosos.

O celoma. Os Bilateria mais primitivos têm o corpo mole e rastejam no fundo dos oceanos e de outros corpos d'água. Os demais táxons dos Bilateria, derivados deles, são capazes de cavar túneis, não só para se proteger, mas para explorar as ricas fontes de nutrientes disponíveis nesse nicho. Contrações peristálticas de uma forte placa muscular mesodérmica permitem que penetrem no solo macio. Esse modo de propulsão resulta da contração de músculos da parede corporal, que exerce pressão sobre cavidades internas cheias de líquido. Em alguns poucos filos, esse líquido é o sangue que existe entre os tecidos. Nos demais, existe uma cavidade especial cheia de líquido, o chamado *celoma*. Esse sistema hidrostático, constituído pelos músculos da parede corporal e pelo celoma, fornece a rigidez necessária para a locomoção peristáltica.

Protostômios e deuterostômios: o passo seguinte na evolução dos animais foi a separação dos Bilateria em duas linhagens, os protostômios e os deuterostômios. No estágio de gástrula de um embrião de protostômio, o blastóporo se desenvolve para formar a abertura correspondente à boca de um adulto e o ânus se forma a partir de um novo orifício que se abre na extremidade oposta do saco da gástrula. Já nos deuterostômios, o blastóporo se torna o ânus e a boca permanentemente se forma a partir de um novo orifício (veja o Quadro 3.2). Além disso, estes dois ramos de animais diferem quanto à formação do celoma. A separação entre protostômios e deuterostômios é uma divisão muito básica dos animais.

Propriedade	Protostômios	Deuterostômios
Blastóporo	Forma a boca	Formado mais tarde
Ânus	Formado mais tarde	Formado a partir do blastóporo
Celoma	Quando presente, formado por esquisocelia	Formado por enterocelia
Divisão do óvulo fecundado	Geralmente em espiral	Sempre radial
Desenvolvimento Larvas	Determinado Quando presentes, com bandas ciliadas que convergem na extremidade posterior	Indeterminado Com bandas ciliadas que convergem na extremidade anterior

Os anelídeos, moluscos, artrópodes e vários filos menores formam os protostômios, enquanto os equinodermos e cordados (entre eles os vertebrados), juntamente com três filos menores, formam os deuterostômios. Esses dois grandes grupos diferem em algumas características fundamentais. O desenvolvimento do óvulo fecundado se dá, na maior parte dos protostômios, por clivagem em espiral, na qual o plano de divisão celular é diagonal em relação ao eixo vertical do embrião. O óvulo dos deuterostômios, por outro lado, se desenvolve por clivagem radial (Fig. 3.4). Contudo, alguns protostômios (os Ecdysozoa, por exemplo) também se desenvolvem por clivagem radial. Na maioria dos protostômios, a clivagem dos óvulos é *determinada*, ou seja, a função última de cada parte do zigoto é definida desde o início. Na maior parte dos deuterostômios, porém, a clivagem é *indeterminada*, ou seja, as células produzidas nas primeiras divisões de clivagem retêm a

capacidade de desenvolver um embrião completo.

Enquanto os estudiosos podiam se basear somente em características morfológicas, não havia um consenso a respeito de quais filos atribuir aos protostômios e quais aos deuterostômios. Ainda mais incerta era a questão de como subdividir os protostômios, com seus diversos filos. A análise molecular ajudou a lançar muita luz sobre esses problemas. Foram desenvolvidos vários métodos matemáticos que permitem traduzir as informações moleculares em pontos de ramificação das linhagens filéticas. A metodologia desenvolvida para levantar o padrão de ramificação da filogenia é chamada de *análise cladística* (ou genealógica). Apenas os traços derivados fornecem informações úteis para a descoberta de pontos de ramificação.

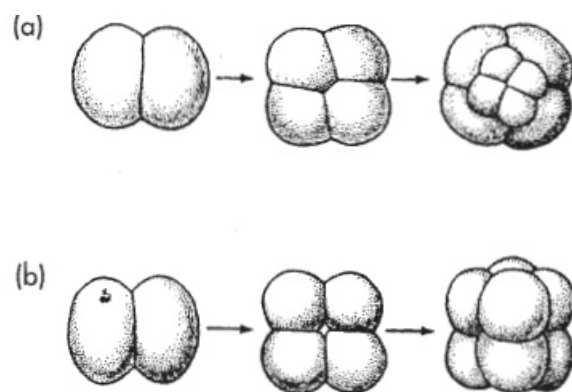


FIGURA 3.4

Padrões espiral (a) e radial (b) da primeira divisão de clivagem do óvulo fecundado.

Fonte: Freeman, S. e Herron, J. C., *Evolutionary Analysis*, 2ª ed., copyright © 1997.

Reproduzido com permissão de Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, NJ.

Cerca de 24 filos são considerados pertencentes à linhagem dos protostômios. Ainda existe alguma incerteza a respeito de alguns táxons menores, como os Pogonophora, os Echiura e os Micrognathozoa, que, segundo alguns estudiosos, merecem ser considerados filos, enquanto, segundo outros, devem ser encarados como classes ou subfilos. Existe um consenso acerca da classificação da maior parte dos filos, mas no caso de alguns, como os Chaetognatha, a classificação ainda é incerta. A lista de filos dos protostômios apresentada a seguir é aceita pela maioria dos especialistas, mas não pode ser considerada definitiva.

Os protostômios podem ser divididos em dois grupos de filos, os *Ecdysozoa* e os *Spiralia*. Todos os *Ecdysozoa*, entre os quais estão todos os artrópodes e os nematóides e aparentados, alguns dos filos mais ricos em espécies de animais, mudam de pele periodicamente, um processo conhecido como ecdise. Os especialistas reconhecem dois grupos de *Spiralia*: os que possuem lofóforo para apreensão de alimentos (briozoários, braquiópodes) e os que se desenvolvem por meio de larvas trocóforas (anelídeos, moluscos e outros). Os rotíferos e aparentados, os nemertinos e os platelmintos podem ser enquadrados nessa categoria.

A maioria dos filos novos surge por “brotamento”, isto é, aparecem como um ramo secundário de um dos filos maiores e, muitas vezes, em seguida se tornam tão diferentes em um período de tempo relativamente curto, que o parentesco só é descoberto por análise molecular. A derivação de alguns filos ainda é um tanto incerta.

Protostomia

Ecdysozoa

Panarthropoda

Onychophora

Tardigrada

Arthropoda

Introverta

Kinorhyncha

Priapulida

Loricifera

Nematoda

Nematomorpha

Spiralia

Platyzoa

Gastroricha

Plathelminthes (ou Platyhelminthes)

Gnathostomulida

Micrognathozoa

Rotifera-Acanthocephala

Cycliophora

Chaetognatha

Trochozoa (ou Lophotrochozoa)

Brachiopoda

Bryozoa

Phoronida

Entoprocta

Sipuncula

Mollusca

Annelida (incluindo os Pogonophora)

Echiura

Nemertea

O uso de métodos moleculares levou a uma descoberta importante: caracteres complexos, como a segmentação, o celoma, a clivagem em espiral e o desenvolvimento através de larvas trocóforas não são provas tão conclusivas de parentesco como se pensava, pois podem ser perdidos no curso da evolução. Assim, por exemplo, muitas evidências indicam que os ancestrais dos moluscos e dos Pogonophora eram segmentados e que os dos Platyhelminthes tinham celoma. A presença de certos caracteres nos Pogonophora já sugeria o parentesco com os Polychaetes, embora isso não seja confirmado por outros caracteres que hoje concluímos terem sido perdidos pelos Pogonophora. Felizmente, os caracteres moleculares fornecem respostas inequívocas na maioria dos casos de caracteres perdidos.

A análise dos caracteres de cada um desses filios tem revelado de forma constante que todos descendem de ancestrais comuns. Assim, por exemplo, os artrópodes e os anelídeos descendem de um pro- tostômio ancestral. Os protostômios e os deuterostômios são derivados de um bilateral ancestral. Os animais, plantas e fungos descendem de eucariontes unicelulares ancestrais, os eucariontes, de bactérias ancestrais, e estas vêm de uma única forma de vida, a forma original.

Todos esses detalhes taxonômicos podem parecer bastante desinteressantes. Para o evolucionista, entretanto, eles lançam luz sobre os passos por meio dos quais os seres vivos evoluíram até chegar à atual diversidade orgânica. Certos eventos de ramificação deram origem a grupos tão distintos entre si quanto os protostômios e os deuterostômios e posteriormente

conservaram as diferenças diagnósticas entre esses táxons, enquanto, em outros casos, o mesmo caractere (a segmentação do corpo, por exemplo) foi adquirido e perdido várias vezes ao longo do tempo. Um levantamento da atual diversidade dos táxons superiores e o êxito em rastrear o histórico dessa diversidade até chegar a um número limitado de ancestrais podem proporcionar um quadro impressionante dos caminhos da evolução.

Cronologia da evolução dos animais. Não faz muito tempo que os fósseis de animais mais antigos que se conheciam eram do final do período Pré-Cambriano, há cerca de 550 milhões de anos. Pensavase, então, que a rica radiação dos animais teria ocorrido no incrivelmente curto intervalo de tempo de apenas 10 a 20 milhões de anos. Isso parecia inacreditável e de fato se revelou falso.

Inicialmente, todos os seres vivos da Terra eram aquáticos. As primeiras plantas terrestres datam de aproximadamente 450 milhões de anos atrás e as primeiras plantas floríferas (angiospermas) apareceram no período Triássico, há mais de 200 milhões de anos. Os insetos, atualmente o grupo de organismos superiores com maior número de espécies, surgiram há pelo menos 380 milhões de anos. Embora os cordados tenham surgido há mais ou menos 600 milhões de anos, os vertebrados terrestres (anfíbios) mais antigos foram encontrados em estratos com 460 milhões de anos. Em pouco tempo, eles deram origem aos répteis e estes, mais de 200 milhões de anos atrás, aos pássaros e aos mamíferos.

AS IDAS E VINDAS DOS FILÓS

Os geólogos dividem a história da Terra em períodos definidos, conhecidos como eras. Cada uma dessas eras é caracterizada pelo florescimento ou extinção de grupos particulares de organismos. O Cambriano (iniciado há 543 milhões de anos) é a época do primeiro grande florescimento dos eucariontes multicelulares. O período anterior, desde que a Terra se formou, é chamado de Pré-Cambriano (de 4,6 bilhões a 543 milhões de anos atrás). Infere-se que a vida surgiu há cerca de 3,8 bilhões de anos, mas, durante pelo menos um bilhão de anos, só existiram procariontes. Em algum momento do período Proterozoico (2,7 a 1,7 bilhões de anos atrás), no entanto, surgiram os eucariontes; pouco tempo depois, apareceram os primeiros eucariontes multicelulares. Embora os primeiros eucariontes multicelulares não tenham deixado fósseis, podemos estimar a data em que surgiram pelo grau de evolução de seus descendentes no período Cambriano e por cálculos baseados no relógio evolutivo. Os fósseis da fauna Ediacarana, que datam do final do Pré-Cambriano (650 a 543 milhões de anos atrás), são os primeiros fósseis de animais.

O intervalo de tempo rico em fósseis que vai do Cambriano até o presente é chamado de período Fanerozoico. Os paleontólogos dividem-no nas eras Paleozoica, Mesozoica e Cenozoica. Cada uma dessas eras pode ser subdividida em períodos menores. A passagem da era Paleozoica para a Mesozoica é marcada pela ocorrência de uma extinção em massa no final do período Permiano; a passagem da era Mesozoica para a Cenozoica é marcada por uma extinção em massa no final do período Cretáceo.

A origem dos animais multicelulares: a explosão cambriana

Por muito tempo, se pensou que os primeiros animais multicelulares tivessem surgido no período Cambriano, que começou há 543 milhões de anos. A maioria dos filos de animais dotados de esqueletos aparece pela primeira vez como fósseis em um curto período de tempo associado aos estratos do início do Cambriano. Braquiópodes, moluscos, artrópodes (trilobitas) e equinodermos

estão entre os tipos que apareceram nessa época. O surgimento aparentemente repentino e simultâneo de tantos filos de animais talvez seja um artefato causado por outro evento evolutivo acontecido na mesma época. A maior parte dos fósseis foi descoberta porque eles possuíam um esqueleto que seus ancestrais de corpo mole não tinham. Contudo, uma fauna fóssil ainda mais antiga (a fauna de Ediacara) foi descoberta em várias partes do mundo, datando do final do período Pré-Cambriano (Vendiano). Essa fauna contém muitos tipos estranhos de organismos, além de outros claramente relacionados aos tipos cambrianos. Alguns dos animais dessa fauna exótica do início do Vendiano não podem ser associados a nenhum dos filos animais atuais, mas todos se extinguíram antes de começar o Cambriano. Os mais antigos fósseis triploblásticos dessa fauna datam de 555 milhões de anos atrás.

Se, como parece provável, a aparente explosão de novos filos no começo do Cambriano se deve em parte à esqueletização de uma grande variedade de organismos de corpo mole já existentes, somos forçados a perguntar: o que causou essa repentina esqueletização em tantos filos sem parentesco entre si? Duas explicações foram propostas. Pode ter havido uma mudança na atmosfera da Terra (um aumento na concentração de oxigênio, por exemplo) e na química da água do mar, ou podem ter surgido predadores mais eficientes (o que teria forçado as presas a desenvolverem um exoesqueleto). Também é possível que as duas possibilidades tenham acontecido ao mesmo tempo.

Esse período de produção exuberante de novos tipos estruturais (filos) chegou ao fim em pouco tempo. No total, setenta ou oitenta tipos estruturais (planos corporais) diferentes surgiram no final do Pré-Cambriano e no início do Cambriano, mas, ao que parece, nenhum tipo novo surgiu em períodos posteriores. É verdade que os fósseis de alguns táxons pequenos, de corpo mole, são encontrados apenas em períodos posteriores, mas sua ausência no Cambriano é evidentemente apenas uma questão de falta de preservação. Seis filos de pequenos invertebrados hoje existentes nunca foram encontrados como fósseis.

Por muito tempo, se pensou que todos os filos atuais de animais, uns 35 no total, tivessem surgido durante o período de apenas 10 milhões de anos no início do Cambriano. Como se poderia explicar uma tal exuberância de inovações estruturais em um período tão curto? Pesquisas recentes indicam que essa questão é, ao menos em parte, um artefato do registro fóssil. Uma reconstituição da data de origem dos filos animais com a ajuda da metodologia do relógio molecular revela uma origem bem mais antiga do que a indicada pelos fósseis. Apesar de se saber agora que o relógio molecular pode em algumas ocasiões funcionar bem mais depressa do que o normal, as evidências moleculares exigem que adotemos uma data muito mais antiga do que o período Pré-Cambriano (Vendiano) para a origem dos filos animais.

Com base nas diferenças em 18 loci de genes codificadores de proteínas (Ayala et al., 1998), estima-se que os protostômios divergiram dos deuterostômios há aproximadamente 670 milhões de anos, e os cordados dos equinodermos há 600 milhões de anos. Celenterados e esponjas são ainda mais antigos, há pelo menos 800 milhões de anos.

Ao longo de todo o período Pré-Cambriano, a rica diversidade de protistas deu origem a descendentes multicelulares, alguns dos quais originaram plantas, fungos e animais. Apesar de terem ocorrido muitas extinções, os grupos dominantes que hoje caracterizam a vida na Terra evoluíram naquela época. Uma grande antiguidade é indicada também pela complexidade de alguns dos fósseis do Cambriano, que teriam requerido centenas de milhões de anos de evolução. A ausência dos tipos ancestrais nos estratos pré-cambrianos pode ser explicada se supusermos que os animais multicelulares mais antigos eram microscopicamente pequenos e de corpo mole. Não apenas não haveriam se fossilizado como, devido a seu pequeno tamanho, não deixariam rastros no substrato.

Entretanto, além desses fatores, a evolução inicial dos metazoários pode ter sido mesmo excepcionalmente rápida. O genótipo dos metazoários mais antigos pode não ter sido tão rigidamente restrito por genes reguladores, como aconteceu com seus descendentes. Isso é indicado pela explosão de planos corporais aberrantes encontrada entre os primeiros metazoários. Depois do início do Cambriano, uma integração mais coesa do genótipo produziu restrições cada vez mais severas na capacidade de produzir inovações estruturais. Porém, a integração dentro de determinado plano corporal ainda era flexível o suficiente para permitir grandes variações, como demonstrado pela radiação dos equinodermos, dos artrópodes e dos cordados entre os animais, e das angiospermas entre as plantas.

Talvez a conclusão mais importante a ser tirada dessas evidências seja que as principais subdivisões do reino animal já estavam presentes no período Cambriano, há mais de 500 milhões de anos: os diploblásticos (esponjas e celenterados), os triploblásticos (protostômios e deuterostômios) e as subdivisões principais dos protostômios, os Ecdysozoa e os Spiralia (Tabela 3.1). Não resta nenhum filo misterioso cujas relações com os demais sejam desconhecidas por completo. Mesmo os enigmáticos conodontes, tão conspicuos entre os fósseis do Paleozoico, já foram identificados como cordados. No nível das classes, ainda existem incertezas consideráveis, em particular entre os protistas, cuja filogenia ainda é mal compreendida; contudo, o quadro geral da classificação e evolução dos metazoários (animais) é hoje razoavelmente bem compreendido.

TABELA 3.1 – Data estimada de origem das classes principais de vertebrados

<i>Classe</i>	<i>Período</i>	<i>Data de Origem</i>
Peixes mandibulados	Orodoviciano	450 milhões de anos
Peixes com barbatanas lobadas	Siluriano	410 milhões de anos
Anfíbios	Devoniano Superior	370 milhões de anos
Répteis	Pensilvaniano Superior	310 milhões de anos
Pássaros	Triássico Superior	225 milhões de anos
Mamíferos	Triássico Superior	225 milhões de anos

A avaliação correta dos caracteres

A validade de uma classificação depende muito da avaliação adequada dos caracteres em que se baseia. Por causa da simetria radial, Cuvier combinou os celenterados e os equinodermos no táxon superior Radiata. Entretanto, logo ficou claro que os dois táxons radiais são distintos em quase todas as outras características e que a simetria radial dos equinodermos se deve a uma evolução convergente a partir de um plano corporal basicamente bilateral. O metamerismo é uma característica comum a vários filos de animais, em particular de anelídeos, artrópodes e vertebrados. Contudo, muitas evidências sugerem que esse caractere surgiu de maneira independente nos três grupos mencionados. Para verificar se não é possível que as similaridades se devam apenas à convergência, devemos sempre realizar um cuidadoso teste de homologia quando encontramos tais semelhanças em grupos que são muito diferentes sob outros aspectos. A similaridade por convergência também pode ocorrer quando dois táxons não relacionados perdem, de maneira independente, a mesma característica. Assim, por exemplo, é muito provável que grupos não segmentados como os moluscos, os Echiura e os Pogonophora descendam de ancestrais segmentados.

Paralelofilia

A aquisição independente, durante a evolução, dos mesmos caracteres por grupos totalmente distintos pode levar à criação de grupos polifiléticos, como os “peixes” de Lineu, entre os quais estavam incluídas as baleias. A polifilia deve ser distinguida da *paralelofilia*, a aquisição independente do mesmo caractere por vários descendentes diferentes de um ancestral comum (veja o Capítulo 10).

Neste caso, o genótipo ancestral, compartilhado pelos descendentes, produziu o mesmo fenótipo de modo independente. Um exemplo impressionante é a evolução paralela das mesmas especializações tróficas em seis linhagens de peixes ciclídeos endêmicos do lago Tanganica, na África Oriental. A paralelofilia pode ser a explicação para o fato de a pelve e as pernas de certos dinossauros bípedes do fim do Cretáceo serem surpreendentemente parecidas com as mesmas estruturas nas aves, que também são bípedes. Essa explicação seria perfeitamente compatível com a derivação das árvores, no Triássico, a partir dos arcossauros tecodontes, que também foram ancestrais dos dinossauros e portanto, pode-se presumir, possuíam um genótipo bastante semelhante e com as mesmas propensões morfológicas (veja mais adiante a seção “A origem das aves”).

Séries filéticas

Segundo o darwinismo, deveria haver uma continuidade na sequência de fósseis em estratos sucessivos. E pena que, como lamentava o próprio Darwin, o registro fóssil não nos fornece quase nada além de descontinuidades: “A explicação [para estas lacunas] reside, acredito, na extrema imperfeição do registro geológico.” Felizmente, desde 1859, o número de fósseis conhecidos aumentou de forma considerável e hoje conhecemos um grande número de casos em que a transformação gradual de uma espécie em outra pode ser documentada passo a passo, e mesmo a transformação gradual de um gênero em outro. Um exemplo especialmente impressionante é o da transformação dos répteis terapsídeos em cinodontes e destes em mamíferos. Vários gêneros de cinodontes nessa linhagem já apresentam algumas características dos mamíferos e poderiam ser classificados como tais (veja a Fig. 2.1).

Uma gradação ainda mais completa pode ser observada na evolução do cavalo moderno (veja a Fig. 2.3). Um simples gênero de transição (*Merycbippus*) deu origem a nada menos que nove gêneros novos, um dos quais (*Dinohippus*) deu origem ao cavalo moderno (*Equus*). Uma bela série de estágios intermediários também existe entre os mesoniquídeos ungulados e seus descendentes, as baleias (veja a Fig. 2.2).

Na maioria dos casos, as novas espécies parecem ter se originado por brotamento a partir de uma população periféricamente isolada; porém, a probabilidade de que os fósseis de uma população localizada sejam preservados é um tanto pequena. Em geral, a nova espécie aparece de súbito no cenário e permanece essencialmente inalterada até ser extinta. Esse modo de evolução filética foi particularmente bem documentado para o gênero *Metaraptodos* dos briozoários (Cheetham, 1987). Futuyama (1998) descreve e ilustra diversos casos de séries filéticas praticamente completas.

A EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

Não dispomos de muitos fósseis das primeiras plantas. Fósseis de musgos, em geral considerados as mais primitivas plantas terrestres ainda existentes, foram encontrados em estratos do

período Devoniano, mas essas plantas com certeza já existiam em períodos anteriores, embora não tenham se fossilizado. Os musgos parecem ter descendido das algas carofíceas. Os fungos simbióticos podem ter exercido papel importante na conquista de um terreno inóspito.

As primeiras plantas vasculares são encontradas em estratos do período Siluriano. As plantas dominantes na era Paleozoica (em particular no Carbonífero) eram as lycopodiáceas, as samambaias e as samambaias com sementes (Pteridospermatophyta). A era mesozoica foi dominada pelas gimnospermas, especialmente cicadáceas e coníferas, enquanto as plantas hoje dominantes, as angiospermas, não prosperaram até o Cretáceo, há cerca de 125 milhões de anos, apesar de terem surgido no Triássico (Taylor e Taylor, 1993). Mais ou menos 270 mil espécies de plantas floríferas foram descritas até o momento, classificadas em 83 ordens e 380 famílias. Com uma combinação de métodos morfológicos e moleculares, o parentesco (filogenia) entre as ordens de angiospermas é hoje razoavelmente bem compreendido. A enorme radiação de plantas floríferas ocorreu desde meados do Cretáceo, em coevolução com uma radiação semelhante dos insetos.

A ORIGEM DOS VERTEBRADOS

Quando visitamos um museu de história natural, encontramos amplos salões que exibem grande diversidade de peixes, anfíbios, tartarugas, dinossauros, aves e mamíferos. Os zoólogos reúnem todas essas criaturas no subfilo Vertebrata. Este, por sua vez, é uma subdivisão do filo Chordata. Tradicionalmente, os outros 30-35 filos de animais eram reunidos no grupo Invertebrata, embora esse nome escondesse uma grande variedade de tipos de animais. Quem são eles e como evoluíram?

Um grupo de protistas, os coanoflagelados, deu origem às esponjas (*Porifera*), os animais mais simples de todos. Das esponjas, surgiram os celenterados diploblásticos (Cnidaria, Ctenophora), que deram origem aos Bilateria triploblásticos, que logo se dividiram em protostômios e deuterostômios (veja a discussão anterior). Os deuterostômios (Deuterostomia) consistem em quatro filos: Echinodermata, Hemichordata, Urochordata e Chordata. Um dos primeiros cordados, o *Amphioxus*, existe até hoje e nos permite ter uma ideia de como deve ter sido nosso ancestral mais antigo. Como possui fendas branquiais e um notocórdio dorsal, o *Amphioxus* é combinado com os vertebrados no filo Chordata. Ele se alimenta por filtração de água, mas imagina-se que os primeiros vertebrados eram predadores. Uma classe de cordados que tem um parentesco próximo com o *Amphioxus* é a dos conodontes, hoje extintos, que possuíam um elaborado conjunto de dentes rígidos dos quais muitos fósseis se preservaram.

O registro fóssil dos primeiros vertebrados é um tanto pobre. Um fóssil de 530 milhões de anos, descoberto há pouco tempo em Yunnan (China), foi descrito como um peixe. Os peixes ágnatos (lampreias e peixe-bruxa) surgiram há pelo menos 520 milhões de anos e existem até hoje, enquanto os primeiros vertebrados com dentes (placodermos) foram extintos. A Tabela 3.1 mostra as épocas em que se infere terem se originado as classes mais recentes de vertebrados.

Sempre que *há* uma grande lacuna entre os mais antigos ancestrais conhecidos indiscutíveis de um novo táxon superior e seus representantes mais recentes, diferentes autores podem propor pontos de ramificação distintos. O caso da origem das aves é um bom exemplo. A mais antiga ave fóssil conhecida e livre de polêmicas é o *Achaeopteryx*, encontrado no Jurássico Superior (145 milhões de anos atrás). Existem duas teses principais em relação à filogenia das aves.

De acordo com a teoria dos tecodontes, as aves se originaram dos répteis arcossauros no final do Triássico, talvez há mais de 200 milhões de anos. Segundo a teoria dos dinossauros, as aves

se originaram dos dinossauros terópodes no final do Cretáceo, de 80 a 110 milhões de anos atrás (Fig. 3.5). O principal argumento em favor da teoria dos dinossauros é a extraordinária semelhança entre o esqueleto das aves e o de certos dinossauros bípedes, em particular na estrutura da pelve e dos membros posteriores (Fig. 3.6).

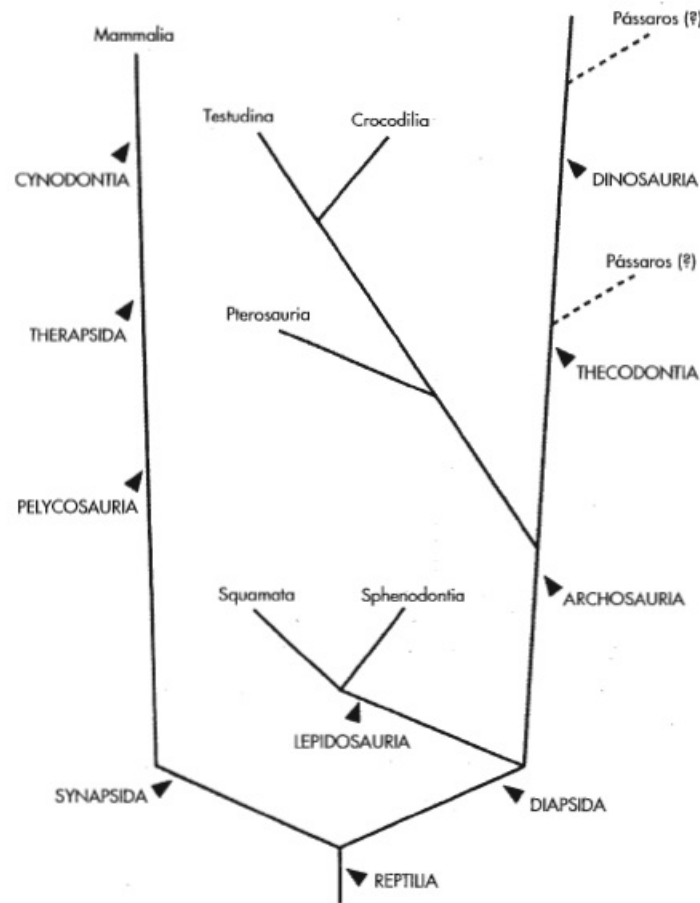


FIGURA 3.5
Filogenia altamente esquemática dos Reptilia, mostrando os grupos de répteis que deram origem aos mamíferos e aves. A escala de tempo geológico e os graus de semelhança não estão indicados no diagrama.

Mas como podemos verificar qual das duas conjecturas é a correta? A refutação mais decisiva da teoria dos dinossauros seria uma ave fóssil ou um ancestral das aves do Triássico, em um estrato de cerca de 220 milhões de anos. Infelizmente não são conhecidos fósseis de aves com mais de 150 milhões de anos. Na verdade, um fóssil assim, o *Protoavis*, chegou a ser descrito (Chatterjee, 1997), mas não por um renomado anatomista de aves. Diante da ausência de um fóssil universalmente reconhecido, tanto os proponentes da teoria dos tecodontes como os da teoria dos dinossauros apresentaram razões pelas quais os argumentos dos adversários não podem ser válidos. O Quadro 3.3 mostra os argumentos usados pelos defensores da primeira para afirmar que a segunda não pode estar correta.

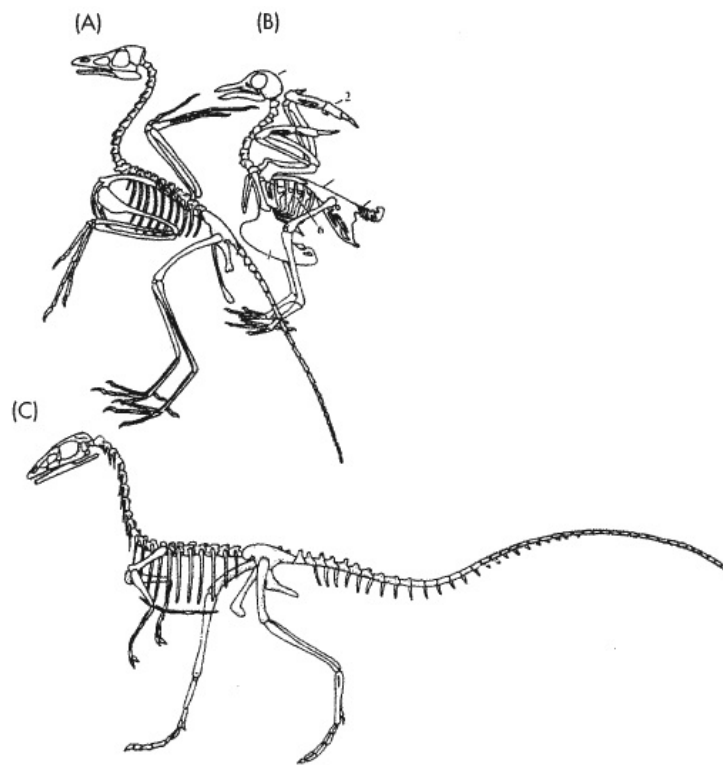


FIGURA 3.6
Semelhanças entre aves e dinossauros. A, *Archaeopteryx*; B, ave moderna (pombo); C, o dinossauro terópode *Compsognathus*. Fonte: Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology* 3^ª ed. Sinauer: Sunderland, MA.

Quadro 3.3 – Refutação da teoria de que os pássaros descendem dos dinossauros

1. Idade – Os dinossauros anatomicamente mais parecidos com os pássaros são muito recentes (80-110 milhões de anos), enquanto o *Archaeopteryx* é mais antigo (145 milhões de anos); não se conhece nenhum dinossauro do Jurássico Inferior ou do Triássico que possa ser considerado o ancestral dos pássaros.
2. Os três dedos das mãos dos dinossauros são o 1, o 2 e o 3, enquanto os dos pássaros são o 2, o 3 e o 4. É impossível que os dedos dos pássaros tenham sido herdados dos dinossauros.
3. Dentes – Os terópodes têm dentes curvos, de largura uniforme e serrilhados, muito diferentes dos dentes retos, cinturados e lisos do *Archaeopteryx* e de outros pássaros primitivos.
4. Os músculos peitorais e os membros anteriores dos dinossauros terápodos são muito pequenos e fracos para servir como base para uma asa capaz de sustentar um pássaro. Não se conhece nenhum fator capaz de causar um súbito desenvolvimento dos membros anteriores.
5. Os especialistas na aerodinâmica do voo dos pássaros afirmam que é quase impossível que o voo tenha se originado em animais que viviam no solo.

Então, como explicar a grande semelhança entre os aparatos locomotores das aves e dos dinossauros? Uma possibilidade seria atribuí-la ao modo bípede de locomoção e à paralelofilia. Os dois táxons derivaram da mesma linhagem filética arcossaura, embora em épocas bem diferentes. Os ancestrais tecodontes dos pássaros eram parentes próximos dos ancestrais dos dinossauros. Portanto, podemos presumir que possuíam um genótipo um tanto semelhante ao dos dinossauros. A mudança para o modo bípede de locomoção pode ter feito com que os acervos genéticos dos dois tipos de animais reagissem da mesma forma, gerando estruturas semelhantes em termos morfológicos. Só a descoberta de novos fósseis poderá esclarecer a questão em definitivo.

CONCLUSÕES

A teoria darwiniana da origem comum postula que todo grupo de organismos deriva de um grupo ancestral. Este, por sua vez, pode ter vários grupos descendentes. Em teoria, deveria ser possível determinar quais foram os ancestrais de qualquer grupo de organismos, extintos ou não.

Em 1859, quando Darwin publicou *A origem das espécies*, os evolucionistas estavam longe de atingir esse objetivo. Nenhum dos parentes mais próximos de qualquer filo era conhecido. Mesmo assim, T. H. Huxley foi capaz de demonstrar que a classe aves (pássaros) descendia, sem dúvida, dos répteis. A pesquisa filogenética dos 140 anos seguintes resultou no estabelecimento de uma reconstrução aparentemente bem fundamentada das principais linhas de descendência. Por exemplo: os répteis descendem de um grupo de anfíbios, os anfíbios, dos peixes Rhipidistia. Quando os estudos da ancestralidade nos levam ao período Pré-Cambriano, a identificação de grupos como os Deuterostomia e os Bilateria permite agrupar filios aparentados, mesmo que alguns detalhes de suas origens ainda não estejam definidos.

O que é mais gratificante é que todas as descobertas são compatíveis com a teoria darwiniana da origem comum. Junto com as sequências moleculares, o registro fóssil, apesar das muitas lacunas, constitui a prova mais irrefutável de que a evolução de fato aconteceu. Entretanto, sequências contínuas de fósseis ainda são exceção; o registro fóssil continua sendo lamentavelmente insatisfatório. Não dispomos, por exemplo, de nenhum fóssil de ancestrais do homem entre 14 e 4,5 milhões de anos atrás. O fóssil de celacanto mais recente tem cerca de 60 milhões de anos de idade e, é evidente, todos concluíram que esse grupo havia sido extinto há muito tempo, até que duas espécies vivas foram encontradas nos últimos cinquenta anos. Contudo, mesmo quando descobertas inesperadas como essa ocorriam, elas sempre se encaixaram com perfeição no modelo darwinista.

II

COMO SÃO EXPLICADAS AS MUDANÇAS EVOLUTIVAS E A ADAPTABILIDADE?

CAPÍTULO 4 - COMO E POR QUE OCORRE A EVOLUÇÃO?

A perscrutadora mente humana não fica satisfeita em conhecer apenas os fatos; queremos também saber como as coisas acontecem e por quê. A partir de Darwin, os evolucionistas vêm usando a criatividade para tentar responder às perguntas formuladas no título deste capítulo. Nesse processo, descobriram muita coisa interessante. Dependendo do tipo de organismos que estudaram (plantas ou animais, seres vivos ou fósseis) e de suas próprias inclinações filosóficas, formularam um grande número de teorias, muitas das quais em conflito com as outras e com as teorias originais de Darwin. Por fim, na década de 1940, depois de muita discussão, alguns princípios básicos foram aceitos pela maior parte dos estudiosos, o que ficou conhecido como síntese evolucionista.

A INFLUÊNCIA NEGATIVA DOS DOGMAS FILOSÓFICOS

Em retrospecto, tudo indica que, em 1859, já havia provas suficientes para que as teorias de Darwin fossem universalmente aceitas. Entretanto, isso levou cerca de oitenta anos para acontecer. Qual pode ter sido o motivo para tanta resistência? Isso é algo que há muito tempo os historiadores se perguntam, mas uma resposta satisfatória só foi encontrada recentemente. A resistência, apurou-se, deveu-se à influência de certas ideias filosóficas defendidas por quase todos os oponentes de Darwin. A crença irrestrita na verdade literal de cada palavra da Bíblia foi uma delas. O poder dessas ideias, porém, era limitado, como demonstra a rápida aceitação (exceto pelos criacionistas) da teoria da descendência comum apresentada por Darwin. Entre as outras ideologias em conflito com as teorias de Darwin estavam o essencialismo e o finalismo.

Para refutar essas ideias errôneas, Darwin introduziu quatro novos conceitos - populações, seleção natural, acaso e história (tempo) -, todos eles parcial ou totalmente ausentes da filosofia da ciência na metade do século XIX. Assim, Darwin não apenas refutou as ideologias adversárias, mas introduziu novos conceitos que mais tarde se tornariam o fundamento da filosofia da biologia desenvolvida a partir de 1950. É impossível compreender a natureza das controvérsias pós-darwinianas sem que primeiro se compreenda a natureza das ideologias que se opunham a Darwin. Uma apresentação de suas premissas básicas é, portanto, necessária.

Pensamento Tipológico (Essencialismo)

O *essencialismo* foi uma visão de mundo quase universalmente aceita desde os tempos mais antigos até a época de Darwin. Proposto pela primeira vez pelos pitagóricos e por Platão, o essencialismo afirmava que todos os fenômenos da natureza que pareciam variáveis podiam ser organizados em classes. Cada classe era caracterizada por sua definição (sua essência). Essa essência era constante (invariável) e diversa de todas as outras. Assim, por exemplo, os pitagóricos diziam que um triângulo é sempre um triângulo, não importa que forma tenha, e não está ligado por formas intermediárias a quadriláteros ou outras figuras geométricas. A classe das árvores é definida por um tronco e uma copa folhada. Um cavalo é caracterizado (definido) por seus dentes protuberantes e por uma pata com um único dedo.

Na fé cristã, acredita-se que todas as categorias, tipos e espécies foram criados em separado, e que todos os membros vivos de uma espécie descendem do primeiro casal criado por Deus. A

essência da definição de uma classe (tipo) é constante, sendo hoje a mesma que no dia da criação. O essencialismo era aceito não só pelos cristãos, mas pela maioria dos filósofos agnósticos. Todas as aparentes variações entre os membros de uma classe eram consideradas “acidentais” e irrelevantes. Uma espécie era considerada uma classe pelos essencialistas e chamada de *tipo natural* pelos filósofos.

Os evolucionistas pré-darwinistas (incluindo Lamarck) adotaram uma versão enfraquecida do essencialismo ao admitir uma mudança gradual (transformação) do tipo com o passar do tempo. Em um dado instante, porém, o tipo ainda era considerado mais ou menos invariável.

Pensamento Populacional

Darwin rompeu de forma radical com a tradição essencialista ao propor uma maneira totalmente nova de pensar. O que encontramos nos organismos vivos, afirmou, não são classes constantes (tipos), e sim populações variáveis. Cada espécie é composta por numerosas populações locais. Dentro de uma população que se reproduz sexualmente, de modo distinto de uma classe, cada indivíduo é diferente de todos os outros. Isso se aplica até mesmo à espécie humana, com seus seis bilhões de indivíduos. A então nova maneira de pensar de Darwin, por se basear no estudo de populações, é hoje chamada de *pensamento populacional*.

Essa abordagem era simpática à maioria dos naturalistas, que, por meio de estudos sistemáticos, haviam descoberto que as espécies de animais e plantas apresentavam variação e individualidade tão grandes (ou maiores) quanto as da espécie humana. A substituição gradual do essencialismo pelo pensamento populacional levou a longas controvérsias no campo da biologia evolutiva. Todas as teorias da evolução que envolvem saltos se baseiam no essencialismo, enquanto o pensamento populacional favorece a aceitação do gradualismo. O pensamento populacional é um dos conceitos mais importantes da biologia. E o fundamento da teoria evolucionista moderna e um dos componentes básicos da filosofia da biologia.

Finalismo

Outra ideia não darwinista do século XIX e início do século XX era o *finalismo*, a crença de que o mundo dos seres vivos tende a se mover em direção a “uma perfeição cada vez maior”. Aqueles que acreditavam no finalismo supunham que a evolução ocorria necessariamente do inferior para o superior, do primitivo para o avançado, do simples para o complexo, do imperfeito para o perfeito. Postulavam a existência de uma força interna inerente, pois, eles perguntavam, de que outra forma seria possível explicar a evolução gradual das bactérias mais primitivas até as orquídeas, as árvores gigantes, as borboletas, os macacos e o homem?

Essa crença no finalismo remonta ao menos à época de Aristóteles, que a considerava a causa final. Por muitos anos após 1859, o finalismo ainda foi aceito por grande parte dos evolucionistas, mas não por Darwin. Ela rejeitava enfaticamente essas forças obscuras. Em vez disso, aceitou a doutrina newtoniana de que tudo que existe no mundo é controlado de maneira exclusiva por forças mecânicas (físico-químicas). Contudo, Darwin introduziu uma perspectiva histórica na ciência, algo ausente no modelo explicativo de Newton. Quase sempre é preciso invocar antecedentes históricos para explicar fenômenos evolutivos.

Ideologias contrárias, como o essencialismo e o finalismo, impediram que a explicação de Darwin para o como e o porquê da evolução fosse aceita de imediato. Assim, durante os primeiros

oitenta anos após a publicação de *A origem das espécies*, a teoria da evolução por meio de variações precisou enfrentar três outras teorias que buscavam explicar a evolução. Como essas teorias recebem apoio ocasional ainda nos dias de hoje, é importante compreender suas alegações e seus pontos fracos. De fato, uma discussão acerca das deficiências das teorias rivais do darwinismo contribui para uma melhor compreensão da força da teoria da evolução.

O QUE EVOLUI?

Quase tudo que existe no universo inanimado também está evoluindo, isto é, está mudando em uma sequência visivelmente direcional. O que evolui, porém, no mundo dos seres vivos? As espécies com certeza evoluem, assim como todas as combinações de espécies na hierarquia lineana - gêneros, família, ordens e todos os táxons superiores até a totalidade dos seres vivos. O que dizer dos níveis inferiores? Será que os indivíduos evoluem? Com certeza não, no sentido genético da palavra. E verdade que nosso fenótipo muda ao longo da vida, mas o genótipo permanece essencialmente o mesmo do nascimento até a morte. Sendo assim, qual é o nível mais baixo de organização a evoluir nos seres vivos? É a população. Na verdade, a população é o substrato mais importante para a evolução. *A evolução pode ser definida como a mudança da distribuição genética dos indivíduos que toda população sofre de geração para geração.*

O passo seguinte é definir a população que está evoluindo. Uma população local (*deme*) consiste em uma comunidade de indivíduos de uma espécie, potencialmente capazes de acasalamento e situados em uma localidade determinada (veja o Capítulo 5). Curiosamente, o conceito de população, da forma como acabamos de apresentar, era desconhecido antes de 1859; mesmo Darwin foi inconsistente ao aplicá-lo. Todos os outros tendiam a pensar nos mesmos termos utilizados para os tipos.

Uma vez que conhecemos a presença de várias ideologias contrárias na época de Darwin, fica mais fácil compreender por que tantas teorias diferentes foram propostas para explicar a evolução, além de facilitar a identificação das falhas que as puseram por terra.

Quadro 4.1 – Teorias da evolução baseadas no essencialismo em comparação com o pensamento populacional

A. Teorias baseadas no essencialismo

1. Transmutacionismo: a evolução ocorre através da produção de novas espécies ou tipos, devido a mutações ou saltos.
2. Transformacionismo: a evolução ocorre através da transformação gradual de uma espécie ou tipo existente em uma nova espécie ou tipo, produzida
 - a. pela influência direta do ambiente ou pelo uso ou desuso do fenótipo; ou
 - b. por uma tendência intrínseca no sentido de um objetivo definido, em particular no sentido de maior perfeição; e
 - c. através da transmissão de caracteres adquiridos.

B. Teorias baseadas no pensamento populacional

3. Evolução variacional (darwiniana): uma população ou espécie muda por meio da produção contínua de novas variações genéticas e da seleção natural.

Transmutacionismo

Se acreditamos que todos os fenômenos do mundo são manifestações de tipos constantes subjacentes, como afirma a filosofia essencialista, as mudanças então só podem ocorrer com o surgimento de novos tipos. Como um tipo (essência) não pode evoluir de forma gradual (os tipos são considerados constantes!), um novo tipo pode surgir apenas através de uma “mutação” ou *salto* instantâneo a partir de um tipo existente, que deste modo dá origem a uma nova classe ou tipo. Para os defensores dessa teoria, com frequência chamados de *saltacionistas*, o mundo está cheio de descontinuidades. O transmutacionismo postula que uma mutação resulta no surgimento repentino de um novo tipo de indivíduo. Este, junto com sua prole e seus descendentes, representa uma nova espécie.

Os rudimentos do *transmutacionismo* remontam aos filósofos gregos, mas também foi defendido no século XVIII pelo filósofo francês Maupertuis, e depois de 1859 por muitos adversários do darwinismo e também por alguns amigos de Darwin, como T. H. Huxley. Embora o *saltacionismo* tenha sido duramente criticado por Weismann e outros darwinianos, continuou a ser popular durante quase cem anos. Vários geneticistas influentes do início do século XX, os chamados mendelianos (De Vries, Bateson, Johannsen) eram saltacionistas. As últimas obras de peso defendendo essa teoria foram publicadas em meados do século XX (Goldschmidt, 1940; Willis, 1940; Schindewolf, 1950).

O saltacionismo se manteve popular durante muito tempo não só porque era compatível com a filosofia do essencialismo, mas porque parecia estar de acordo com as observações naturalistas. Todas as espécies em uma fauna ou flora locais pareciam nitidamente diferentes umas das outras, e o aparecimento (como também a extinção) das espécies fósseis parecia ser um evento instantâneo. Para onde quer que se olhasse, o que se observava na natureza eram descontinuidades, e não as mudanças graduais postuladas por Darwin. Não era possível refutar o saltacionismo até que se explicasse por que havia tantas descontinuidades (“lacunas”) onde se esperavam encontrar gradações (estados intermediários). Para que essa questão fosse esclarecida, porém, eram necessários progressos consideráveis na taxonomia das espécies, que só viriam a ocorrer no decorrer do século XX.

Muitas observações e argumentos levaram à refutação final do transmutacionismo. Em primeiro lugar, percebeu-se que uma espécie não é um tipo que pode se transformar em um novo tipo, ela é formada por muitas populações. Os indivíduos de uma população não sofrem a mesma mutação em simultâneo; assim, uma nova espécie não pode surgir instantaneamente. Aqueles que postulavam que a transmutação acontece a partir do aparecimento de um único indivíduo mutante tinham que enfrentar terríveis dificuldades para defender seu ponto de vista. O genótipo de um indivíduo é um sistema harmonioso, bem equilibrado, ajustado durante milhões de anos e retocado pela seleção natural a cada geração. Como se sabia que as possíveis mutações na maioria dos loci têm efeitos deletérios ou letais, como poderia a reforma maciça de todo um genótipo associada a uma mudança de espécie produzir um indivíduo viável? Apenas um indivíduo incredivelmente afortunado (que Goldschmidt chamou de “monstro promissor”) teria chance de sobreviver e se reproduzir, enquanto a imensa maioria destes macromutantes pereceria. Nesse caso, porém, onde estavam todos aqueles milhões de vítimas do processo de macromutação? Elas jamais foram encontradas porque, como hoje se sabe, as macromutações não ocorrem na natureza.

Os termos gradual e descontínuo têm significados variados em diferentes contextos e podem levar a mal-entendidos se não forem bem explicados. Quando Darwin falou de mudanças graduais e de continuidade, estava pensando na aparente lacuna que existe entre os táxons. Embora possa existir ainda hoje uma lacuna entre duas espécies, isso não quer dizer que uma das espécies tenha sido gerada a partir da outra através de um salto. Como atualmente sabemos, não existem descontinuidades entre os táxons, já que duas espécies estão sempre ligadas a um ancestral comum por uma série contínua de populações intermediárias. Por outro lado, dois indivíduos pertencentes à mesma população podem apresentar diferenças marcantes - olhos azuis ou castanhos, dois ou três molares e até distinções ainda maiores. Tais “descontinuidades fenotípicas” dentro de uma mesma população caracterizam todos os casos de polimorfismo. Uma mutação bem-sucedida com um grande efeito sobre o fenótipo pode ser incorporada a uma população se conseguir sobreviver a um período de polimorfismo em que coexiste com o fenótipo anterior, chegando em muitos casos a substituir por completo o gene original. Nem sempre é fácil, porém, compreender como um novo fenótipo foi adquirido. A bolsa facial dos roedores geomídeos, por exemplo, até hoje não foi explicada em termos evolutivos.

Darwin nunca se cansou de chamar a atenção para o fato de a maioria das mudanças evolutivas envolver uma série de pequenos passos. Isso não é uma verdade absoluta. Existem fenômenos cromossômicos, em particular nas plantas (poliploidia) e em certos grupos de animais (hibridismo em espécies partenogênicas), que podem produzir novas espécies em um único passo (veja o Capítulo 9). Esses são casos raros, que não invalidam o princípio de que as espécies quase sempre evoluem de forma gradual; entretanto, não se deve esquecer que o número de mutações necessárias para dar origem a uma nova espécie pode variar consideravelmente de um para outro.

Transformacionismo

No século XVIII, as provas a favor da evolução eram tão numerosas e convincentes que o essencialismo se tornou insustentável. As teses do essencialismo foram, por conseguinte, flexibilizadas: o tipo agora podia se transformar “gradualmente” com a passagem do tempo, embora continuasse a permanecer invariável em um dado instante. Apesar de um tipo poder mudar, continuava a ser o mesmo objeto. A evolução de uma espécie, afirmavam os novos essencialistas, era como o desenvolvimento de um zigoto a partir de um óvulo fecundado.

Na verdade, o termo “evolução” foi usado pela primeira vez pelo filósofo suíço Bonnet, no contexto da teoria da pré-formação para o desenvolvimento individual dos seres vivos. Até o século XX, na Alemanha, a mesma palavra, *Entwicklung*, era usada para designar a ontogenia e a evolução. O conceito de evolução gradual é

conhecido como *transformacionismo* e se aplica a qualquer teoria que se baseie em mudanças graduais de um objeto ou de sua essência. Todos os processos aparentemente evolutivos do reino inorgânico, como a mudança de uma estrela-do-mar de um tipo (branca, amarela, vermelha, azul) para outro ou o soergimento gradual de uma cadeia de montanhas e sua subsequente destruição pela erosão podem ser enquadrados nessa categoria. O transformacionismo se baseia em apenas dois pressupostos: um determinado objeto sofre mudanças e elas são contínuas e graduais.

O geólogo Charles Lyell, amigo e mentor de Darwin, defendia de maneira entusiástica esse tipo de gradualismo, que chamava de *uniformitarismo*. Para Lyell, todas as mudanças da natureza, em particular as que diziam respeito à história da Terra, tinham sido graduais. Não havia descontinuidades, saltos ou mutações instantâneas. Ao adotar o gradualismo, Darwin com certeza foi

influenciado por Lyell, embora o gradualismo populacional de Darwin seja de todo diferente do uniformitarismo de Lyell.

No que diz respeito aos seres vivos, podemos distinguir duas teorias transformacionais da evolução radicalmente distintas, uma baseada nas influências do ambiente e outra, na busca da perfeição.

Transformações causadas pelo ambiente. De acordo com esta teoria - com frequência chamada, embora de forma imprópria, de teoria lamarckiana -, a evolução é causada pela mudança gradual dos organismos devido ao “uso ou desuso” de um órgão ou à influência direta do ambiente sobre o material genético. Essa teoria supõe que o material genético é “plástico” e pode ser moldado pelas influências ambientais e que as mudanças são passadas às gerações seguintes pela “herança dos caracteres adquiridos”.

O exemplo mais citado de transmissão de caracteres adquiridos é o pescoço comprido da girafa. Segundo Lamarck, em cada geração, as girafas esticavam o pescoço tentando alcançar os galhos mais altos das árvores para se alimentar, e esse alongamento do pescoço era herdado pela geração seguinte. Da mesma forma, segundo os lamarckianos, quando um órgão não é usado, como o olho nos animais que habitam cavernas, tende a atrofiar-se e desaparecer. As mudanças hereditárias, afirmavam, podiam ser produzidas tanto

pelo uso ou desuso como por uma influência direta do ambiente. Antes de Darwin, acreditava-se que os negros tinham pele escura porque haviam sido expostos durante milhares de gerações aos efeitos bronzeadores do sol tropical. Muitas características dos organismos eram atribuídas a esse tipo de influência direta do ambiente.

O transformacionismo foi, sem dúvida, a teoria da evolução mais popular entre 1859 e a síntese evolucionista da década de 1940. Embora a seleção natural fosse para Darwin o principal fator responsável pela evolução, ele também aceitava a ideia da herança tênue, talvez como fonte de variabilidade. No período anterior à síntese evolucionista, a maioria dos naturalistas, acompanhando Darwin, também aceitava tanto a seleção natural como a herança tênue.

O lamarckismo parecia explicar o gradualismo e foi aceito de bom grado pelos adversários do transmutacionismo; entretanto, todos os experimentos destinados a comprovar sua validade forneceram resultados negativos. A genética mendeliana, ao provar a constância dos genes, contradizia por completo a noção de herança tênue. Por fim, a biologia molecular demonstrou que nenhuma informação pode ser transmitida das proteínas do corpo para os ácidos nucleicos dos gametas. Em outras palavras, não existe transmissão de caracteres adquiridos. E o chamado “dogma central” da biologia molecular.

Transformações causadas pela busca da perfeição (ortogênese). Esta teoria (ou conjunto de teorias) se baseia na doutrina da teleologia cósmica (finalismo). Segundo ela, os seres vivos tendem a se aperfeiçoar. Teorias desse tipo, sustentadas por autores como Eimer, Berg, Bergson, Osborn e muitos outros evolucionistas, são conhecidas como teorias ortogenéticas ou autogenéticas. A ideia é que os tipos (essências) são constantemente aperfeiçoados por uma tendência intrínseca; a evolução acontece, não pela criação de novos tipos, mas pela transformação de tipos já existentes. Essas teorias foram abandonadas quando os cientistas não conseguiram encontrar nenhum mecanismo responsável por tais tendências. Além disso, um mecanismo desse tipo, se existisse, produziria linhagens “retilíneas” (ou seja, que evoluiriam sempre na mesma direção), mas os paleontólogos observaram que todas as tendências evolutivas mais cedo ou mais tarde mudam de direção ou até se revertem. Finalmente, as tendências evolutivas puderam ser perfeitamente explicadas pela seleção natural. Na verdade, não existe nenhum tipo de evidência experimental para apoiar a teleologia

cósmica.

A refutação da existência de causas finais foi de fundamental importância para a filosofia, já que se tratava de uma das causas postuladas por Aristóteles, que ocupava um lugar importante nos ensinamentos da maioria dos filósofos. A crença de Kant na teleologia afetou profundamente o pensamento dos evolucionistas alemães do século XIX.

Como vimos, as três tentativas de explicar o mundo e suas mudanças (ou seja, a evolução) com base no essencialismo não tiveram nenhum sucesso. Foi preciso adotar uma abordagem totalmente diversa, e foi isso que Charles Darwin e Alfred Russel Wallace fizeram.

CAPÍTULO 5 - A EVOLUÇÃO A PARTIR DE VARIAÇÕES

As variações não desempenhavam papel algum tanto no transmutacionismo como nos dois tipos de transformacionismo, já que as três teorias se baseavam no essencialismo. A “evolução” ocorre no transmutacionismo por meio do aparecimento de uma nova essência e nas teorias transformacionistas, através de uma mudança gradual da essência.

AS VARIAÇÕES E O PENSAMENTO POPULACIONAL

Darwin mostrou que era simplesmente impossível explicar a evolução sem abrir mão das ideias do essencialismo. As espécies e populações não são tipos ou classes essencialmente definidos, mas sim biopopulações compostas por indivíduos geneticamente únicos. Essa visão revolucionária requeria uma teoria da evolução igualmente revolucionária: a teoria de Darwin sobre as variações e a seleção. Duas fontes de evidências levaram Darwin a esse novo conceito: uma foi o estudo empírico de populações variáveis (em particular a investigação das cracas, realizada pelo próprio Darwin); a outra foi a constatação por parte dos criadores de plantas e animais de que não havia dois espécimes idênticos em uma manada ou em uma plantação. Isso implicava que os indivíduos não eram membros de classes essencialísticas; como hoje sabemos, todos os indivíduos de uma população sexuada são geneticamente únicos.

A maioria das pessoas parece não compreender a importância desse fato. É preciso não esquecer que, dos seis bilhões de seres humanos que habitam a Terra, não existem apenas dois que sejam idênticos, nem mesmo os assim chamados gêmeos idênticos (mono- zigóticos). O reconhecimento da diferença fundamental que existe entre uma classe de objetos essencialmente idênticos e uma biopopulação de indivíduos únicos é a base do chamado “pensamento populacional”, um dos conceitos mais importantes da biologia moderna.

As premissas do pensamento populacional são diametralmente opostas às dos tipologistas. Os populacionistas enfatizam a singularidade dos seres vivos. O que é verdade para a espécie humana - que não existem dois indivíduos iguais - também se aplica a todas as outras espécies de animais e plantas. Na verdade, até o mesmo indivíduo muda continuamente com o passar do tempo e com a exposição a novos ambientes. Todos os organismos e fenômenos orgânicos apresentam características particulares e podem ser descritas coletivamente apenas em termos estatísticos. Os indivíduos ou quaisquer tipos de entidades orgânicas formam populações para as quais se pode calcular a média aritmética e a dispersão dos valores individuais. As médias são meras abstrações estatísticas; apenas os indivíduos que compõem as populações têm existência real. As conclusões finais do populacionista e do tipologista são totalmente diversas. Para o essencialista, o tipo (*eidos*) é real e as variações são uma ilusão, enquanto para o populacionista o tipo (média) é uma abstração e apenas as variações são reais. Não poderia haver duas formas mais diferentes de encarar a natureza (Mayr, 1959).

A evolução variacional de Darwin

Foi Darwin que introduziu esta nova forma de pensar na ciência. Seu *insight* básico era que o

mundo vivo consiste não em essências invariáveis (classes platônicas), mas em populações altamente heterogêneas. E a mudança das populações de organismos que constitui a evolução. Assim, esta é a variação na distribuição de caracteres entre os indivíduos de uma geração para outra.

Quando Darwin se tornou um evolucionista em 1837 (veja o Capítulo 2), perguntou a si próprio: “Como se pode explicar o processo de evolução? Será que alguma das explicações que já foram propostas é a correta?” Entretanto, Darwin logo se convenceu de que nem o transmutacionismo, nem o transformacionismo ou qualquer outra teoria baseada no essencialismo poderia explicar corretamente o fenômeno da evolução. E ele estava certo. Todas as teorias essencialistas da evolução orgânica apresentam falhas graves, como foi demonstrado de forma definitiva durante as controvérsias pós-darwinianas.

Darwin precisou formular um tipo totalmente diferente de explicação, que fosse compatível com a abundância de variação encontrada na natureza. Isso o levou à teoria da seleção natural, que se baseava no pensamento populacional (veja o Capítulo 6). A mesma teoria foi proposta, de maneira independente, por Alfred Russel Wallace.

Embora Darwin tenha publicado *A origem das espécies* em 1859 (na verdade, Wallace e Darwin apresentaram pela primeira vez a teoria em 1858), a teoria da evolução a partir de variações naturais só se tornou universalmente aceita oitenta anos mais tarde. Ela se baseia na variabilidade das populações. Havia duas classes de pessoas que já vinham apreciando essa variabilidade há muito tempo, os taxonomistas e os criadores de plantas e animais, e Darwin manteve estreitas relações com representantes de ambas.

Ao examinar as coleções que reunira durante a viagem do *Beagle*, Darwin precisou responder muitas vezes à mesma pergunta: dois espécimes ligeiramente distintos são apenas variantes de uma mesma população ou pertencem a espécies diferentes? Na década de 1840, quando escreveu um ensaio a respeito da classificação das cracas, Darwin já havia chegado à conclusão de que sua coleção não continha nem dois espécimes exatamente iguais. Dentro de cada população, os espécimes eram tão diferentes entre si quanto dois seres humanos. Todos os criadores com os quais Darwin mantinha contato desde os tempos de estudante em Cambridge afirmavam a mesma coisa. Eram capazes de distinguir nos rebanhos quais eram os animais mais promissores para fins de reprodução. O que tornava isso possível era a individualidade.

Como os termos “transmutacionismo” e “transformacionismo” não são apropriados, a teoria de Darwin sobre a evolução por meio da seleção natural pode ser chamada de teoria da *evolução variacional*. De acordo com ela, um enorme número de variações genéticas é produzido em cada geração, mas apenas alguns poucos indivíduos sobrevivem para produzir a geração seguinte. A teoria postula que os indivíduos com maior probabilidade de sobreviver e se reproduzir são os mais bem adaptados, graças ao fato de possuírem uma certa combinação de atributos. Como os atributos são determinados em grande parte pelos genes, os genótipos desses indivíduos são favorecidos no processo de seleção.

Em consequência da sobrevivência preferencial de indivíduos (fenótipos) com os genótipos mais aptos para lidar com as mudanças ocorridas no ambiente, haverá uma modificação contínua da composição genética de qualquer população. Essa sobrevivência desigual dos indivíduos se deve em parte à competição entre novos genótipos recombinantes existentes na população e em parte a processos aleatórios que afetam a frequência dos genes. A mudança da população que resulta desse processo é chamada de evolução. Como todas as mudanças ocorrem em populações de indivíduos únicos em termos genéticos, a evolução é necessariamente um processo gradual e contínuo.

As teorias evolutivas de Darwin

As ideias de Darwin a respeito da evolução são muitas vezes chamadas de Teoria Darwinista. Na verdade, consistem em várias teorias diferentes, que podem ser mais bem compreendidas quando discutidas em separado. Vamos examinar agora as teorias mais importantes de Darwin (veja o Quadro 5.1). A independência entre as cinco teorias é atestada pelo fato de os principais “darwinistas” dentre os contemporâneos de Darwin terem aceitado algumas delas e rejeitado outras (veja o Quadro 5.2).

Quadro 5.1 – As cinco principais teorias evolutivas de Darwin

1. As espécies são mutáveis (teoria básica da evolução)
2. Todos os organismos descendem de um ancestral comum (evolução ramificada)
3. A evolução é gradual (não existem saltos ou discontinuidades)
4. As espécies tendem a se multiplicar (a origem da diversidade)
5. Os indivíduos de uma espécie estão sujeitos à seleção natural

Duas dessas cinco, a evolução como fato e a teoria da origem comum, foram aceitas pela maioria dos biólogos nos anos que se seguiram à publicação de *A origem das espécies*. Essa pode ser considerada a *primeira revolução darwiniana*. A aceitação do homem como um primata do reino dos animais foi um passo particularmente revolucionário. Três outras teorias, a do gradualismo, a da especiação e a da seleção natural, encontraram a princípio uma grande oposição e não foram aceitas pela maioria dos estudiosos até a época da síntese evolucionista, quando ocorreu a *segunda revolução darwiniana*. O darwinismo proposto por Weismann e Wallace, que nega a herança de caracteres adquiridos, foi chamado de *neodarwinismo* por George John Romanes. Entretanto, o darwinismo praticado após a síntese evolucionista pode ser chamado apenas de darwinismo, já que na maioria dos aspectos mais importantes está perfeitamente de acordo com o darwinismo original de 1859, enquanto a hipótese da herança de caracteres adquiridos está de todo ultrapassada.

Quadro 5.2 – Rejeição de algumas das teorias de Darwin pelos primeiros evolucionistas

A tabela abaixo mostra as opiniões de vários evolucionistas quanto a quatro das teorias de Darwin. Todos concordavam com relação a uma quinta teoria, a de que a evolução existe.

	Ancestral comum	Evolução gradual	Multiplicação de espécies	Seleção natural
Lamarck	Não	Sim	Não	Não
Darwin	Sim	Sim	?	Sim
Haeckel	Sim	Sim	Sim	Em parte
Neolamarckianos	Sim	Sim	Não	Não
T. H. Huxley	Sim	Não	Não	Não
De Vries	Sim	Não	Não	Não
T. H. Morgan	Sim	Não	Não	Irrelevante

A teoria do gradualismo estava de acordo com o pensamento dos transformacionistas, mas a resistência dos saltacionistas foi tão grande que a aceitação universal do gradualismo teve que

esperar a síntese evolucionista. As ideias de Darwin a respeito do gradualismo, porém, eram muito diferentes das ideias dos transformacionistas. O gradualismo dos transformacionistas se devia a mudanças graduais em um tipo essencial, enquanto o de Darwin resultava de reestruturação gradual das populações. Isso deixa claro o porquê de a evolução darwiniana, por ser um fenômeno populacional, ter de ser sempre gradual (veja o Capítulo 4). Um darwinista deve ser capaz de demonstrar que todos os casos aparentes de saltação ou evolução descontínua podem ser explicados por uma reestruturação gradual das populações.

VARIAÇÕES

A disponibilidade das variações é um pré-requisito indispensável da evolução. Portanto, o estudo da natureza das variações constitui uma parte importante do estudo da evolução. As variações que tornam cada indivíduo diferente de todos os outros constituem, como dissemos, uma característica de todas as espécies que se reproduzem sexualmente. À primeira vista, todos os indivíduos de uma espécie de caramujo, borboleta ou peixe podem parecer idênticos, mas um exame mais minucioso revela distinções de tamanho, proporções, cores, escamas, espinhos e qualquer outra característica que se decida estudar. Estudos adicionais mostraram que a variabilidade não está presente apenas nos traços visíveis, mas também nos psicológicos, nos padrões de comportamento, nos aspectos ecológicos (adaptação a condições climáticas, por exemplo) e nos padrões moleculares. Tudo isso reforça a conclusão de que não existem dois indivíduos iguais. É essa variabilidade inequívoca que torna possível o processo de seleção natural.

Embora a variabilidade do fenótipo já fosse observada pelos naturalistas muito antes da época de Darwin, os primeiros geneticistas tratavam o genótipo como se fosse um tanto uniforme. Quando os estudos dos geneticistas populacionais, realizados entre as décadas de 1920 e 1960, revelaram a existência de uma grande ocorrência de variação críptica, a conclusão foi contestada por alguns dos autores clássicos. Contudo, nem mesmo os darwinistas mais entusiastas suspeitavam de haver uma variabilidade genética tão grande nas populações como a que foi revelada pelos métodos da genética molecular. Não só foi descoberto que a maior parte do DNA consiste em DNA não codificante (“DNA lixo”), mas também observou-se que muitos, talvez a maioria, dos alelos são “neutros”, ou seja, que mutações nesses alelos não afetam a adaptabilidade do fenótipo. Em consequência, hoje percebemos que fenótipos que parecem idênticos podem esconder variações consideráveis no nível do gene.

Polimorfismo

Às vezes as variações caem em classes definidas, um fenômeno conhecido como *polimorfismo*. No homem, são observados polimorfismos para a cor dos olhos e do cabelo, para cabelo liso ou ondulado, tipo sanguíneo e muitas outras variantes genéticas de nossa espécie. O estudo dos polimorfismos contribuiu muito para o entendimento da intensidade e da direção da seleção natural, assim como das causas de variabilidade. Dois estudos clássicos são o do polimorfismo de coloração nos caramujos rajados (*Cepaea*), realizado por Cain e Sheppard, e o do arranjo dos cromossomos na *Drosophila*, de Dobzhansky. Na maioria dos casos, não se sabe a que atribuir a manutenção de polimorfismos em uma população por longos períodos. Em geral, se imagina que exista um equilíbrio das pressões seletivas, mas o polimorfismo pode ser reforçado por alguma superioridade dos portadores heterozigotos que favoreça a retenção do gene mais raro em

uma população. Em um ambiente altamente heterogêneo, a diversidade fenotípica pode ser selecionada, como se observa no caso dos caramujos rajados.

A CAUSA DA VARIABILIDADE

Qual é a fonte da variabilidade? De onde vem? Como é mantida de uma geração para a outra? Darwin se preocupou muito com essas questões, mas não conseguiu encontrar uma explicação que o satisfizesse. Apenas no século XX, com os progressos da genética e da biologia molecular, tornou-se possível entender onde está a origem da variabilidade. É impossível compreender perfeitamente o processo da evolução a não ser que se conheçam os mecanismos básicos da hereditariedade, que explicam as variações. Assim, o estudo da genética é parte importante do estudo da evolução. Na verdade, apenas a porção hereditária das variações desempenha um papel na evolução.

Genótipo e fenótipo

Na década de 1880, os biólogos mais perceptivos já haviam observado que o material genético (plasma germinativo) não era idêntico aos tecidos do corpo (soma); essa diferença foi ressaltada quando os primeiros mendelianos introduziram os termos *genótipo* e *fenótipo*. Entretanto, a opinião predominante na época era a de que o material genético consistia em proteínas semelhantes às que formam o corpo. Foi um verdadeiro choque quando Avery demonstrou, em 1944, que o material genético era composto por ácidos nucleicos. Com isso, a distinção terminológica entre um organismo e seus genes adquiria novo significado. O material genético propriamente dito é o genoma (haploide) ou o genótipo (diploide) e controla a produção dos tecidos de um organismo e todos os seus atributos, o fenótipo. Este é o resultado da interação do genótipo com o ambiente durante o desenvolvimento. A amplitude das variações produzidas no fenótipo por determinado genótipo em diferentes condições ambientais é chamada de *norma de reação*. Assim, por exemplo, uma certa planta pode crescer mais e produzir mais galhos se dispuser de maiores quantidades de água e fertilizantes. As folhas do ranúnculo aquático (*Ranunculus flabellaris*) que nascem debaixo d'água são estreitas, fazendo com que os ramos se pareçam com penas, enquanto as folhas dos ramos situados acima da superfície da água são muito mais largas (veja a Fig. 6.3). Como veremos daqui a pouco, é o fenótipo que é exposto à seleção natural, não os genes individuais.

No passado, discutia-se acaloradamente se determinado traço de um organismo era “inato” (produzido pelos genes) ou “adquirido” (produzido pelo ambiente). As pesquisas realizadas nos últimos cem anos indicam que quase todas as características de um organismo são afetadas por ambos os fatores. Isso se aplica especialmente aos caracteres que são controlados por vários genes. As populações que se reproduzem sexualmente apresentam duas fontes de variação, superpostas uma à outra: do genótipo (pois em uma espécie sexuada não existem dois indivíduos iguais) e do fenótipo (porque cada genótipo tem uma norma de reação distinta). Diferentes normas de reação podem levar a comportamentos muito díspares nas mesmas condições ambientais.

A GENÉTICA DAS VARIAÇÕES

Devemos nossos conhecimentos acerca das variações ao ramo da biologia chamado genética, que se dedica ao estudo da natureza da hereditariedade. Desde que foi fundada em 1900, essa ciência se desenvolveu muito, tornando-se uma das disciplinas mais importantes da biologia, e hoje é

extremamente rica, tanto em observações experimentais quanto em teorias. Os livros didáticos que tratam da genética evolucionista, por exemplo, raras vezes contêm menos de trezentas páginas. Nesta obra, sou forçado a limitar a discussão aos princípios básicos da genética; um tratamento mais detalhado pode ser encontrado em livros especializados, como os de Maynard Smith (1989) e Hartl e Jones (1999). Para iniciantes, o capítulo sobre genética de qualquer livro de biologia, como o de Campbell (1999), pode ser útil, assim como os capítulos mais extensos sobre genética que aparecem em livros sobre a evolução, como os de Futuyma (1998), Ridley (1996) e Strickberger (1996). Felizmente, para conhecer os princípios básicos da genética necessários para compreender a evolução, não é preciso estudar nenhum desses livros a fundo. Em minha opinião, basta conhecer um número relativamente pequeno de princípios básicos, mas eles devem ser bem compreendidos. Os 17 citados a seguir me parecem os mais importantes.

Dezessete princípios da hereditariedade

1. O material genético é constante (“sólido”); não pode ser modificado pelo ambiente nem pelo uso ou desuso do fenótipo. A herança do material genético constante é chamada de *herança sólida*. Os genes não podem ser alterados pelo ambiente. As propriedades adquiridas pelas proteínas do fenótipo não podem ser transmitidas para os ácidos nucleicos das células germinativas. Não existe herança de caracteres adquiridos.
2. O material genético, como foi descoberto por Avery em 1944, consiste em moléculas de (na grande maioria dos seres vivos) DNA (ácido desoxirribonucleico) ou (em alguns vírus) RNA (ácido ribonucleico). Como foi descoberto por Watson e Crick em 1953, a molécula de DNA tem a forma de uma dupla hélice (Fig. 5.1).
3. O DNA contém as informações necessárias para produzir as proteínas que (junto com os lipídios e outras moléculas) constituem o fenótipo de um organismo. O DNA controla a conversão das proteínas em aminoácidos com a ajuda de estruturas e mecanismos celulares.
4. Nos eucariontes, quase todas as moléculas de DNA estão situadas no núcleo das células, organizadas em corpúsculos alongados conhecidos como *cromossomos* (Fig. 5.2). Também existem pequenas quantidades de DNA e RNA em algumas organelas, como as mitocôndrias e os cloroplastos.
5. As células somáticas dos organismos que se reproduzem sexualmente são quase todas *diploides*, ou seja, contêm dois conjuntos homólogos de cromossomos, um herdado do pai e outro da mãe.
6. Os gametas masculino e feminino possuem apenas um conjunto de cromossomos e por isso são chamados de *haploides*. Quando um óvulo é fecundado, a célula resultante (*zigoto*) é diploide, já que os cromossomos do pai e da mãe não se fundem e permanecem separados (veja o princípio 7). É por isso que a hereditariedade mendeliana é chamada de particulada.
7. Quando ocorre a *fecundação* de um óvulo por um espermatozóide, os cromossomos do macho (que contêm os genes paternos) não se fundem ou se misturam com os cromossomos da fêmea (que contêm os genes da mãe). Eles permanecem separados no interior do óvulo fecundado (zigoto). O material genético, portanto, passa inalterado de uma geração para outra, a não ser que ocorra uma mutação (veja o princípio 11).

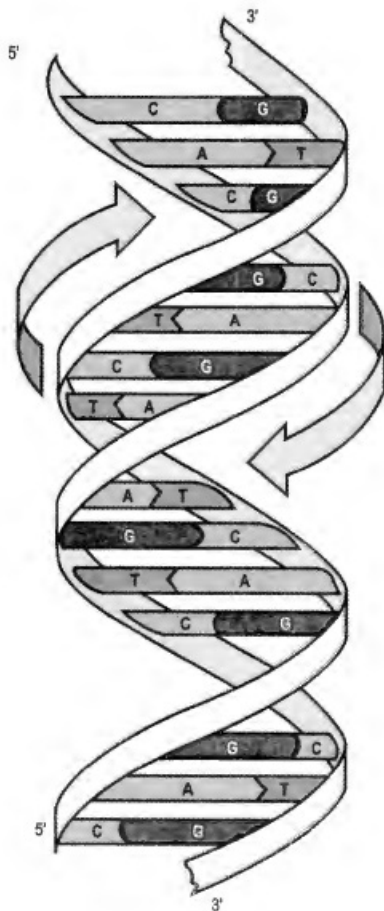


FIGURA 5.1

A famosa dupla hélice de DNA. Os pares de bases, que sempre contêm uma purina e uma pirimidina, são os “degraus” horizontais da escada em espiral. *Fonte:* Futuyma e Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology*, 3ª ed. Sinauer: Sunderland, MA.

8. As características dos organismos são controladas por genes, que estão localizados nos cromossomos.
9. Um gene é uma sequência de pares de bases (nucleotídeos) que codifica um programa com uma função específica.
10. Os núcleos de todas as células do corpo contêm os mesmos genes.
11. Embora os genes em geral sejam constantes de geração para geração, ocasionalmente um gene pode sofrer uma *mutação*, ou seja, assumir uma nova forma. A nova forma (mutante) permanece constante até que uma nova mutação ocorra.
12. O genótipo de um indivíduo é constituído pelo conjunto de todos os seus genes.
13. Cada gene pode existir de várias formas diferentes, conhecidas como alelos. Os alelos são responsáveis pela maior parte das diferenças entre os indivíduos de uma população (veja a Fig. 5.3).
14. As células de um organismo diploide contêm dois exemplares de cada gene, um fornecido pelo pai e outro, pela mãe. Quando os dois genes correspondem ao mesmo alelo, dizemos que o organismo é *homozigoto* em relação a esse gene; quando correspondem a alelos diferentes, dizemos que o organismo é *heterozigoto*.
15. Quando, em um heterozigoto, apenas um dos alelos é expresso no fenótipo, esse alelo é chamado de *dominante*; o outro é chamado de *recessivo*.
16. Os genes têm estruturas complexas, pois são formados por éxons, íntrons e sequências auxiliares (Fig. 5.4).
17. Existem vários tipos de genes, alguns dos quais controlam o funcionamento de outros

genes.

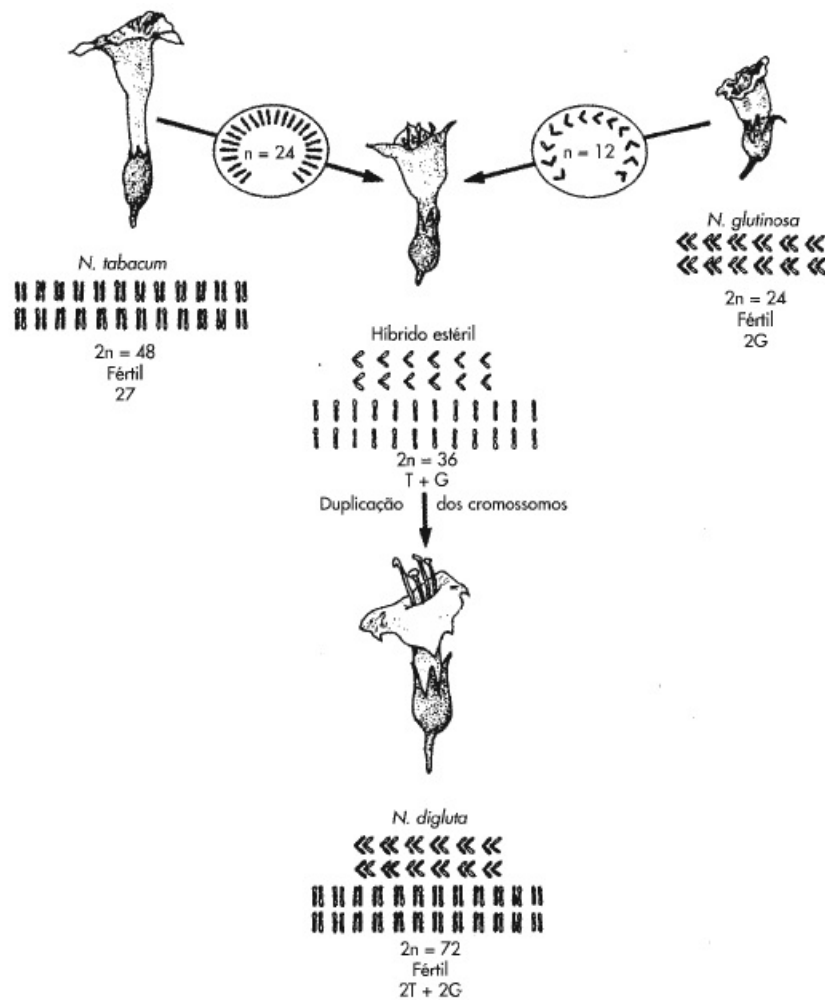


FIGURA 5.2

Origem da poliploidia. O cruzamento de duas espécies diferentes de plantas produz com frequência um híbrido estéril. A duplicação do número de cromossomos pode, em certos cruzamentos, produzir uma espécie alopoliploide fértil com o dobro do número de cromossomos. *Fonte:* Strickberger, Monroe W., *Evolution*, 1990, Jones and Bartlett, Sudbury, MA. Reproduzido com permissão.

Idade dos genes. Talvez a descoberta mais inesperada dos estudos moleculares modernos do genoma tenha sido a de que alguns genes são muito antigos. A sequência de pares de bases é tão conservadora que se verificou que determinado gene dos mamíferos também está presente no genoma da mosca *Drosophila* e do nematódeo *Caenorhabditis*. Na verdade, às vezes é possível encontrar genes semelhantes em animais, plantas e bactérias. Esse fato é particularmente importante no estudo das doenças genéticas. Assim, por exemplo, podemos submeter um rato em que o gene de uma doença humana foi introduzido a vários tipos de medicamentos para testar sua eficácia. Também é importante para os experimentos de engenharia genética. Mesmo nos casos em que essas aplicações práticas não são possíveis, em geral uma comparação do mesmo gene em vários tipos de organismos contribui de maneira significativa para nosso entendimento do funcionamento do gene.

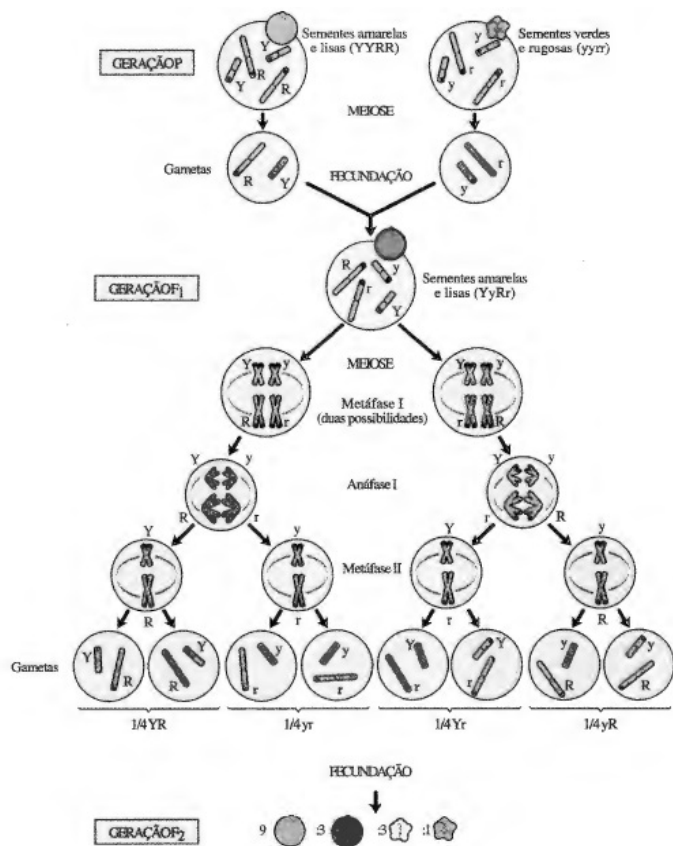


FIGURA 5.3

Um gene pode ter várias versões diferentes, as quais são chamadas de alelos. Em um dos cruzamentos realizados por Mendel, ele usou o gene Y com dois alelos, Y (dominante, sementes amarelas) e y (recessivo, sementes verdes), além do gene R, também com dois alelos, R (dominante, sementes lisas) e r (recessivo, sementes rugosas). Os resultados desses cruzamentos estão indicados na figura. *Fonte:* Figura 15.1, p. 262 de Neil A. Campbell, Jane B. Reece e Lawrence G. Mitchell, *Biology*, 5ª ed. Copyright © 1999 de Benjamin/Cummings, uma marca de Addison Wesley Longman, Inc. Reproduzido com permissão de Pearson Education, Inc.

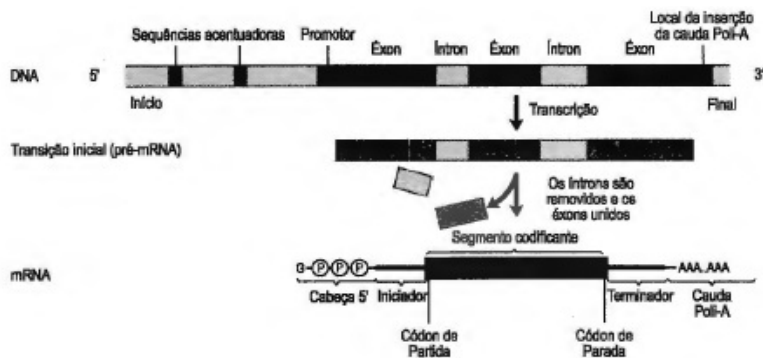


FIGURA 5.4

Estrutura do gene de um eucarionte, com seus éxons, introns e sequências auxiliares. *Fonte:* Futuyma, Douglas J. (1998). *Evolutionary Biology*, 3ª ed. Sinauer: Sunderland, MA.

DISTRIBUIÇÃO DOS GENES EM UMA POPULAÇÃO

De acordo com a equação de Hardy-Weinberg, a distribuição de genes em uma população permaneceria constante de uma geração para a outra se não fossem os processos que levam à perda de genes existentes ou à aquisição de novos genes. Tais processos são responsáveis pela evolução (veja o Quadro 5.3).

Quadro 5.3 – O Princípio de Hardy-Weinberg

Nos primórdios da genética, havia muita discussão a respeito dos fatores responsáveis pela frequência dos alelos em uma população. Em 1908, G. H. Hardy, na Inglaterra, e W. R. Weinberg, na Alemanha, demonstraram matematicamente que as frequências de alelos em uma população permanecem constantes de geração para geração, a não ser que certos processos levem à perda de alguns genes já existentes ou à aquisição de novos genes. Eles expressaram essa conclusão por meio de uma fórmula matemática que é equivalente a uma expressão clássica, a da expansão binomial. Como se trata de uma solução estritamente matemática, o princípio de Hardy-Weinberg não pode ser considerado uma lei *biológica*.

Vamos ilustrar o princípio através de um exemplo. Suponha que um gene seja representado por dois alelos em uma população, A1 e A2. A frequência de A1 é p e a de A2 é q , com $p + q = 1$. As frequências de alelos nos gametas e nos zigotos serão as seguintes:

		Espermatozoides	
		A1 (p)	A2 (q)
Óvulos	A1 (p)	A1A1 (p^2)	A1A2 (pq)
	A2 (q)	A1A2 (pq)	A2A2 (q^2)

As frequências de alelos que aparecem acima, correspondentes aos coeficientes da expansão binomial $(p + q)(p + q) = p^2 + 2pq + q^2$, serão mantidas de geração para geração a menos que exista um ganho ou uma perda de genes (veja o texto).

Sete desses processos são de especial importância para a evolução: seleção, mutação, fluxo gênico, derivação genética, variação dirigida, elementos móveis e acasalamento não aleatório. Trataremos da seleção no Capítulo 6; os outros seis processos serão discutidos a seguir.

Mutação

O uso do termo *mutação* na biologia tem uma história conturbada (Mayr, 1963: 168-178). Antes de 1910, o termo era usado para designar qualquer mudança drástica do tipo, em particular quando a alteração produzia uma nova espécie no mesmo instante. Morgan (1910) restringiu as mutações a mudanças espontâneas do genótipo, mais precisamente a modificações espontâneas em um gene. As mutações gênicas se devem a erros de replicação durante a divisão celular. Embora a replicação das moléculas de DNA durante a divisão celular e a formação de gametas seja um tanto confiável, ocorrem alguns erros de vez em quando. A substituição de um par de bases por outro é chamada de mutação gênica. Existem também mudanças mais drásticas do genótipo, como na poliploidia e em mudanças no arranjo gênico, como as que são observadas nas inversões cromossômicas. Alterações desse tipo, que envolvem vários genes, são chamadas de mutações cromossômicas. Qualquer mudança no mecanismo (RNA mensageiro, ribossomos) que leva do DNA

do gene aos ami- noácidos ou polipeptídios do fenótipo também é considerada uma mutação. As mutações também podem ser causadas pela inserção de elementos transponíveis nos cromossomos. Qualquer mutação que provoque modificações no fenótipo pode ser favorecida ou discriminada negativamente pela seleção natural.

De acordo com o significado para o ponto de vista evolutivo, é possível definir três tipos de mutações: benéficas, neutras e deletérias. Os indivíduos cujos genótipos contêm uma mutação benéfica são favorecidos pela seleção natural. Entretanto, como quase todas as possíveis mutações benéficas concebíveis em uma população em um ambiente estável já foram selecionadas no passado recente, a ocorrência de novas mutações benéficas é muito rara. As mutações que não afetam a adaptabilidade do fenótipo, chamadas de neutras, são muito mais frequentes. O papel que desempenham na evolução será discutido daqui a pouco. Por fim, as mutações deletérias são discriminadas de forma negativa e tendem a ser eliminadas da população. Quando são recessivas, podem sobreviver em indivíduos heterozigotos. Quando resultam na morte do indivíduo antes que ele tenha oportunidade de se reproduzir, são conhecidas como mutações letais. O valor seletivo de um gene varia conforme sua interação com o resto do genótipo.

Embora todos os novos genes sejam produzidos por mutações nas populações naturais, a maioria das variações do fenótipo que ocorrem de modo natural nas populações e são objeto da seleção se deve ao processo de recombinação, que será examinado mais adiante. Antes que o papel da seleção fosse perfeitamente compreendido, muitos evolucionistas acreditavam que algumas mudanças evolutivas se devessem a uma “pressão de mutação”. Tal ideia é falsa. A frequência de um gene em uma população é determinada a longo prazo pela seleção natural e por processos estocásticos, e não pela frequência de mutações.

Fluxo gênico

O acervo genético de qualquer população local de uma dada espécie, a não ser as mais isoladas, é muito afetado pela imigração de genes de outras populações e pela emigração de genes para outras populações. Esse intercâmbio de genes por populações vizinhas é conhecido como *fluxo gênico*, fator de estabilização que impede a divergência de populações apenas parcialmente isoladas e constitui uma das principais razões para a estabilidade de espécies com uma distribuição territorial extensa e para a estase de espécies com populações numerosas. O volume do fluxo gênico varia de uma população para outra e de uma espécie para outra. O fluxo gênico é relativamente pequeno nas espécies sedentárias (filopátricas), enquanto as espécies com grande tendência para se dispersar podem ser quase *panmíticas*.

É importante observar que a tendência para a *dispersão* parece ser bastante variável entre indivíduos da mesma população. Na verdade, pode haver um acentuado polimorfismo em relação a esse aspecto. Certos indivíduos de uma população podem ser muito filo- pátricos, reproduzindo-se nas proximidades do local de nascimento; outros podem se dispersar por distâncias relativamente pequenas; uns poucos indivíduos podem se afastar de maneira considerável (às vezes centenas de quilômetros) do local de nascimento. Estes últimos, naturalmente, são os mais importantes do ponto de vista evolutivo. É provável que a maioria não venha a ser bem-sucedida, por não estarem bem adaptados à sua nova localidade, mas alguns desses colonizadores de longa distância podem estabelecer *populações fundadoras* e descobrir nichos apropriados muito além da região normal de distribuição da espécie.

Algumas espécies são tão bem-sucedidas na tática de dispersão que apresentam uma

distribuição cosmopolita. Isso acontece com espécies que produzem esporos e com animais cujos ovos são espalhados pelo vento, como os tardígrados e determinados crustáceos. Por outro lado, mesmo uma dispersão relativamente pequena é suficiente para impedir a divergência de populações vizinhas. O fluxo gênico é um fator conservador no processo evolutivo.

Derivação genética

A variação aleatória da frequência de genes em uma população devido a flutuações estatísticas (processos estocásticos), conhecida como *derivação gênica*, pode levar à perda de genes. O fenômeno é irrelevante no caso de grandes populações, já que o fluxo gênico logo se encarrega de repor os genes perdidos localmente nas gerações subsequentes. Pequenas populações fundadoras, porém, fora do alcance normal da espécie, podem constituir uma amostra bastante distorcida da distribuição de genes da população original. Isso pode facilitar uma reestruturação do genótipo dessas populações (veja mais adiante).

Variação dirigida

Certos genes (até hoje conhecidos apenas em algumas espécies) afetam a segregação de alelos durante a meiose nos heterozigotos de tal forma que o alelo de um cromossomo parental vai para os gametas em mais da metade dos casos. Caso esse alelo seja responsável por um fenótipo desvantajoso, será discriminado de forma negativa. Apenas em casos raros, uma tal variação dirigida é forte o suficiente para sobrepujar o poder eliminador da seleção natural.

Elementos transponíveis

Os elementos transponíveis (*transposable éléments* - TE) são sequências de DNA (“genes”) que não ocupam sítios fixos em um cromossomo, mas podem deslocar-se para uma nova posição no mesmo cromossomo ou em um cromossomo diferente. Existem vários tipos de TE com efeitos variados. Quando inseridos em um novo sítio, podem causar uma mutação em um gene adjacente. Muitas vezes, produzem sequências curtas de DNA que se replicam frequentemente. Uma dessas sequências, chamada de Alu, é repetida mais de 500 mil vezes nos indivíduos de várias espécies de mamíferos e constitui cerca de 5% do genoma humano. Não se conhece nenhuma contribuição seletiva dos TE para a sobrevivência do indivíduo. Muitas vezes, têm efeitos prejudiciais sobre o fenótipo, mas a seleção natural parece ser incapaz de eliminá-los. Para uma discussão detalhada das manifestações dos elementos transponíveis, consulte um livro de genética.

Acasalamento não aleatório

Em todas as espécies sujeitas à seleção sexual, um dos parceiros pode ter uma predileção por determinado fenótipo do companheiro. Isso leva ao favorecimento não aleatório de certos genótipos.

Alguns casos de *especiação simpátrica* podem ser explicados como produtos do acasalamento não aleatório. Em certos grupos de peixes, em particular os ciclídeos, as fêmeas parecem se acasalar preferencialmente com os machos que ocupam determinado subnicho. Se, por exemplo, em um lago no qual a princípio a espécie A se alimenta tanto na zona bântica como na zona limnética um grupo de fêmeas prefere se acasalar com machos bentônicos, essas fêmeas exercerão

simultaneamente uma seleção de quaisquer sinais visíveis que caracterizem os machos que preferem se alimentar no nicho bêntico. Nesse caso, o acasalamento e a alimentação deixam de ser aleatórios e, pouco a pouco, vão evoluindo duas subpopulações, uma que se alimenta e acasala preferencialmente na zona bêntica e outra que prefere a zona limnética. Com o passar do tempo, essas duas subpopulações podem evoluir até formar duas espécies simpátricas totalmente isoladas. Na maioria dos grupos de peixes, não parece ocorrer esse modo de especiação. O mesmo processo pode levar à especiação simpátrica em insetos que têm predileção por certas plantas hospedeiras, caso o acasalamento ocorra preferencialmente na planta mais frequentada por ambos os parceiros.

REPRODUÇÃO E EVOLUÇÃO UNIPARENTAL

Na evolução darwiniana o sucesso depende da disponibilidade contínua da variação. A maior parte das variações fenotípicas tende a ser gerada pela recombinação sexuada, um processo inventado pelos eucariontes. Entretanto, muitos organismos não se reproduzem sexualmente; eles lançam mão da reprodução uniparental. Como tais organismos conseguem produzir as variações necessárias para se adaptarem às mudanças do ambiente?

Na maioria das formas de reprodução uniparental (“assexuada”), a prole é composta de indivíduos geneticamente idênticos aos indivíduos parentais. Uma linhagem produzida por esse tipo de reprodução é chamada de *clone*. De que forma os clones adquirem variações genéticas? Nos organismos superiores, isso ocorre apenas por meio de mutações. Toda nova mutação dá origem a um novo miniclone. Se a mutação for bem-sucedida, a população do novo clone aumentará e, adquirindo novas mutações, divergirá cada vez mais do clone parental. Por fim, como aconteceu com os rotíferos bdeloides, as diferenças entre os clones mais bem-sucedidos podem se tornar tão grandes quanto as diferenças entre espécies de organismos que se reproduzem sexualmente. Os clones malsucedidos são extintos e é assim que são criadas lacunas entre as “espécies” nos táxons superiores assexuados. Assim que a sexualidade foi “inventada”, a assexualidade se tornou relativamente rara entre os eucariontes. Acima do nível de gênero, existem apenas três táxons superiores de animais que se reproduzem exclusivamente através de clones. A assexualidade estrita é rara nas plantas mas comum em alguns grupos de fungos.

Os procariontes se reproduzem de forma assexuada. As variações genéticas deles ocorrem graças a mutações e à transferência unilateral de genes para outros clones. Todos os indivíduos procariontes são, por assim dizer, do mesmo sexo. Por outro lado, a reprodução sexuada é hoje em dia o modo de reprodução quase universal dos eucariontes. Os casos de reprodução uniparental nos animais e plantas superiores são, obviamente, uma condição secundária, estão em geral restritos a uma única espécie de um gênero ou a um gênero isolado; existem apenas alguns casos de famílias inteiras de animais partenogênicos (veja mais adiante). É um tanto óbvio que, nos animais, a reprodução uniparental foi inventada repetidas vezes, mas os clones assexuados sempre se extinguíram após um tempo relativamente curto.

Reprodução sexual e assexual

O que podemos deduzir do fato de a reprodução assexuada entre os eucariontes ser relativamente rara? Podemos concluir que nos casos em que é observada nos organismos superiores, a reprodução uniparental nos eucariontes não é uma condição primitiva, mas derivada. Em outras palavras, ela evoluiu de maneira independente em grupos não aparentados, mas as linhagens que a

adotaram logo se extinguiram. Seja qual for a vantagem da reprodução sexuada, o fato de existir uma vantagem é indicado claramente pelos fracassos repetidos da assexualidade.

A primeira vista, a reprodução assexuada parece muito mais eficiente do que a sexuada. Imagine uma população com dois tipos de fêmeas, ambas dando origem a cem descendentes, dos quais dois sobrevivem. As fêmeas A se reproduzem sexualmente e dão origem a cinquenta machos e cinquenta fêmeas; as fêmeas B se reproduzem de forma assexuada e dão origem a cem fêmeas. Um cálculo muito simples mostra que, em pouco tempo, a população seria constituída quase que exclusivamente de fêmeas do tipo B.

Uma fêmea capaz de produzir óvulos férteis sem a participação do macho (isto é, por partenogênese) não “gasta” nenhum gameta na produção de machos e, portanto, é duas vezes mais fértil do que uma fêmea que se reproduz de forma sexuada e por isso precisa produzir dois tipos de gametas. Por que, então, a seleção natural não favorece a partenogênese?

Desde a década de 1880 que os evolucionistas vêm discutindo qual é a principal vantagem da reprodução sexual do ponto de vista evolutivo, mas até hoje não chegaram a uma conclusão. Como costuma ocorrer nesse tipo de controvérsia, a soma de uma pluralidade de respostas pode representar a melhor solução. Em outras palavras, a reprodução sexuada pode apresentar várias pequenas vantagens que, combinadas, sobrepujam a aparente vantagem numérica da assexualidade. Primeiramente, é preciso conhecer muito bem todo o processo de reprodução sexuada para poder entender por que a sexualidade, apesar da redução da fertilidade que ela implica, é mais bem-sucedida a longo prazo do que a reprodução assexuada.

MEIOSE E RECOMBINAÇÃO

Foram necessários mais de cem anos de estudos para compreender perfeitamente o processo de reprodução sexual e o seu significado. Darwin passou a vida procurando a fonte das variações genéticas. Para ter sucesso, precisaria conhecer o processo de formação dos gametas e a diferença entre genótipo e fenótipo, e o papel desses na seleção natural, além de compreender a variação populacional.

August Weismann e um grupo de citologistas encontraram a resposta. Eles demonstraram que, na reprodução sexuada, a formação dos gametas é precedida por duas divisões celulares especiais (veja o Quadro 5.4). Durante a primeira divisão, os cromossomos homólogos do pai e da mãe se emparelham e podem se partir em um ou mais lugares. Os cromossomos partidos trocam pedaços entre si, tornando-se assim uma mistura de pedaços de cromossomos paternos e maternos. O processo é conhecido como *crossing-over*. Cada novo cromossomo é uma combinação inteiramente nova dos genes maternos e paternos. Na segunda divisão celular que precede a formação dos gametas, os cromossomos *não se dividem*, mas um cromossomo em cada par de cromossomos homólogos vai aleatoriamente para uma das células-filhas e o outro cromossomo do par vai para a outra célula-filha. Em consequência dessa “divisão reducional”, o número “haploide” de cromossomos em cada gameta é metade do número “diploide” de cromossomos no zigoto produzido quando um óvulo é fecundado. Essa sequência de duas divisões celulares que precede a formação dos gametas é chamada de *meiose*.

Quadro 5.4 – Meiose

Meiose é o nome que recebem as duas divisões celulares consecutivas que precedem a formação dos gametas. Na primeira divisão, os cromossomos homólogos do pai e da mãe se emparelham e podem se partir em um ou mais lugares. Os cromossomos partidos trocam pedaços entre si, tornando-se uma mistura de pedaços de cromossomos paternos e maternos em um processo chamado de *recombinação*. Na segunda divisão, os cromossomos homólogos migram aleatoriamente para polos opostos da célula, produzindo conjuntos de cromossomos totalmente novos. Assim, em dois passos consecutivos, os genótipos do pai e da mãe são misturados por meio da recombinação e da migração de cromossomos homólogos para polos opostos da célula.

Os gametas (espermatozoides e óvulos) produzidos durante a meiose são haploides, mas a diploidia é restaurada pela fecundação. Para detalhes a respeito desse complexo processo, consulte um livro de biologia.

Dois processos que ocorrem durante a meiose contribuem para uma drástica *recombinação* dos genótipos parentais: (1) o *crossing-over* que ocorre durante a primeira divisão celular; (2) o movimento aleatório de cromossomos homólogos para diferentes células-filhas (gametas) durante a segunda divisão reducional. O resultado é a produção de combinações totalmente novas de genes parentais, ou seja, de novos genótipos. Estes, por sua vez, dão origem a novos fenótipos, sobre os quais pode atuar o processo de seleção natural.

Independentemente de quais sejam as vantagens seletivas da reprodução sexuada, esta de fato é vantajosa nos animais, o que é claramente demonstrado pelo fracasso de todas as tentativas de voltar à assexualidade. A assexualidade obrigatória não é encontrada nas plantas superiores, mas a agamospermia, a produção de sementes sem que haja fecundação, é relativamente comum (Grant, 1981). A reprodução uniparental, porém, é mais frequente do que a reprodução sexuada em certos protistas, fungos e em alguns grupos de plantas não vasculares. Além disso, é o modo exclusivo de reprodução dos procariontes, nos quais a variação genética resulta principalmente da transferência direcional de genes.

POR QUE A PRODUÇÃO DE GENÓTIPOS MUITO VARIÁVEIS É TÃO FAVORECIDA PELA SELEÇÃO NATURAL?

A reprodução assexuada ocasional é encontrada em muitas classes do reino animal (mas não entre as aves e os mamíferos). Em quase todos os casos, está restrita a uma única espécie em um gênero predominantemente sexuado ou a um gênero assexuado. Apenas três táxons superiores de animais (acima do nível de gênero) consistem com exclusividade em clones que se reproduzem de forma uniparental (rotíferos bdelloides e alguns ostracódios e ácaros). É óbvio que essas espécies tentaram ser mais “eficientes” abandonando a sexualidade, mas os clones assexuados tendem a se extinguir com o tempo.

Há mais de um século que os evolucionistas vêm especulando a respeito das vantagens da sexualidade, mas até agora não se chegou a uma unanimidade. É óbvio que, quando uma população se depara com uma situação muito adversa, quanto maior for sua diversidade genética, maior a probabilidade de que alguns indivíduos estejam bem equipados para enfrentar os desafios do ambiente, em flagrante contraste com um clone uniforme ou com um grupo de clones aparentados entre si.

Um número considerável de hipóteses tem sido proposto para o mecanismo por meio do qual

a sexualidade (recombinação) é favorecida pela seleção natural. Todas têm em comum a maior taxa de sobrevivência de mutações benéficas e a eliminação mais rápida de mutações deletérias entre as populações sexuadas. Uma espécie pode sobreviver a uma nova doença, por exemplo, se alguns indivíduos possuírem um genótipo que os torna imunes. O genótipo, que é constituído por ácidos nucleicos, não está exposto diretamente à seleção natural, mas durante o desenvolvimento do óvulo fecundado é traduzido em proteínas e outros componentes do fenótipo (veja o Capítulo 6). O fenótipo é o resultado da interação do ambiente com o genótipo.

O processo de reprodução sexuada submete um número muito maior de fenótipos à seleção natural do que as mutações ou qualquer outro processo. Essa capacidade de produzir muitas variações parece ser a principal vantagem seletiva da reprodução sexuada (veja a seção especial “The Evolution of Sex”, *Science* 281 [1988]: 1979-2008). E a capacidade de recombinação que proporciona à reprodução sexuada sua importância evolutiva.

Recombinação

Um membro de uma população de uma espécie que se reproduz sexualmente se acasala com outro membro da população e os dois produzem em sua prole combinações inteiramente novas dos genes parentais. A expressão “pool genético”, usada para designar o conjunto de genes presentes em uma população, talvez não seja a mais apropriada. Os genes não existem independentemente em um “reservatório” (pool), estão dispostos de forma linear nos cromossomos. Um indivíduo de uma espécie diploide que se reproduz sexualmente possui em cada uma de suas células um conjunto haploide de cromossomos paternos e outro de cromossomos maternos. Essa é a teoria de Sutton-Boveri, formulada na virada do século XX e confirmada, anos mais tarde, por T. H. Morgan. E a esta combinação diploide do material genético que damos o nome de genótipo. Cada indivíduo é uma combinação única dos dois conjuntos de genes parentais, e é o fenótipo, o produto do genótipo (o conjunto de genes), que em geral é objeto da seleção natural. A recombinação é a maior fonte de variação fenotípica disponível em uma população para a ação efetiva da seleção natural.

Transferência lateral

Como os procariontes se reproduzem de maneira assexuada, não podem usar o mecanismo da recombinação para manter a variabilidade genética. Nas bactérias, porém, a variabilidade é assegurada por um processo conhecido como transferência lateral unidirecional, em que uma bactéria se une a outra e transfere para ela parte de seus genes. Ainda não se sabe muito a respeito dos tipos de genes que são transferidos nesse processo. É provável que a transferência se limite a certas classes de genes, já que os tipos principais de bactérias, como as gram-negativas, as gram-positivas e as cianobactérias, não se fundem por este processo. Até mesmo as arqueobactérias trocam genes com outras famílias de bactérias.

O que aconteceu com a transferência lateral depois que surgiu a reprodução sexuada? Até a década de 1940, supunha-se que o processo tivesse sido abandonado nos organismos que se reproduziam sexualmente. Entretanto, Barbara McClintock descobriu, no milho, os transposons, genes que se movem de uma posição em um cromossomo para outra posição em outro cromossomo. Essa descoberta é tão recente e inesperada, que ainda não se sabe se o fenômeno é comum. Existem também entidades compostas de ácido nucleico (os plasmídeos, por exemplo) que não fazem parte dos cromossomos. Esses elementos genéticos são de particular importância nos procariontes.

Contanto que afetem o fenótipo, estão tão sujeitos à seleção natural quanto os genes dos cromossomos.

A genética fisiológica, ou do desenvolvimento, é a disciplina que estuda como o fenótipo é produzido pela ação dos genes. A princípio, os estudiosos adotaram a hipótese mais simples, a de que cada gene atuaria independentemente de todos os outros e produziria apenas um efeito. Os estudos, porém, mostraram que a situação é muito mais complexa. Na verdade, os genes interagem a toda hora. Além disso, muitos genes podem afetar vários aspectos do fenótipo ao mesmo tempo. Esses genes são chamados de *pleiotrópicos*. A pleiotropia aparece claramente no caso de genes mutantes responsáveis por doenças (genes deletérios) como a anemia falciforme (veja o Quadro 6.3 e a Fig. 6.2) e a fibrose cística. Nestes casos, a mutação afeta alguma atividade básica dos tecidos que se manifesta em vários órgãos do corpo. Por outro lado, um aspecto particular do fenótipo pode ser afetado por vários genes diferentes. Esse tipo de herança é chamado de herança *poligênica*. A pleiotropia e a poligenia contribuem para a coesão do genótipo; as interações múltiplas entre os genes são conhecidas pelo nome genérico de *epistasia*.

Essas interações entre os genes estão entre os aspectos menos conhecidos do genótipo. Elas voltarão a ser mencionadas em capítulos posteriores, quando discutirmos fenômenos como a estase evolutiva, os surtos de mudança evolutivas e a evolução em mosaico. A chamada “coesão do genótipo” constitui um dos aspectos dessas interações. O estudo da estrutura do genótipo é uma das tarefas mais difíceis que a biologia evolutiva terá que enfrentar no futuro.

O tamanho do genoma

Se a produção de novos genes acompanhasse o avanço evolutivo, deveríamos esperar que os organismos que ocupam as posições mais elevadas na árvore filogenética possuíssem os maiores genomas. Até certo ponto, isso é verdade. O tamanho de um genoma é medido pelo número de pares de bases, embora, por motivos de ordem prática, a unidade usada seja a megabase (1.000 pares de bases), representada pelo símbolo Mb. O genoma humano contém cerca de 3.500 Mb; uma bactéria pode ter apenas 4 Mb. As salamandras e os peixes pulmonados apresentam um genoma especialmente grande. Entre as plantas também é observada uma grande variação no tamanho dos genomas.

Quadro 5.5 – DNA não codificante

Grande porcentagem do DNA presente nos cromossomos não desempenha uma função óbvia como especificar a ordem de aminoácidos em uma proteína ou a ordem das bases em uma molécula de RNA. Este DNA, conhecido, talvez incorretamente, como “lixo genético”, constitui cerca de 97% do DNA presente nos cromossomos humanos. Essa parte de nosso genoma inclui íntrons, sequências repetitivas, como microssatélites de DNA, e vários tipos de “elementos dispersos”, como as sequências Alu. A maioria dos darwinianos acredita que esse DNA aparentemente supérfluo teria sido eliminado há muito tempo pela seleção natural se não tivesse alguma função ainda desconhecida. Na verdade, os íntrons têm uma função, a de manter os éxons separados antes que um gene seja ativado (ou seja, antes que o DNA seja usado como matriz para a produção de uma molécula de RNA mensageiro, que por sua vez é usada para especificar a ordem dos aminoácidos em uma proteína). A parte da molécula de RNA codificada pelos íntrons é removida antes que a montagem da proteína seja iniciada. Os íntrons também contêm elementos reguladores (sequências de DNA que são usadas para ativar e desativar genes) e talvez contribuam para aumentar a complexidade genética dos eucariontes ao oferecer a possibilidade de agrupar de diferentes formas o RNA correspondente aos éxons, dando origem a diferentes proteínas.

Como explicar uma variação tão grande no número de bases e, em particular, a existência de diferenças significativas no tamanho do genoma de espécies próximas? A resposta está no fato de

existirem dois tipos de DNA, o que participa do desenvolvimento do organismo (genes codificantes) e o que não participa (DNA não codificante) (veja o Quadro 5.5). As diferenças de tamanho entre os genomas de espécies próximas se devem principalmente à maior ou menor quantidade de DNA não codificante, com frequência chamado de “lixo genético”. O DNA não codificante é produzido e multiplicado por meio de vários mecanismos, muitos dos quais associados à existência de elementos transponíveis. Existem também mecanismos pelos quais o lixo é eliminado; a eficiência dos processos de eliminação do lixo genético varia de uma espécie para outra. A pesquisa dos fatores que controlam o tamanho do genoma está apenas começando.

A ORIGEM DE NOVOS GENES

Uma bactéria possui cerca de 1.000 genes; o homem tem talvez 30 mil genes funcionais. De onde vieram todos esses novos genes? Eles se originam por duplicação; o gene duplicado é inserido enfileirado no genoma, próximo ao gene irmão.

Esse novo gene é chamado de *gene parálogo*. A princípio, o novo gene exerce a mesma função do gene que lhe deu origem. Como, porém, ambos sofrem mutações de forma independente, o novo gene pode assumir novas funções. Ao mesmo tempo, o gene original também está mudando; o novo gene e seus descendentes são chamados de *genes ortólogos*. Nos estudos de homologia, apenas os genes ortólogos podem ser comparados.

Acréscimos ao genoma ocorrem não só pela duplicação de genes isolados, mas pela duplicação de grupos de genes, de cromossomos inteiros ou mesmo de grupos completos de cromossomos. Assim, por exemplo, um mecanismo especial, envolvendo os cinetócoros, pode levar à duplicação de conjuntos de cromossomos em certas ordens de mamíferos, o que faz com que tais ordens possuam números variáveis de cromossomos. A transferência lateral é outra forma de aumentar o genoma.

Tipos de genes

Os biólogos moleculares descobriram que existem vários tipos de genes. Alguns são diretamente responsáveis (através de enzimas) pela produção de material orgânico, enquanto outros controlam a atividade do material que produz genes. Nenhuma mutação em 8 mil dos 12 mil genes da *Drosophila* parece ter qualquer efeito sobre o fenótipo. As mudanças nesses genes estão ligadas à chamada evolução neutra (veja mais adiante).

Os genes que não codificam proteínas foram considerados por muito tempo uma espécie de “lixo genético”. Entretanto, podem desempenhar papel importante na regulação dos genes. A explicação da função do DNA não codificante pode representar a solução de algumas questões em aberto a respeito da estrutura do genótipo. Existem vários tipos de material genético não codificante, como íntrons, pseudogenes e DNA altamente repetitivo (Li, 1997). Ao menos uma parcela do DNA não codificante tem uma função conhecida: os íntrons mantêm os éxons separados. O que é particularmente difícil de entender é a grande quantidade de DNA não codificante. De acordo com algumas estimativas, 95% do DNA humano não passa de “lixo”. Um darwinista tem dificuldade para explicar por que todo esse DNA aparentemente inútil ainda não foi eliminado pela seleção natural. Afinal de contas, o organismo consome recursos valiosos para produzi-lo.

Genes reguladores

Todos os animais conhecidos podem ser enquadrados em alguns designs básicos: radialmente simétrico, bilateralmente simétrico, segmentado (metamérico) e subdivisões características desses padrões básicos. Os grandes morfologistas alemães chamaram cada uma dessas formas de *Bauplan*, expressão que foi incorretamente traduzida como “plano corporal”. Em alemão, a sílaba *plan* neste caso significa “mapa” ou “planta”, e não algo que tenha sido planejado. Não se trata em absoluto de um conceito metafísico.

Até bem pouco tempo atrás, não se sabia de que forma um conjunto de genes é capaz de determinar, durante o desenvolvimento de um zigoto, que parte da massa inicial de células se tornará a extremidade anterior ou a extremidade posterior do embrião, que parte se tornará o lado dorsal e qual se tornará o lado ventral e, no caso dos organismos metaméricos, quais serão os segmentos dotados de apêndices. Hoje, porém, a genética do desenvolvimento já obteve algumas respostas. Além dos genes “estruturais”, que produzem o substrato, existem genes reguladores que produzem proteínas capazes de indicar as partes dianteira ou traseira, ventral ou dorsal etc. (genes *Hox*), ou para orientar o desenvolvimento de órgãos especiais, como o olho (gene *pax*). As esponjas dispõem de um único gene *Hox*, os artrópodes têm oito e os mamíferos contam com quatro conjuntos *Hox* de 38 genes. Os camundongos e as moscas compartilham seis genes *Hox*, os que provavelmente também deviam estar presentes no ancestral comum dos protostômios e dos deuterostômios (veja o Quadro 5.6).

Tudo indica que os sistemas reguladores básicos são muito antigos e foram mais tarde cooptados para exercer outras funções (Erwin et al., 1997). Os genes especializados no controle do desenvolvimento são quase que imunes aos efeitos de outros genes e permitem o desenvolvimento independente de diferentes partes e estruturas do embrião. Assim, por exemplo, a formação das asas de um morcego não afeta de modo significativo a formação de outras estruturas. Isso explica por que a chamada evolução em mosaico é um fenômeno tão disseminado.

A NATUREZA DAS VARIAÇÕES

Na época de Darwin, ainda não se conhecia a natureza das variações nas populações; isso só se tornou possível graças aos conhecimentos adquiridos no fim do século XIX e durante o século XX. O que Darwin sabia como naturalista, taxonomista e estudioso das populações naturais era que as variações nas populações naturais pareciam ser inesgotáveis. E é isso que torna possível o processo de seleção natural nos organismos, ao menos nas espécies de animais e plantas que se reproduzem sexualmente. As características visíveis de um organismo - o seu fenótipo - se originam das informações fornecidas durante o desenvolvimento dos genes e da interação do genótipo com o ambiente.

Quadro 5.6 – Os genes *Hox*

Tanto os biólogos que estudam o desenvolvimento dos organismos quanto os que se interessam pela evolução das espécies procuram compreender melhor a evolução da complexidade e a origem das novidades morfológicas analisando os padrões de expressão dos genes *Hox* durante a ontogenia. Acredita-se que esses genes desempenhem um papel primordial na especificação da identidade das diferentes regiões no embrião que está se formando. Os genes *Hox* estão dispostos em aglomerados genômicos e codificam uma classe de fatores de transcrição (genes que controlam a expressão de outros genes); além disso, o que é muito importante, são expressos de forma sequencial, tanto do ponto de vista espacial como do ponto de vista temporal. Os genes situados na parte anterior do aglomerado *Hox* são expressos mais cedo e na parte anterior do embrião, enquanto os genes situados na parte posterior são expressos mais tarde e na parte posterior do embrião.

Alguns pesquisadores acreditam que o aumento da complexidade dos planos corporais durante a evolução esteja relacionado diretamente ao aumento da complexidade dos complexos de genes *Hox*. Os invertebrados dispõem de apenas um aglomerado de genes *Hox* e é provável que o ancestral comum de todos os cordados dispusesse de um único conjunto de 13 genes *Hox*. Durante a evolução dos cordados, a partir de cefalocordados relativamente simples e de segmentados como o *Amphioxus*, até organismos mais complexos como os camundongos e o homem, que possuem quatro complexos de genes *Hox*, o único aglomerado ancestral provavelmente foi duplicado duas vezes, o que resultou em quatro aglomerados, com um total de 52 genes *Hox*. Mais tarde, diferentes genes desses aglomerados foram perdidos em linhagens distintas, mas os camundongos e os humanos possuem o mesmo conjunto de 39 genes *Hox*, distribuídos em quatro aglomerados. Nenhum deles contém o conjunto original de 13 genes e cada um possui uma combinação diferente de genes.

Acredita-se que as variações no tipo e na expressão dos genes *Hox* sejam, ao menos em parte, responsáveis pelos diferentes planos corporais que distinguem os filós animais. Curiosamente, as funções de muitos genes *Hox* foram muito bem conservadas durante a evolução, a tal ponto que, por exemplo, certos genes *Hox* do *Amphioxus* podem substituir com sucesso genes homólogos em embriões de camundongo. Ainda não se sabe se os novos planos corporais surgiram graças a ou apesar de os aglomerados de genes *Hox* apresentarem uma arquitetura conservadora ao extremo e suas funções terem sido mantidas durante a evolução.

O impacto da revolução molecular

Embora os princípios básicos da hereditariedade tenham sido descobertos entre 1900 e a década de 1930, o entendimento pleno da natureza dela teve que esperar pelo advento da revolução molecular. Tudo começou em 1944 (Avery et al), com a descoberta de que as moléculas responsáveis pela hereditariedade não são proteínas e sim ácidos nucleicos. Em 1953, Watson e Crick elucidaram a estrutura do DNA; depois disso, as grandes descobertas se sucederam com rapidez, culminando com a descoberta do código genético por Nirenberg em 1961 (Kay, 2000). Finalmente os cientistas passaram a conhecer todos os passos na tradução das informações genéticas em um organismo em desenvolvimento. Curiosamente os conceitos básicos darwinianos de variação e seleção permaneceram exatamente os mesmos. Nem mesmo a substituição das proteínas pelos ácidos nucleicos como portadores das informações genéticas implicou alguma mudança na teoria da evolução. Pelo contrário: o conhecimento da natureza das variações genéticas só contribuiu para fortalecer o darwinismo, pois confirmou a observação dos geneticistas de que a herança dos caracteres adquiridos é impossível.

A maior contribuição da biologia molecular para a biologia evolutiva foi a criação do campo

da genética do desenvolvimento. A biologia do desenvolvimento, que durante tanto tempo resistira à síntese evolucionista, adotou o pensamento darwiniano e passou a analisar o papel funcional do genótipo. Isso levou à descoberta dos genes reguladores (*hox*, *pax* etc.) e assim ampliou bastante nossos conhecimentos acerca dos aspectos evolutivos do desenvolvimento.

A biologia evolutiva do desenvolvimento

Uma das descobertas mais importantes da genética molecular foi a de que alguns genes são muito antigos. Isso significa que o mesmo gene (ou seja, praticamente a mesma sequência de pares de bases) é encontrado em organismos muito distantes do ponto de vista de evolução, como a *Drosophila* e os mamíferos. Uma segunda descoberta foi a de que certos genes, com frequência chamados de genes reguladores, controlam processos básicos do desenvolvimento, como a determinação de anterior *versus* posterior ou de dorsal *versus* ventral. Essas descobertas ajudaram a esclarecer não só alguns detalhes até então enigmáticos do processo de desenvolvimento, mas também a causação de eventos fundamentais (pontos de ramificação) na filogenia.

No passado, os cientistas supunham que um dado gene tinha o mesmo efeito sobre o fenótipo, qualquer que fosse o animal a que pertencesse; hoje, porém, sabemos que isso nem sempre é verdade. O mesmo gene pode se expressar de forma diferente nos anelídeos (poliquetas) e nos artrópodes (crustáceos). E como se a seleção natural fosse capaz de recrutar genes já existentes para executar novas funções.

As pesquisas morfológicas e filogenéticas revelavam que os órgãos fotorreceptores (olhos) haviam surgido de forma independente pelo menos quarenta vezes durante a evolução dos animais. Um geneticista do desenvolvimento descobriu, porém, que todos os animais com olhos dispõem do mesmo gene regulador, *Pax 6*, que organiza a formação do olho. Assim, concluiu-se a princípio que todos os olhos descendessem de um único olho ancestral com o gene *Pax 6*. Acontece que o mesmo geneticista também encontrou o gene *Pax 6* em animais sem olhos, o que o levou a propor que descendiam de animais com olhos. Entretanto, as pesquisas mostraram que essa hipótese era muito improvável e portanto devia haver outra explicação para a existência do *Pax 6* em tantas espécies. Hoje se acredita que, mesmo antes do aparecimento dos olhos, o *Pax 6* tinha uma função importante, ainda desconhecida, nos organismos primitivos desprovidos desses órgãos e mais tarde assumiu o papel de organizador do desenvolvimento dos olhos.

CONCLUSÕES

Vimos neste capítulo que Darwin, ao fazer das biopopulações o alicerce de sua teorização evolutiva, no lugar dos tipos platônicos, encontrou uma nova solução para o problema da evolução. Ele postulou que a inesgotável variabilidade genética das populações, associada à seleção (eliminação), seria a chave para o entendimento da mudança evolutiva. Para compreendermos esses dois processos em detalhes, precisamos conhecer os mecanismos de hereditariedade; boa parte deste capítulo foi dedicada a explicar a origem das variações em termos genéticos. O material genético é constante e não permite uma herança de caracteres adquiridos. O genótipo, ao interagir com o ambiente, produz o fenótipo durante o desenvolvimento. O pool gênico é constantemente renovado por mutações; contudo, as variações dos fenótipos que tornam possível a seleção natural são produzidas pela recombinação que ocorre durante a meiose, um processo de reestruturação e rearranjo dos cromossomos.

CAPÍTULO 6 - SELEÇÃO NATURAL

Como vimos nos capítulos anteriores, só na década de 1930 os evolucionistas reconheceram que nenhuma das explicações da evolução baseadas no essencialismo era válida. Curiosamente a explicação correta havia sido encontrada por Darwin em 1838, ou seja, quase 100 anos antes, e publicada apenas em 1858/1859. A grande novidade da teoria de Darwin e Wallace estava no fato de se basear no pensamento populacional, e não no essencialismo. Como o essencialismo era a filosofia dominante na época, foram necessárias várias gerações para que a teoria da seleção natural fosse aceita de forma universal. Uma vez adotado, porém, o pensamento populacional apresentava uma lógica irrepreensível.

A *seleção natural*, na forma proposta por Darwin e Wallace, era uma teoria ousada e original. Calcava-se em cinco observações (fatos) e três inferências (veja o Quadro 6.1). Quando nos referimos a populações nas discussões sobre seleção natural, em geral estamos pensando em espécies que se reproduzem sexualmente, mas ela também ocorre entre os clones de organismos assexuados.

A teoria da seleção natural proposta por Darwin e Wallace se tornou a base da interpretação moderna da evolução. Trata-se de um conceito de fato revolucionário, que jamais havia sido proposto por nenhum filósofo e foi citado de passagem por apenas dois dos contemporâneos de Darwin (William Charles Wells e P. Matthews). Mesmo hoje em dia, as pessoas têm dificuldade de entender como a seleção natural funciona, embora, à luz do pensamento populacional, a ideia possa ser considerada um tanto simples. Contudo, como o conceito encontrou grande resistência por parte de tradições e ideologias há muito estabelecidas, a noção de seleção natural como único fator direcionador da evolução foi aceita por poucos de 1859 até a década de 1930.

Quadro 6.1 – O modelo de Darwin para a seleção natural

Fato nº 1: as populações são tão fecundas que tendem a aumentar exponencialmente na ausência de restrições. (Fonte: Paley e Malthus)

Fato nº 2: o tamanho de uma população, exceto por flutuações sazonais, tende a permanecer estável (estabilidade a longo prazo). (Fonte: observação universal)

Fato nº 3: os recursos disponíveis para uma espécie são limitados. (Fonte: observação, reforçada por Malthus)

Inferência nº 1: existe uma intensa competição (luta pela sobrevivência) entre os membros de uma espécie. (Fonte: Malthus)

Fato nº 4: não existem dois indivíduos iguais em uma população (pensamento populacional). (Fonte: criadores de animais e taxonomistas)

Inferência nº 2: não há dois indivíduos em uma população com a mesma probabilidade de sobrevivência (seleção natural). (Fonte: Darwin)

Fato nº 5: muitas das diferenças entre os indivíduos de uma população são hereditárias. (Fonte: criadores de animais)

Inferência nº 3: quando uma população é submetida durante muitas gerações à seleção natural, o resultado é a evolução. (Fonte: Darwin)

Para entender melhor a dificuldade que algumas pessoas encontram para compreender a seleção natural, devemos examinar o processo mais de perto. Podemos começar com algumas perguntas darwinianas. O que acontece com uma população com o passar do tempo? Quais são as

mudanças sofridas por uma população de uma geração para a seguinte? O que causa essas mudanças e como elas afetam as populações de uma espécie?

POPULAÇÕES

Onde quer que uma espécie ocorra, ela é representada por populações locais. A composição genética delas está sempre mudando, em consequência do acaso e da seleção natural. Quando o hábitat é contínuo, a composição genética de populações vizinhas tende a se uniformizar. Porém, os hábitats favoráveis são muitas vezes descontínuos, o que resulta em uma distribuição irregular das populações. Lacunas ainda maiores são causadas por barreiras geográficas como montanhas, rios e desertos, que inibem a dispersão. Nos limites extremos da região ocupada por uma espécie, as populações com frequência estão isoladas.

O estudo das populações é muito importante para o conhecimento da evolução, já que todas as formas de evolução, e em particular a seleção natural, se dão em biopopulações. Assim, tudo que diz respeito às populações interessa aos evolucionistas. Uma população local, também conhecida como *deme*, pode ser definida como uma comunidade de indivíduos de uma espécie, potencialmente capazes de intercruzamento, situados em determinada localidade.

Como vimos, o conceito de seleção natural se baseia na observação da natureza. Toda espécie produz um número muito maior de indivíduos do que o ambiente é capaz de sustentar. Todos os indivíduos são diferentes uns dos outros do ponto de vista genético e são expostos aos perigos do mundo. E a maioria esmagadora morre antes de conseguir se reproduzir. Apenas uns poucos, em média dois filhos por casal, sobrevivem e se reproduzem. Esses vencedores não são uma amostra da população colhida ao acaso; possuem alguns atributos que tornam mais provável sua sobrevivência.

A SELEÇÃO NATURAL É NA VERDADE UM PROCESSO DE ELIMINAÇÃO

A conclusão de que a sobrevivência de alguns indivíduos de uma população é estabelecida por um processo de seleção leva à seguinte pergunta: quem faz esta seleção? No caso da seleção artificial, os responsáveis são os criadores de animais e plantas, que escolhem certos indivíduos superiores para servirem de matrizes para a geração seguinte. Na seleção natural, contudo, não existe nenhum agente desse tipo. O que Darwin chamou de seleção natural é, na verdade, um processo de eliminação. Os genitores da geração seguinte serão os indivíduos que sobreviverem por sorte ou por possuírem características que os tornam bem adaptados às condições ambientais vigentes; todos os outros membros daquela mesma prole são eliminados pelo processo de seleção natural.

Ao afirmar que a seleção natural não era mais do que “a sobrevivência dos mais aptos”, Herbert Spencer estava absolutamente certo. A seleção natural é um processo de eliminação; o próprio Darwin usou a interpretação de Spencer em obras posteriores. Alguns oponentes afirmaram que Darwin estava usando uma tautologia, já que os “mais aptos” seriam definidos exatamente como os que sobreviviam, mas não é bem assim. A sobrevivência não é uma propriedade de um organismo, mas apenas uma indicação de que o organismo possui certos atributos favoráveis à sobrevivência. Ser apto significa possuir certas propriedades que aumentam a probabilidade de que o indivíduo sobreviva. Essa interpretação também pode ser aplicada à noção de “sobrevivência não aleatória” como definição da seleção natural. Nem todos os indivíduos têm uma probabilidade igual de sobreviver, já que as propriedades que tornam a sobrevivência mais provável estão distribuídas de forma desigual pela população.

Será que a seleção e a eliminação possuem efeitos diferentes sobre a evolução? Ao que parece, essa questão nunca foi levantada na literatura evolucionista. Um processo de seleção teria um objetivo concreto, a determinação do “melhor” fenótipo, dos indivíduos “mais aptos”. Apenas alguns poucos indivíduos em cada geração estariam qualificados e sobreviveriam ao processo de seleção. Essa pequena amostra conseguiria preservar somente uma pequena fração da variabilidade total da população. Tal seleção de sobrevivência seria altamente restringida.

Por outro lado, a simples eliminação dos indivíduos menos aptos permitiria a sobrevivência de um número muito maior de indivíduos, os quais não apresentariam qualquer deficiência óbvia em sua adaptabilidade. Essa amostra maior proporciona, entre outras coisas, a diversidade genética necessária para o exercício da seleção sexual. Isso também explica por que a sobrevivência varia tanto de uma estação para outra. A porcentagem de indivíduos menos aptos em uma população depende da severidade das condições ambientais a cada ano.

Quanto maior o percentual de indivíduos de uma população que passam sem problemas pelo processo não aleatório de eliminação dos menos aptos, mais o sucesso reprodutivo dos sobreviventes passa a depender do acaso e da seleção sexual.

Os evolucionistas se referem com frequência à “pressão” da seleção natural para denotar o grau de severidade do processo. Embora se trate de uma expressão pitoresca, tomada de empréstimo das ciências físicas, pode levar a mal-entendidos, já que não existe nenhuma força ou pressão associada à seleção natural que corresponda ao uso do termo nas ciências físicas.

A SELEÇÃO É UM PROCESSO COM DUAS ETAPAS

Quase todos os oponentes da teoria da seleção natural ignoram que se trata de um processo com duas etapas. Assim, alguns dizem que é um processo aleatório e acidental, enquanto outros a consideram determinista. A verdade é que a seleção natural é uma mistura de ambas. Isso se torna óbvio quando examinamos os dois passos do processo.

Na primeira etapa, que consiste em todos os processos que levam à produção de um novo zigoto (incluindo a meiose, a formação de gametas e a fecundação), são produzidas novas variações genéticas. Esse processo é estritamente aleatório, exceto pelo fato de que existem limites para o grau de variação que determinado gene pode sofrer (veja o Quadro 6.2).

Quadro 6.2 – As duas etapas da seleção natural

Primeiro passo: produção de variações

Mutações sofridas pelo zigoto em suas células reprodutivas desde a origem (fecundação) até o momento da reprodução; meiose, com recombinação na primeira divisão e separação aleatória dos cromossomos homólogos na segunda; todos os aspectos aleatórios da escolha do parceiro e da reprodução.

Segundo passo: aspectos não aleatórios da sobrevivência e da reprodução
Superioridade de certos fenótipos para enfrentar os desafios do ambiente (seleção vital); superioridade de certos fenótipos quanto à capacidade de encontrar parceiros e todos os outros fatores que aumentam a probabilidade de sucesso reprodutivo (seleção sexual). No segundo passo, muitas eliminações também ocorrem aleatoriamente.

Na segunda etapa, a de seleção (eliminação), a “excelência” do novo indivíduo é constantemente testada, do estágio larval (embriônico) à vida adulta e à reprodução. Os indivíduos mais bem preparados para enfrentar os desafios do ambiente e competir com outros membros da sua

população têm maior probabilidade de sobreviver até a idade fértil e de se reproduzir com sucesso. Diversos experimentos e observações revelaram que os indivíduos dotados de certos atributos são claramente superiores a outros durante o processo de eliminação. São os “mais aptos” a sobreviver. Em média, da prole abundante de cada casal, apenas dois indivíduos sobrevivem e se tornam os progenitores da geração seguinte. Esse segundo passo é uma mistura de acaso e determinismo. É evidente que os indivíduos que possuem características que os tornam bem adaptados ao ambiente têm maior probabilidade de sobreviver. Entretanto, existem também muitos fatores casuais de eliminação, de modo que, mesmo neste estágio, não existe determinismo puro. Catástrofes naturais, como inundações, furacões, erupções vulcânicas e tempestades de neve, podem eliminar indivíduos que de outra forma estariam perfeitamente aptos a se reproduzir. Além disso, em populações pequenas, genes superiores podem ser perdidos para sempre devido a erros amostrais.

A diferença fundamental entre a primeira e a segunda etapas da seleção natural já deve estar clara. Na primeira, da produção da variação genética, é tudo uma questão do acaso, que desempenha um papel muito menor na segunda etapa, a da sobrevivência e reprodução, na qual a “sobrevivência dos mais aptos” se baseia em grande parte em características geneticamente determinadas. Afirmar que a seleção natural é um processo aleatório revela um total desconhecimento do assunto.

A SELEÇÃO É UMA QUESTÃO DE ACASO?

De forma inesperada, a seleção natural acabou por esclarecer um antigo problema filosófico. Desde o tempo dos gregos antigos, os filósofos discutiam se os eventos deste mundo ocorrem por acaso ou necessidade. No que diz respeito à evolução, Darwin pôs fim à controvérsia: graças à natureza mista do processo de seleção natural, a evolução é resultado tanto do acaso como da necessidade. Com certeza existe um alto grau de aleatoriedade (“acaso”) na evolução, em particular na produção de variações genéticas, mas a segunda etapa da seleção natural, a de eliminação, é indubitavelmente um processo anticasual. Os olhos, por exemplo, não são produto do acaso, como costumam afirmar os antidarwinistas, mas o resultado da maior probabilidade de sobrevivência, geração após geração, dos indivíduos que possuíam estruturas mais eficientes para a visão. (Para uma discussão mais completa a respeito, veja o Capítulo 10.)

Outra visão comum e errônea a respeito da seleção natural também deve ser refutada: a seleção não é um processo teleológico (que tem por objetivo uma causa final). Como um processo de eliminação poderia ser teleológico? A seleção não tem uma meta a longo prazo; o processo se repete a cada geração. O grande número de linhagens evolutivas que se extinguem e as frequentes mudanças de direção das linhagens sobreviventes estão em total desacordo com a afirmação equivocada de que a seleção é um processo teleológico. Além disso, não se conhece nenhum mecanismo genético capaz de produzir processos evolutivos com um objetivo de longo prazo. A ortogênese e outros possíveis processos teleológicos também foram totalmente refutados.

Em outras palavras, a evolução não é determinista. O processo evolutivo consiste em um grande número de interações. Diferentes genótipos dentro da mesma população podem responder de forma variada à mesma mudança no ambiente. Tais alterações, por sua vez, são imprevisíveis, ainda mais quando causadas pela chegada de um novo predador ou competidor. A sobrevivência a uma catástrofe natural pode ser altamente afetada pelo acaso.

É POSSÍVEL PROVAR QUE A SELEÇÃO NATURAL EXISTE?

Depois que entendemos a seleção natural como um processo que envolve populações, ela parece tão óbvia que nos convencemos de imediato da pertinência desse conceito. Foi o que aconteceu com

Darwin. Entretanto, quando publicou em 1859 a primeira edição de *A origem das espécies*, ele não dispunha de nenhuma evidência clara da existência da seleção. Hoje em dia, a situação é bem diferente. Nos quase 150 anos que se passaram, os estudiosos conseguiram reunir muitas evidências concretas (Endler, 1986).

A resposta do genótipo à seleção natural é às vezes muito nítida, como em alguns casos de mimetismo, mas em outras ocasiões não são tão simples. Como Cain e Sheppard mostraram, a presença de listras na concha do caramujo *Cepaea nemoralis* pode ser vantajosa em certos habitats em relação a uma concha de cor uniforme. Mas seria difícil provar que cinco listras são seletivamente superiores a três.

A primeira prova de que a seleção natural é uma realidade foi a descoberta do mimetismo. O explorador tropical Henry Walter Bates observou, na Amazônia, em 1862, que algumas espécies palatáveis de borboletas apresentavam o mesmo padrão de coloração de espécies simpátricas de borboletas tóxicas ou pelo menos impalatáveis que viviam na mesma região. Além disso, quando o padrão das borboletas tóxicas variava de uma localidade para outra, o mesmo acontecia com as borboletas palatáveis (Fig. 6.1). O fenômeno recebeu o nome de *mimetismo batesiano*. Em 1864, Fritz Müller descobriu que as espécies venenosas também imitavam umas às outras, de modo que os pássaros insetívoros tinham que se lembrar apenas de um padrão a ser evitado e assim poupavam três, quatro ou até mesmo uma dúzia de espécies tóxicas diferentes. Isso reduzia a perda decorrente de predação nas espécies tóxicas que imitavam umas às outras, já que os pássaros precisavam aprender um único padrão para um grupo inteiro de mímicos. Esse novo fenômeno ficou conhecido como *mimetismo mülleriano*.

Quadro 6.3 – O gene da anemia falciforme e a hemoglobina humana

A doença genética conhecida como anemia falciforme demonstra os efeitos drásticos que uma mutação pode produzir, mesmo que envolva a mudança de um único aminoácido. O gene da anemia falciforme é comum nas regiões em que a malária é endêmica, em particular na África, pois protege os portadores heterozigotos contra a malária. A mutação responsável pela doença consiste na substituição do aminoácido ácido glutâmico por valina em uma das cadeias de globina (a cadeia beta). A doença do sangue causada por essa mutação é fatal para os portadores homozigotos, mas os heterozigotos ficam protegidos contra a malária. A vantagem é perdida quando o portador do gene da anemia falciforme se muda para um lugar, como os Estados Unidos, onde não existe malária. A frequência do gene da anemia falciforme entre os descendentes de escravos está diminuindo gradualmente, graças à mortalidade dos portadores homozigotos sem nenhuma vantagem compensadora para os heterozigotos.

A resistência dos micróbios aos antibióticos e a resistência das pragas aos pesticidas obrigaram os cidadãos comuns a admitirem a importância da seleção natural. Nos últimos anos, vários exemplos de seleção natural foram descobertos por médicos e agentes sanitários. A relação entre o gene da anemia falciforme e a resistência à malária na África é um bom exemplo (Fig. 6.2 e Quadro 6.3). O melanismo industrial, no qual as mariposas e outros organismos se adaptaram a ambientes poluídos mudando a cor do corpo, é um fenômeno em que a existência da seleção natural

foi comprovada de forma particularmente convincente.

A LUTA PELA SOBREVIVÊNCIA

Darwin escolheu a expressão “luta pela sobrevivência” para o título do terceiro capítulo de *A origem das espécies*. Todos os seres vivos, sejam eles animais, plantas ou outros tipos de organismos, precisam “lutar” pela sobrevivência durante a vida inteira. Se for uma presa, luta para escapar dos predadores; se for um predador, luta para disputar as presas com outros predadores. Para conseguir sobreviver, um organismo tem que enfrentar com sucesso todos os desafios do dia a dia. Como disse Darwin, “dizemos que uma planta na borda do deserto luta para sobreviver à seca, embora fosse mais correto afirmar que ela depende da umidade” (1859: 62). A planta que resiste melhor à seca do que outros membros da mesma população tem maior chance de sobreviver. A competição é em geral mais acirrada entre os membros da mesma população, que competem não só por alimento, mas por abrigo e pelo que necessitam para se reproduzir, como território, parceiros etc. Além disso, continua Darwin, “como são gerados mais indivíduos do que o ambiente é capaz de sustentar, deve haver em todos os casos uma luta pela sobrevivência” (1859: 63).

A luta ocorre também entre indivíduos de espécies diferentes. Assim, por exemplo, as formigas do Oeste norte-americano disputam sementes com os roedores; os esquilos vermelhos competem pelas pinhas com os passarinhos. Nos pastos, vi pessoalmente bandos de estorninhos migratórios competirem com belos pássaros locais de peito amarelo. Na zona litorânea, existe uma luta constante por espaço entre cracas, mexilhões, algas e outros organismos marinhos. Em muitos casos, duas espécies com necessidades semelhantes conseguem coexistir. Quando uma das duas é experimentalmente removida, a população da outra às vezes aumenta muito. Outros pares de espécies não podem coexistir porque suas necessidades são muito similares e uma é ligeiramente superior à outra. Esse fenômeno é conhecido como *princípio da exclusão competitiva*. Às vezes é curioso observar a coexistência de duas espécies de hábitos bastante semelhantes. Nas ilhas Galápagos, espécies de tentilhões de Darwin que habitam a mesma ilha têm bicos com diferentes tamanhos médios e graus de variação. Quando uma das espécies habita uma ilha sozinha, livre de competição com outra espécie, o tamanho do bico apresenta uma variação muito maior, incluindo parte da faixa de variação da espécie que compete com ela em outras ilhas.

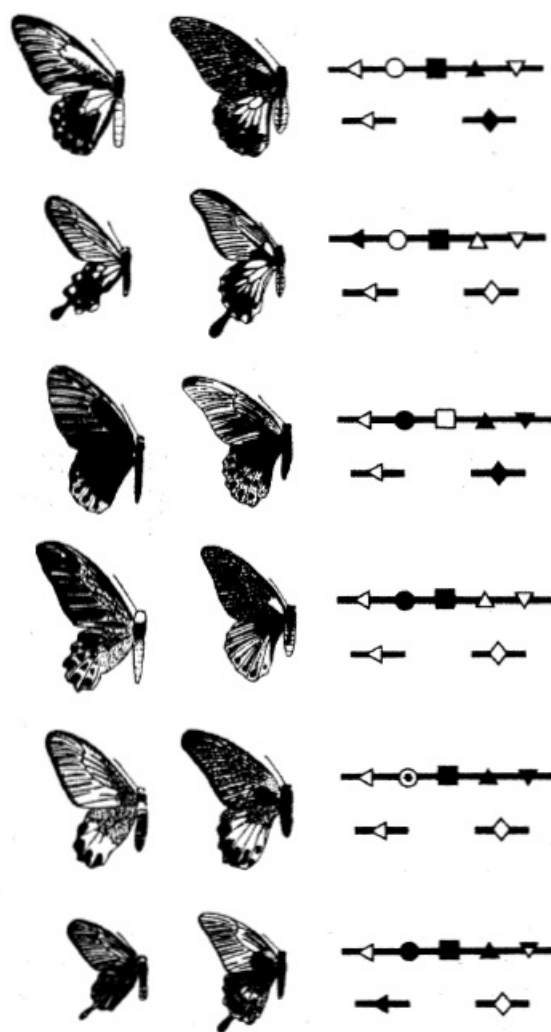


FIGURA 6.1
 Caso de mimetismo batesiano: raças geográficas da borboleta palatável *Papilio memnon* (esquerda) variam em paralelo com as do modelo, uma borboleta tóxica (direita). Fonte: Reproduzido de R. I. Vane e E. B. Ford, *Biology of Butterflies*, página 266, copyright © 1984, com permissão da Academic Press.

O efeito da competição é demonstrado de forma gritante quando uma espécie se torna extinta em consequência da invasão de uma espécie que vem de fora. Darwin menciona a extinção de muitas plantas e animais nativos da Nova Zelândia quando espécies europeias introduzidas no país se estabeleceram e suplantaram as espécies nativas.

A competição e outros aspectos da luta pela sobrevivência são muito importantes do ponto de vista da seleção natural. O conhecimento das interações entre as espécies pode ser de grande valia para os agricultores. Várias pragas de frutas cítricas (afídeos e cochonilhas) têm sido combatidas com o auxílio de joaninhas e outros insetos predadores. Quando os cactos *Opuntia* (uma espécie não nativa da região) estavam se espalhando com rapidez pelas pastagens de bois e ovelhas de Queensland, na Austrália, a introdução de uma mariposa argentina (*Cactoblastis*) eliminou a praga em pouco tempo, restaurando a produtividade de milhares de quilômetros quadrados de pastos. Casos como esses, e muitos outros citados na literatura ecológica, demonstram que espécies coexistentes em geral vivem em harmonia umas com as outras; o equilíbrio entre as espécies é ajustado continuamente pela seleção natural.

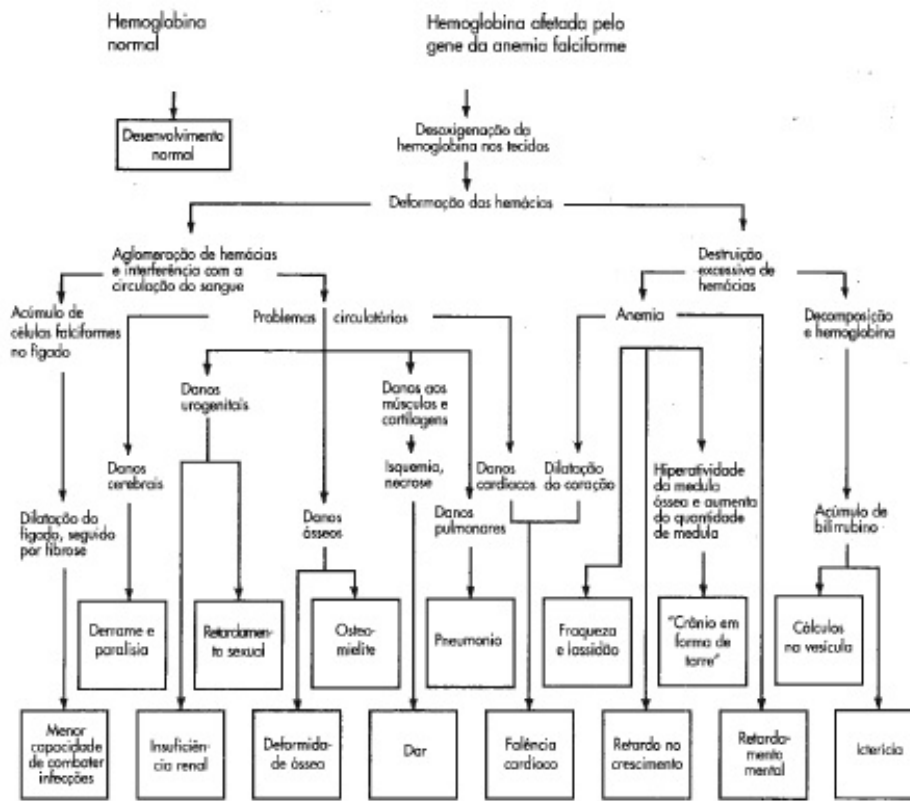


FIGURA 6.2 Efeitos pleiotrópicos da mutação responsável pela anemia falciforme. Fonte: Strickberger, Monroe M. (1985). *Genetics*, 3ª ed. Prentice-Hall: Upper Saddle River, N.J.

OS ALVOS DA SELEÇÃO NATURAL

O que está sendo escolhido pela seleção natural? Essa pergunta que parece simples tem provocado discussões intermináveis. Para

Darwin, naturalmente, como para quase todos os naturalistas modernos, o que está sendo escolhido são os indivíduos, pois são eles que sobrevivem e se reproduzem. Como, porém, é impossível analisar matematicamente os padrões genéticos de um indivíduo completo, a maioria dos geneticistas de populações interessados em desenvolver modelos matemáticos da evolução adotou o gene como “*unidade de seleção*”. Alguns autores propuseram outros alvos para a seleção, como grupos de indivíduos ou mesmo espécies inteiras.

Alguns estudiosos do comportamento animal e alguns ecologistas acreditavam que a seleção natural agia no sentido de “aperfeiçoar” a espécie. Até 1970, alguns geneticistas ainda pensavam que as unidades da seleção eram não só os genes, mas também as populações. Foi só a partir de 1980 que se chegou a um consenso: em todos os casos, o principal alvo da seleção natural é o indivíduo.

É possível evitar muitos mal-entendidos se forem considerados dois aspectos diferentes da questão: “o que está sendo selecionado” e “o critério a partir do qual está sendo feita a seleção”. Para mostrar a distinção, vamos tomar como exemplo o gene da anemia falciforme. Neste caso, o que está sendo selecionado é o indivíduo, que pode ou não ser portador do gene da anemia falciforme. Nas regiões onde a malária é endêmica, “o critério a partir do qual está sendo feita a seleção” é a presença do gene da anemia falciforme, que confere proteção contra a malária aos portadores heterozigotos. Quando chamamos a atenção para a diferença que existe entre os dois aspectos, torna-se claro que um gene em si jamais pode ser o alvo da seleção. Um gene é apenas uma pequena parte

do genótipo, enquanto o fenótipo do indivíduo como um todo (que depende do genótipo) é o verdadeiro alvo da seleção (Mayr, 1997). Isso não diminui a importância do gene na evolução, já que a superioridade relativa de um fenótipo pode se dever em grande parte à presença de um gene específico.

A tese reducionista de que o gene é o alvo da seleção também pode ser contestada por outras razões. Ela se baseia na premissa de que cada gene age de maneira independente de todos os outros ao dar sua contribuição para as propriedades do fenótipo. Se isso fosse verdade, a contribuição total dos genes para a construção do fenótipo seria medida pela soma das contribuições de todos os genes.

Essa suposição é conhecida como a premissa da “ação aditiva dos genes”. É verdade que certos genes parecem agir de forma direta e independente. Se você é homem e possui o gene da hemofilia, seu sangue tem sérios problemas de coagulação. Muitos outros genes, porém, apresentam algum tipo de interação. O gene B pode aumentar ou reduzir os efeitos do gene A. Em determinados casos, os efeitos do gene A podem não se manifestar, exceto se o gene B também estiver presente. As interações dos genes são chamadas de *interações epistáticas*.

Evidentemente, os efeitos das interações epistáticas não são tão fáceis de analisar quanto os das ações aditivas de genes, e por isso a maioria dos geneticistas prefere estudar os genes do segundo tipo. Em um modo de interação conhecido como “penetrância incompleta”, um indivíduo pode possuir um certo gene mas não exibir os seus efeitos, que no entanto se manifestam em toda a plenitude em um indivíduo com um genótipo um pouco diferente. Assim, por exemplo, em um modelo muito popular da herança da esquizofrenia, postula-se que o principal gene causador da doença tem uma penetrância de apenas 25%, ou seja, se manifesta em apenas 25% dos portadores. Algumas combinações de genes interativos entre si parecem apresentar uma sintonia tão fina que qualquer desvio em relação ao equilíbrio ótimo é eliminado pela seleção natural. A pleiotropia e a poligenia são exemplos bem conhecidos dessas interações de genes (veja o Capítulo 5).

A importância de tais interações só foi reconhecida após a descoberta dos genes reguladores, como o *hox* e o *pax*. Os efeitos das interações que envolvem genes reguladores podem ser marcantes, mas pequenas interações são mais comuns. Ainda não se sabe qual é o efeito total de todas essas interações, mas existem evidências indiretas da existência de um fenômeno conhecido como “equilíbrio interno” do genótipo ou “coesão do genótipo”. Esse fenômeno é considerado um elemento de conservação na evolução e é o responsável pela estase em muitas linhagens evolutivas. Também se acredita que é graças a tal efeito que as populações fundadoras tendem a evoluir com rapidez, pois possuem uma diversidade genética muito pequena e portanto podem apresentar um conjunto desequilibrado de genes. *Pools* gênicos desse tipo podem não reagir à seleção natural da mesma forma com que a população original e assim produzir fenótipos divergentes.

Várias controvérsias a respeito da evolução podem ser resolvidas se compreendermos com clareza que a contribuição de certo gene para a aptidão pode variar de um indivíduo para outro. Muitos genes não possuem um valor seletivo padrão. Um gene pode ser benéfico quando inserido em determinado genótipo, mas deletério quando inserido em outro. Assim, a interação dos genes é muito importante para a aptidão geral de um indivíduo. A chamada evolução neutra (veja mais adiante) é um conceito sem sentido, já que um gene neutro não está sujeito à seleção natural.

Um gene pode ter efeitos muito variados sobre a aptidão de um indivíduo se estiver presente em um único cromossomo (isto é, se o indivíduo for heterozigoto em relação a este gene) e se estiver presente nos dois cromossomos homólogos (ou seja, se o indivíduo for homozigoto). Uma dose única do gene da anemia falciforme aumenta em muito a aptidão de seu portador heterozigoto nas regiões em que a malária é endêmica, mas a presença do gene em dose dupla leva a sérios problemas de

saúde. Esse exemplo ilustra muito bem o fato de muitos genes não serem intrinsecamente benéficos ou prejudiciais; tudo depende da interação com os outros genes que constituem o genótipo.

O FENÓTIPO

O que estamos querendo dizer quando afirmamos que o alvo da seleção é o indivíduo? O que faz a seleção natural favorecer alguns indivíduos e desfavorecer outros? Não são os genes nem o genótipo, já que a seleção não pode agir diretamente sobre eles, mas o fenótipo. O termo “fenótipo” é usado para designar o conjunto de características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas e comportamentais por meio das quais podemos distinguir um indivíduo de outros da mesma espécie. O fenótipo tem origem durante o desenvolvimento do zigoto, desde a fecundação do óvulo até a idade adulta, e é resultado da interação do genótipo com o ambiente. O mesmo genótipo pode produzir fenótipos bem diferentes em ambientes distintos. Uma planta semiaquática, por exemplo, pode produzir folhas de todo diferentes nos galhos submersos e nos emersos (Fig. 6.3).

O fenótipo inclui não só a estrutura e fisiologia do organismo, mas todos os produtos dos genes ligados ao comportamento. Assim, podemos dizer que o ninho que um passarinho constrói, a teia de uma aranha e o trajeto escolhido por um pássaro migratório fazem parte do fenótipo. Dawkins (1982) se referiu às características comportamentais de um organismo como o fenótipo estendido. Essas características podem ser tão ou mais importantes que as características estruturais e fisiológicas do ponto de vista da seleção natural.



FIGURA 6.3

Variação fenotípica na forma das folhas da planta semiaquática *Ranunculus aquatilis*. Compare as folhas filamentosas dos galhos submersos (a) com as folhas normais dos galhos emersos (b). Fonte: Herbert Mason, *Flora of the Marshes of California*. Copyright © 1957 Regents of the University of California, renovado em 1985 por Herbert Mason.

A amplitude das variações do fenótipo produzidas por determinado genótipo é chamada de *norma de reação*. Algumas espécies possuem uma norma de reação muito grande; são capazes de ajustar o fenótipo a profundas mudanças do ambiente, isto é, possuem uma alta plasticidade fenotípica. O fato de ser o fenótipo, e não o genótipo, que constitui o alvo da seleção natural permite a existência de uma considerável variabilidade em um reservatório gênico. Essas variações são compatíveis com a seleção natural, contanto que os fenótipos resultantes sejam aceitáveis do ponto de vista da seleção.

Como o fenótipo é produzido pelo genótipo, é ao mesmo tempo estável e capaz de evoluir. Muitos processos básicos no nível celular, como sistemas de sinalização e circuitos de regulação genética, estão presentes em todos os metazoários; outros, como o citoesqueleto, se mantiveram em todos os eucariontes; e alguns, como o metabolismo e a replicação, existem em todos os seres vivos.

A conservação das sequências genéticas é tão forte que mais da metade das sequências codificantes das leveduras são encontradas tanto no camundongo como no homem. A semelhança entre a actina humana e a das leveduras é de 91%.

Esses processos básicos, porém, não devem ser estruturados de modo a impedir a evolução. Na verdade, a seleção natural privilegia a adaptabilidade do fenótipo. É esta flexibilidade que permite a uma espécie ocupar novos nichos e sobreviver a mudanças no ambiente. O estudo das propriedades de um genótipo que permitem que ele supere as limitações das sequências conservadas e se mantenha adaptável constitui uma das fronteiras atuais da biologia evolutiva.

OUTROS POSSÍVEIS ALVOS DA SELEÇÃO

O indivíduo não é a única entidade que foi proposta pelos evolucionistas como o objeto da seleção natural. Já mostramos que este não pode ser o gene; agora vamos discutir sobre os gametas, os grupos, as espécies, os ciados e os táxons superiores.

Seleção de gametas

Todos os gametas são submetidos, entre o final do ciclo meiótico e a fecundação ou a morte, a um processo de seleção. A eliminação é especialmente severa, já que apenas uma porcentagem muito pequena dos gametas obtém sucesso. Infelizmente conhecemos muito pouco a respeito dos fatores responsáveis pela eliminação. Experimentos revelam que as proteínas presentes na parede do óvulo de certos invertebrados marinhos têm a capacidade de impedir a entrada de alguns espermatozoides e permitir a de outros. Ainda não se sabe quais são os critérios envolvidos nessa seleção. As propriedades responsáveis pela seleção dos gametas são mecanismos importantes para o isolamento das espécies, conhecido como incompatibilidade gamética.

A interação dos gametas tem sido muito mais estudada nas plantas do que nos animais, em particular as relações de compatibilidade entre o tubo polínico e o estigma ou o estilete. Em muitos táxons, mecanismos especiais impedem a autopolinização. Os conhecimentos a respeito das incompatibilidades entre os gametas de espécies distintas são mais limitados. Em 1760, o botânico J. G. Kölreuter mostrou que, quando dois tipos diferentes de pólen são colocados ao mesmo tempo em um estigma, o pólen que fecunda a semente é sempre o da mesma espécie de estigma. Quando é colocado apenas pólen de outra espécie, a fertilização acontece só em determinadas espécies.

Seleção de grupo

Tem havido muita discussão a respeito da possibilidade de um grupo de indivíduos poder ou não ser o alvo da seleção. Para esclarecer a questão, é preciso fazer uma diferenciação entre seleção de grupo “tênue” e seleção de grupo “sólida” (Mayr, 1986). A noção de seleção de grupo tênue diz respeito à seleção de grupos casuais, e o conceito de seleção de grupo sólida refere-se a grupos sociais coesos. No caso de seleção de grupo tênue, a aptidão do grupo é a média aritmética das aptidões dos membros do grupo. Essa média não tem nenhuma influência sobre as aptidões dos indivíduos que formam o grupo. O sucesso ou fracasso evolutivo de um grupo desse tipo (*“seleção do grupo”*) é simplesmente uma consequência das aptidões dos indivíduos que o compõem; o fato de estarem associados em um grupo não faz a menor diferença. A seleção de grupo tênue não representa uma contribuição independente para a seleção. Neste caso, não faz muito sentido falar em seleção do

grupo, pois o grupo como tal não é selecionado. Na verdade, a mesma “seleção do grupo” ocorre para a população como um todo.

Em certas espécies, porém, existe um tipo especial de grupo, o social, que pode ser o alvo da seleção. Um grupo desse tipo, devido à cooperação social entre os membros, pode ter uma aptidão muito maior do que a média das aptidões individuais. Os membros desses grupos coesos cooperam advertindo outros membros no caso de ataques de predadores, compartilhando fontes de alimento recém- descobertas e lutando juntos contra os inimigos. Esse comportamento cooperativo aumenta a probabilidade de sobrevivência do grupo. A espécie humana, ao menos no estágio dos caçadores-coletores, beneficiou-se muito desse tipo de cooperação social, que levou a uma probabilidade maior de sobrevivência de certos grupos. Em consequência, qualquer contribuição genética no sentido de maior cooperação seria favorecida pela seleção natural. Acredita-se que a cooperação social tenha sido um fator importante no desenvolvimento da ética humana (veja o Capítulo 11). A seleção de grupo sólida não substitui a seleção de indivíduos, mas se superpõe a ela.

Seleção de parentesco

Uma forma de seleção chamada seleção de parentesco é reconhecida por muitos evolucionistas, que a consideram em conexão com a evolução do altruísmo. Ela é definida como a seleção de características que favoreçam a sobrevivência de parentes próximos que possuem genótipos semelhantes. Com exceção dos cuidados paternos e maternos e do caso dos insetos sociais, é provável que a seleção de parentesco não seja tão importante como se pensava, ainda mais quando existe um intercâmbio considerável de indivíduos entre grupos vizinhos. O altruísmo exibido pelos membros de um grupo social em relação aos parentes (com exceção da prole) não chega nem perto do altruísmo mostrado pelos genitores (especialmente as mães) em relação à sua própria prole. Talvez seja inadequado combinar os dois tipos de relacionamento sob o nome único de seleção de parentesco. Por outro lado, como os membros de um grupo social são, muitas vezes, parentes próximos, em vários casos a seleção de grupo sólida é também uma seleção de parentesco (veja o Capítulo 11).

Na história da evolução, espécies antigas estão sempre desaparecendo e novas espécies surgem. A renovação constante se deve ao fato de novas espécies tenderem a suplantarem as antigas. Além disso, quando espécies de biotas diferentes entram em competição, como aconteceu com as espécies das Américas do Norte e do Sul quando o istmo do Panamá se formou, no período Plioceno, muitas espécies podem desaparecer em consequência do conflito. O fenômeno foi chamado de seleção de espécies. Como vimos, Darwin chamou atenção para a frequente extinção de espécies nativas de plantas e animais na Nova Zelândia depois que espécies europeias foram introduzidas no país. Alguns autores cometeram o erro de considerar esse fenômeno como uma alternativa à seleção individual. Na verdade, a chamada seleção de espécies se superpõe à seleção individual. Se uma espécie invasora ocupa o mesmo nicho que uma espécie nativa, os indivíduos de ambas coexistem por algum tempo e a extinção da espécie local ocorre apenas quando os indivíduos da espécie invasora são, em média, superiores. Assim, trata-se, claramente, de uma seleção de indivíduos. A confusão pode ser evitada se esse processo for chamado de “substituição de espécies”, em vez de “seleção de espécies” (veja o Capítulo 10). Uma espécie como unidade jamais é submetida à seleção, apenas seus indivíduos.

Um nível taxonômico ainda mais elevado está envolvido na chamada seleção de clados, sendo estes definidos como um grupo holofilético de táxons que constitui um ramo de uma árvore

filogenética. Em consequência do evento da extinção de Alvarez, no final do Cretáceo, o ciado dos dinossauros foi extinto, mas o ciado das aves e o dos mamíferos sobreviveram. Em todas as extinções em massa, certos táxons superiores se deram melhor do que outros. Mais uma vez, a seleção natural agiu sobre os indivíduos, mas os membros de alguns ciados tinham em comum certas características que aumentavam a probabilidade de sobreviverem ao evento de extinção, enquanto essas características não eram apresentadas pelos indivíduos dos ciados que desapareceram. O que chama a atenção nas extinções em massa é o fato de que um táxon superior inteiro pode ser eliminado quase que de imediato ou ao menos em um período relativamente curto. Alguns ciados desaparecem mesmo na ausência de um evento de extinção em massa; a extinção dos trilobites pode ser um exemplo.

A competição entre táxons superiores

As extinções em massa chamaram a atenção para possíveis competições entre táxons superiores. Os mamíferos já existiam há 100 milhões de anos quando ocorreu a extinção em massa do final do Cretáceo, mas eram pequenos, insignificantes e provavelmente de hábitos noturnos. Por que experimentaram um grande crescimento logo em seguida, no início do Terciário? A explicação mais aceita é a de que puderam ocupar todos os nichos ecológicos deixados vagos pela extinção dos dinossauros, que tinham sido a espécie dominante até então. Evidentemente, as duas classes de animais vinham competindo há muito tempo, mas os dinossauros eram superiores na maioria dos nichos. Não foram os mamíferos que causaram a extinção dos dinossauros; eles apenas os substituíram e sofreram os efeitos de um cataclismo planetário.

Esse caso de proliferação dos mamíferos também ilustra o fenômeno da imensa especiação em nichos antes desocupados. Outros exemplos são o aparecimento de muitas espécies de peixes, moluscos e crustáceos em lagos antigos e a rápida radiação de espécies colonizadoras em arquipélagos oceânicos. Existem mais de setecentas espécies de moscas drosofilídeas e mais de duzentas espécies de grilos no arquipélago do Havaí. Os pássaros (repanidíneos) do arquipélago do Havaí e os tentilhões das ilhas Galápagos são outros casos conhecidos dessa radiação.

Em todos esses exemplos, foi a ausência ou remoção de competidores que tornou possível a radiação. Falamos de substituição quando um táxon até então dominante é exterminado pela chegada de um competidor superior. Entretanto, é difícil provar que existe uma ligação de causa e efeito entre a chegada de uma espécie e a extinção de outra. Os multituberculados, por exemplo, constituíam um grupo numeroso de mamíferos não placentários que vivia na América de Norte no final do Cretáceo e no Paleoceno. Quando, no Eoceno, os primeiros roedores apareceram (provavelmente provenientes da Ásia) e se multiplicaram de maneira extraordinária, os multituberculados começaram a escassear e por fim desapareceram.

A extinção dos trilobites quando os bivalves passaram por uma fase de grande expansão é outro possível caso, mas alguns acreditam que eles foram vítimas de uma catástrofe ambiental. Na história da paleontologia, existem muitos casos semelhantes de rápido declínio e subsequente extinção de um táxon anteriormente próspero após a chegada de um novo táxon com necessidades ecológicas similares. Naturalmente, é impossível provar, em qualquer desses casos, que foi a chegada do novo competidor que causou a extinção, mas essa hipótese com frequência se ajusta melhor aos fatos do que qualquer outra explicação.

POR QUE A EVOLUÇÃO É EM GERAL TÃO LENTA?

Quando as tumbas dos faraós foram abertas no Egito, no início do século XIX, os arqueólogos encontraram, além de múmias humanas, múmias de animais sagrados como o gato e o íbis. Quando a anatomia dessas múmias, com idades estimadas de 4 mil anos, foi comparada pelos zoólogos com a dos representantes vivos das mesmas espécies, nenhuma diferença foi encontrada. Tal observação estava em flagrante desacordo com o fato de os criadores de animais terem produzido mudanças significativas em animais domésticos em um período muito mais curto. Em consequência, a falta de mudanças visíveis nas múmias foi usada como argumento contra a teoria da evolução de Lamarck. Hoje sabemos que são necessários milhares ou milhões de anos para que uma espécie em evolução apresente mudanças visíveis, exceto em situações muito especiais. Assim, a semelhança entre as múmias egípcias e os animais modernos não é uma prova de que a evolução não exista.

Já que a cada geração os indivíduos menos aptos são eliminados, é natural perguntar por que a evolução é em geral tão lenta. A principal razão é que, após centenas ou milhares de anos de seleção, uma população natural já está próxima do genótipo ótimo. A seleção à qual uma população desse tipo é exposta é *normalizadora ou estabilizadora*. Essa seleção elimina todos os indivíduos da população que se afastam do fenótipo ótimo. Tal triagem reduz de maneira considerável a variabilidade dos fenótipos em cada geração. A não ser que haja mudanças drásticas no ambiente, o fenótipo ótimo é quase igual ao das gerações imediatamente anteriores. Todas as mutações de que o genótipo correspondente é capaz e que poderiam levar a um aperfeiçoamento do fenótipo já ocorreram nas gerações anteriores. Outras mutações tendem a piorar o fenótipo e são eliminadas pela seleção normalizadora. Existem também alguns mecanismos genéticos especiais, como a *homeostase genética* (incluindo a superioridade dos heterozigotos), que favorece a manutenção de um estado estacionário.

POPULAÇÕES FUNDADORAS

O genótipo é um sistema que se mantém em um equilíbrio delicado graças à interação epistática dos genes que o compõem. A substituição de um gene por outro pode exigir, portanto, a realização de ajustes em outros genes. Quanto maior a população, mais lenta é a incorporação e disseminação de novos genes. Por outro lado, uma pequena *população fundadora*, gerada a partir da prole de uma única fêmea fecundada ou de uns poucos fundadores, pode ser capaz de evoluir com rapidez para um fenótipo mais adequado, já que não está sujeita às forças restritivas de um grande *pool* gênico.

Existem muitas evidências de que as mudanças evolutivas que levam ao surgimento de novas espécies ocorrem mais depressa nas populações periféricas do que em espécies de distribuição ampla (Mayr e Diamond, 2001). A explicação desse fato ainda gera controvérsias. Dobzhansky e Pavlovsky (1957) (Fig. 6.4) mostraram há muito tempo que um grupo de pequenas populações a princípio idênticas diverge muito mais rapidamente do que um grupo semelhante de grandes populações. Outros estudos em laboratório de populações fundadoras não revelaram mudanças drásticas nessas populações. Entretanto, quase todos esses estudos foram feitos com a mosca *Drosophila melanogaster*, uma espécie cujo fenótipo parece ser especialmente estável, já que existem várias espécies parecidas. A constância da *Drosophila melanogaster* levanta a possibilidade de diferentes populações fundadoras poderem reagir de forma diversa ao isolamento.

Tradicionalmente a maior inércia evolutiva das grandes populações era atribuída à maior

quantidade de pleiotropia e poligenia. Contudo, outra causa pode ser a distribuição de diferentes genes reguladores. O fluxo gênico conservador não chega às populações isoladas e interfere com sua crescente divergência. Temos razões para acreditar que novas descobertas no campo da genética do desenvolvimento contribuirão para um melhor entendimento geral das causas das variadas taxas de evolução e da especiação em particular.

QUAL É O PAPEL DO COMPORTAMENTO NA EVOLUÇÃO?

Para Lamarck, o comportamento era uma causa importante da evolução. Ele acreditava que mudanças nos organismos produzidas por qualquer tipo de atividade podiam ser transmitidas para as futuras gerações pela herança de caracteres adquiridos. Assim, por exemplo, quando as girafas esticavam o pescoço para alcançar as folhas mais altas, o conseqüente alongamento do pescoço era herdado pela geração seguinte.

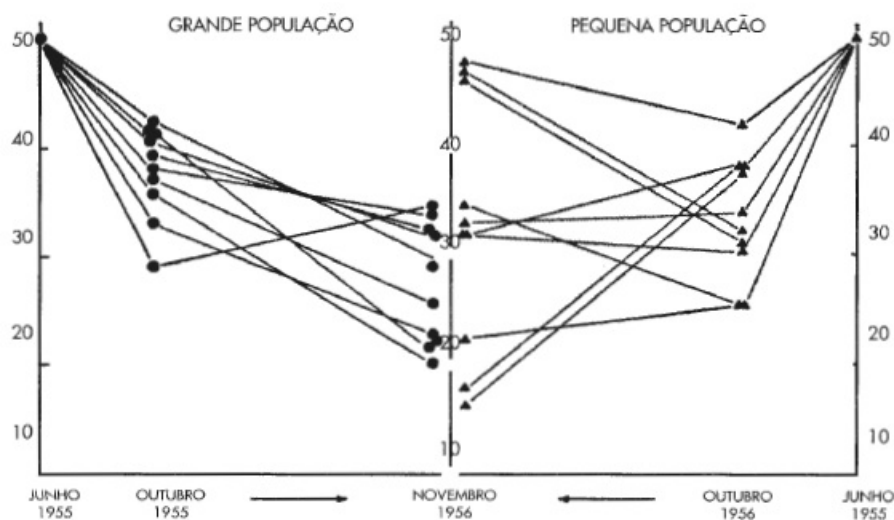


FIGURA 6.4

Variações, efeitos epistáticos e tamanho da população. As frequências de cromossomos *PP* em vinte populações experimentais de várias origens geográficas (do Texas à Califórnia) estão expressas em porcentagens nas escalas verticais. As populações que passaram por um gargalo de pequeno tamanho populacional mostram uma variação muito maior após 17 meses do que as populações que se mantiveram grandes durante o período. Fonte: Mayr, E. *Animal Species and Evolution*. Belknap (HU Press), 1966.

Embora essa teoria da herança tenha sido refutada, os evolucionistas ainda acreditam, embora por outras razões, que o comportamento é importante para a evolução. Uma mudança de comportamento, como a inclusão de um novo alimento na dieta ou o aumento da dispersão dos membros da população, dá origem a novas pressões de seleção que podem levar a mudanças evolutivas (Mayr, 1974). Existem razões para acreditar que alterações de comportamento estão associadas à maioria das inovações evolutivas, o que justifica a frase “o comportamento é o marca-passo da evolução”. Qualquer comportamento que implique uma vantagem evolutiva é reforçado pela seleção de determinantes genéticos de tal comportamento. O fenômeno é conhecido como *efeito Baldwin*.

SELEÇÃO PARA SUCESSO REPRODUTIVO (SELEÇÃO SEXUAL)

Quando falamos em seleção natural, o que nos vem à mente é a luta pela sobrevivência. Pensamos nos fatores que favorecem a sobrevivência, como a capacidade de superar condições

climáticas adversas, de escapar de inimigos, de resistir a parasitas e patógenos, de conseguir alimento e abrigo, qualquer coisa, enfim, que aumente a probabilidade de sobrevivência. Essa “seleção e sobrevivência” é o que a maioria das pessoas tem em mente quando fala em seleção natural.

Darwin, porém, observou que existe um segundo conjunto de fatores que fazem crescer a probabilidade de um indivíduo deixar descendentes: todos os fatores que contribuíram para um aumento do sucesso reprodutivo. Darwin chamou a seleção desses fatores de *seleção sexual*. Entre eles estão todos os casos de dimorfismo sexual pronunciado, como os chifres do veado, a cauda do pavão e a plumagem colorida dos machos da ave-do-paraíso e do beija-flor. Como as fêmeas em geral têm a oportunidade de escolher seus parceiros, os machos favorecidos pela seleção sexual são os que conseguem atrair a atenção das fêmeas que estão em busca de um parceiro. Entre outras características masculinas que em algumas espécies também são favorecidas pela seleção sexual estão as que ajudam os machos a vencer os rivais em disputas e permitem que eles mantenham um grande harém de fêmeas, como acontece com focas, veados, carneiros e outras espécies de mamíferos. Os machos que apresentam tais características têm um número maior de descendentes.

Entretanto, o sucesso de um macho como reprodutor pode depender de outros fatores, como a capacidade de conquistar e manter os melhores territórios, as rivalidades com os irmãos, o cuidado com a prole e muitos outros aspectos das interações entre os indivíduos de uma família ou de uma população. Darwin definiu a seleção sexual como “a vantagem que certos indivíduos possuem em relação a outros do mesmo sexo e espécie unicamente no que diz respeito à reprodução”. A expressão “seleção para sucesso na reprodução” seria na verdade mais fiel a essa definição do que o termo seleção sexual.

O caso em que competições ou lutas corporais entre membros do mesmo sexo estabelecem o sucesso reprodutivo, como acontece com as focas e os veados, é chamado de “seleção intrasexual”; o caso em que os dois sexos participam da escolha é chamado de “seleção intersexual”. Tem havido muita discussão nos últimos anos a respeito dos critérios usados pela fêmea para escolher o parceiro. Zahavi (1997) postulou que as fêmeas devem escolher machos especialmente vistosos, já que a sobrevivência deles, apesar de sua visibilidade, indica que possuem qualidades superiores (o chamado *princípio do handicap*).

Seleção simultânea de parceiro e nicho

Seria de se esperar que uma seleção estabilizadora particularmente intensa levasse a uma constância dos componentes comportamentais dos mecanismos de isolamento de uma espécie para impedir a perda de aptidão em decorrência da hibridização. Isso de fato acontece na prática. Em alguns casos, porém, parece que a seleção do parceiro está correlacionada à seleção do nicho. Nesta situação, a heterogeneidade dos nichos disponíveis pode levar a uma diversificação na seleção do parceiro. Diferentes tipos de machos em uma população podem ter graus de sucesso reprodutivo variados em diferentes subnichos ou habitats. Em algumas espécies de peixes de água doce, os ciclídeos, por exemplo, certos machos preferem águas bênticas e outros optam por águas rasas. Tipos distintos de fêmeas podem surgir em tais espécies, algumas com preferência por machos bênticos e outras com preferência por machos pelágicos. Com o passar do tempo, graças ao processo de especiação simpátrica, a espécie pode se dividir em duas. Em casos como este, a seleção sexual leva à especiação.

A especiação simpátrica em insetos que se alimentam de plantas pode ocorrer por meio da

seleção simultânea de parceiros e plantas hospedeiras, como Guy Bush sustenta há muitos anos. Se alguns membros de uma espécie de insetos que se alimentam da planta A passam a se alimentar da planta B e estes novos colonizadores desenvolvem uma preferência por parceiros com o mesmo gosto, pode surgir uma nova espécie que se alimente exclusivamente da planta B.

Dimorfismo sexual

Machos e fêmeas têm aparências diferentes na maioria dos animais, e existe uma variação extraordinária no grau deste dimorfismo sexual. Em certos peixes das profundezas oceânicas, os machos são anões que passam a vida agarrados às fêmeas, pois se nadassem livremente teriam grande dificuldade para encontrar as fêmeas nesses espaços vastos e escuros. No outro extremo, em certas espécies de focas, como o elefante-marinho, os machos podem ter várias vezes o tamanho das fêmeas, já que machos maiores podem derrotar os rivais nas lutas por território e assim conquistar vastos haréns. A linda plumagem dos machos da ave-do-paraíso, do beija-flor e de outras aves que praticam a poligamia já foi mencionada quando falamos da seleção sexual. Nenhum desses casos apresenta obstáculos para a teoria da seleção natural, pois todas as características especiais dos machos representam uma vantagem seletiva para que obtenham sucesso na reprodução. Invariavelmente, o desenvolvimento excessivo de uma dessas características masculinas apresenta desvantagens para o animal e se torna um fator negativo do ponto de vista da seleção natural.

POR QUE A SELEÇÃO NATURAL MUITAS VEZES NÃO CONSEGUE ESTABELEECER OU MANTER A APTIDÃO?

Alguns entusiastas têm afirmado que a seleção natural é capaz de tudo. Isso, porém, não é verdade. Embora saibamos que “a seleção natural está constantemente examinando, em todo o mundo, todas as variações, mesmo as mais sutis”, como afirmou Darwin (1859:84), é evidente que existem limites para o que a seleção natural pode fazer. Isso é demonstrado de forma convincente pelo fato de que 99,99% ou mais das linhagens evolutivas estão extintas. Por que a seleção natural, na maioria dos casos, não consegue atingir a perfeição? Estudos recentes apontam várias causas para tal limitação. Uma discussão a respeito dessas restrições pode contribuir em muito para o entendimento da evolução. A meu ver, existem oito categorias de restrições.

1. *O potencial limitado do genótipo.* A organização genética existente de um animal ou planta impõe limites severos à sua evolução futura. Como disse Weismann, nenhuma ave pode evoluir para um mamífero, nem um besouro pode se tornar uma borboleta. Os anfíbios não conseguiram desenvolver uma linhagem capaz de sobreviver na água salgada. Maravilhamo-nos com o fato de que alguns mamíferos são capazes de voar (os morcegos) e outros de viver no oceano (baleias, focas), mas existem muitos outros nichos ecológicos que os mamíferos jamais conseguiram ocupar. Existem, por exemplo, sérias limitações de tamanho, e nenhuma seleção permitiu que os mamíferos se tornassem menores do que o musaranho pigmeu, o morcego nariz de porco de kitti ou que as aves que voam ultrapassassem um certo peso.

2. *Ausência de variações genéticas apropriadas.* A população de certa espécie é capaz de tolerar apenas uma quantidade limitada de variações. No caso de mudanças drásticas no ambiente, como uma seca prolongada ou o aparecimento de um novo predador, os genes necessários para uma resposta imediata apropriada a tal desafio podem não estar presentes no *pool* gênico da população. A alta frequência de extinções atesta a importância desse fator.

3. *Processos estocásticos.* Boa parte da sobrevivência e reprodução deferenciais em uma população no que diz respeito ao sucesso reprodutivo não é resultado da seleção, mas sim do acaso, que opera em todos os níveis do processo de reprodução, a começar pela mistura dos genes dos pais que ocorre durante a meiose. Além disso, combinações de genes potencialmente favoráveis podem ser eliminadas por catástrofes naturais (inundações, terremotos e erupções vulcânicas, por exemplo) antes que a seleção natural tenha oportunidade de agir.

4. *Restrições da história filética.* Em geral, existem várias formas possíveis de reagir a uma mudança do ambiente, e é a estrutura já existente do organismo que determina a resposta a ser adotada. Quando a vantagem seletiva de possuir um esqueleto fez com que ele aparecesse nos ancestrais dos vertebrados e dos artrópodes, estes tinham os pré-requisitos para desenvolver um esqueleto externo e os primeiros, para adquirir um esqueleto interno. Toda a evolução desses dois grandes grupos de organismos foi afetada por tal escolha. Foi ela que permitiu que surgissem criaturas gigantescas como dinossauros, elefantes e baleias entre os vertebrados, enquanto o maior dos artrópodes é o caranguejo. A necessidade de trocar regularmente de esqueleto impôs aos artrópodes sérias restrições de tamanho.

Uma vez que determinada estrutura tenha sido adquirida, talvez não seja possível modificá-la novamente. Assim, por exemplo, nos vertebrados terrestres, o trato respiratório, que vai da cavidade oral até a traqueia, cruza o trato digestivo, que vai da cavidade oral ao esôfago. Esse arranjo surgiu nos peixes Rhipidistia, nossos ancestrais aquáticos. Embora implique o risco constante de que o alimento ingerido vá parar na traqueia, nenhuma reconstrução dessa parte do organismo ocorreu nas últimas centenas de milhões de anos.

A flutuação pelágica foi adotada por descendentes de animais sésseis, bênticos e nadadores ativos pertencentes a muitos filos diferentes que se adaptaram à forma pelágica de vida através de adaptações tão diversas como a inclusão de gotas de óleo e o aumento da superfície corporal. Cada solução representa um conciliação diferente entre as oportunidades do novo nicho e a estrutura física preexistente na espécie. A adoção de determinada resposta a uma nova oportunidade pode restringir bastante as possibilidades de futuras adaptações.

5. *A capacidade para modificações não genéticas.* Quanto maior a flexibilidade do fenótipo, ou seja, quanto maior a norma de reação (devido a influências do ambiente sobre o desenvolvimento), maior a adaptabilidade de um organismo a condições adversas. As plantas, e em particular os micro-organismos, têm uma capacidade muito maior de modificar o fenótipo do que os animais superiores. Entretanto, a capacidade para modificações não genéticas está presente até mesmo no homem. Um exemplo são as modificações fisiológicas sofridas por uma pessoa quando ela se muda de uma cidade no nível do mar para outra situada em grande altitude. Após alguns dias, o indivíduo se adapta à menor pressão atmosférica e à conseqüente redução do teor de oxigênio no ar. É claro que a seleção natural participa deste fenômeno, já que a capacidade para modificações não genéticas está submetida a um rígido controle genético. Além disso, quando uma população se muda para um novo ambiente, nas gerações seguintes são selecionados genes que reforçam e podem chegar a substituir a capacidade para modificações não genéticas (é o chamado efeito Baldwin).

6. *A não responsividade em idades pós-reprodutivas.* A seleção não pode eliminar tendências genéticas para as doenças da velhice. Na espécie humana, por exemplo, os genótipos responsáveis pela doença de Parkinson, pelo mal de Alzheimer e por outras enfermidades que se manifestam principalmente em indivíduos que já passaram da idade reprodutiva são praticamente imunes à seleção natural. Até certo ponto, isso também se aplica a doenças da meia-idade, como o câncer de próstata e o câncer de mama, que em geral se manifestam no final da vida reprodutiva.

7. *As interações durante o desenvolvimento.* Desde o tempo de Etienne Geoffroy St. Hilaire, os estudantes de morfologia sabem que existe uma competição entre os diferentes órgãos e estruturas de um indivíduo. Geoffroy comenta a esse respeito em seu livro *La Loi de Balancement (A lei do equilíbrio, 1822)*. Os vários componentes do morfotipo não são independentes uns dos outros e nenhum deles responde à seleção natural sem interagir com os outros componentes do morfotipo. Todo o processo de desenvolvimento ocorre em um sistema de estruturas interdependentes. As estruturas e funções de um organismo são soluções de conciliação entre demandas conflitantes. A facilidade com a qual determinado órgão ou estrutura pode responder à seleção natural depende consideravelmente da resistência de outras estruturas e componentes do genótipo. Há mais de cem anos, Wilhelm Roux já se referia às interações competitivas existentes durante o desenvolvimento como “a luta das partes” nos organismos.

A morfologia de um organismo revela até que ponto ele é o resultado de uma conciliação. Cada passagem para um novo nicho deixa um resíduo de características morfológicas que não são mais necessárias e podem se tornar um estorvo. O corpo humano, por exemplo, apresenta muitas estruturas deficientes que não são mais do que restos de nosso passado de quadrúpedes preferencialmente vegetarianos, como os seios nasais, a estrutura da parte inferior da coluna vertebral e o apêndice ileocecal. Essas heranças de antigas adaptações são conhecidas como caracteres vestigiais (veja o Capítulo 2).

8. *A estrutura do genótipo.* A imagem clássica do genótipo era a de genes alinhados como contas em um colar. De acordo com essa visão, cada gene era quase que independente dos outros e todos os genes eram semelhantes. Não resta quase nada desse modelo, que há cinquenta anos era considerado uma boa aproximação da realidade. É verdade que todos os genes são compostos de DNA e que as informações que contêm estão codificadas em uma sequência linear de pares de bases. Entretanto, as pesquisas modernas em genética molecular mostraram que existem diferentes classes funcionais de genes: uns são responsáveis pela produção de proteínas, alguns pela regulação de outros genes, e existem aqueles que parecem que não têm função conhecida (veja o Capítulo 5).

Além disso, há fortes evidências indiretas de que grupos de genes podem estar organizados em unidades funcionais, as quais, em muitos aspectos, agem em bloco (o processo é conhecido como *variação modular*). Contudo, esta é uma área controversa da biologia molecular, e talvez o melhor que podemos fazer por enquanto é chamar a atenção para o fato de que a velha imagem do genótipo como “contas em um colar” está longe de representar a realidade. A incerteza é ainda maior acerca das ações do genótipo. O fato de que existem transposons, íntrons, sequências repetitivas de DNA e muitos outros tipos de DNA não codificante sugere que os genes podem exercer diferentes papéis, mas ainda se conhece muito pouco a respeito da estrutura e da função desses elementos. O conhecimento detalhado da estrutura e do funcionamento do genótipo nos permitirá aprender muito sobre o processo da evolução.

O PAPEL DO DESENVOLVIMENTO NA EVOLUÇÃO

O óvulo fecundado, ou zigoto, não tem forma definida. As mudanças que resultam no fenótipo da fase adulta ocorrem durante o desenvolvimento da larva ou embrião. Tais alterações são responsáveis pela divergência das diferentes linhagens evolutivas; assim, o estudo do desenvolvimento é de suma importância para os evolucionistas. Entretanto, os métodos da embriologia clássica e em particular os da embriologia experimental (*Entwicklungsmechanik*) não eram os mais apropriados para que houvesse uma síntese entre a embriologia e a genética, o que só

foi conseguido com o advento da biologia molecular. O que faltava era estudar a ação dos genes, ou seja, determinar a contribuição de cada gene para o desenvolvimento do embrião. Isso levou à descoberta da grande diversidade dos genes, em particular dos genes reguladores (veja o Capítulo 5).

O desenvolvimento raras vezes é direto. Em uma grande porcentagem dos animais, o estágio adulto é atingido apenas após um ou mais estágios larvais, alguns dos quais requerem adaptações muito específicas. Basta pensar na lagarta e na borboleta ou na larva planctônica da craca e na forma adulta do animal, semelhante a um molusco. Em casos como esses, novas adaptações são adquiridas em alguns estágios ontogênicos, mas em outros casos, especialmente entre os parasitas, certas adaptações fenotípicas do estágio adulto são perdidas, como no parasita *Sacculina* de alguns caranguejos.

DESENVOLVIMENTO

Desde o tempo de Darwin, os evolucionistas sabem que o “tipo” não evolui como uma unidade e com a mesma rapidez em todas as suas partes, mas que alguns componentes do fenótipo se desenvolvem mais depressa e outros mais lentamente. Esse fato pode ser observado quando uma linhagem filética passa a ocupar um novo nicho. O *Archaeopteryx*, a ave fóssil mais antiga que se conhece, já havia adquirido várias características das aves - penas, asas, capacidade de voar, olhos grandes e um cérebro semelhante ao das aves - , mas conservava alguns traços de réptil (dentes, vértebras da cauda). Essa evolução desigual foi chamada em capítulos anteriores de evolução em mosaico. Em tais casos, tudo se passa como se o fenótipo fosse produzido por conjuntos de genes mais ou menos independentes; assim, postulou-se que o genótipo consiste em um conjunto de módulos genéticos, cada um responsável por um dos mosaicos do fenótipo. Essa ideia foi contestada pelos reducionistas mais radicais, mas as provas de que o genótipo possui algo como uma estrutura modular estão se acumulando. Se for verdade, um único gene regulador poderia controlar um módulo inteiro de genes. Em outras palavras, uma mutação do gene regulador poderia resultar em uma mudança drástica (descontinuidade) do fenótipo. Em outros casos, um módulo talvez consista em um conjunto de genes que foram unidos temporariamente pela seleção natural para adaptar melhor o indivíduo a uma situação específica, mas que podem se tornar de novo independentes se as condições seletivas mudarem. Existem muitas interações em um genótipo que não podem ser descobertas e explicadas por uma abordagem puramente reducionista.

Um equilíbrio de pressões seletivas

Como o próprio Darwin observou, não existe nenhum indivíduo perfeitamente adaptado. A razão principal para isso é que cada genoma representa um compromisso entre variabilidade genética e estabilidade. A maioria dos ambientes está sempre mudando, e, no final de um período de seca, uma população está mais bem adaptada às condições de seca do que ao período de chuvas que está para chegar. A longo prazo, o genótipo atinge um equilíbrio entre demandas conflitantes. O mesmo se pode dizer do comportamento de um organismo em relação a predadores e competidores.

Os evolucionistas com tendências para a matemática expressaram esse fato nos termos da teoria dos jogos e de estratégias superiores. Na verdade, é claro, os animais não planejam suas estratégias. Em vez disso, o genótipo predispõe alguns indivíduos em uma população variável para serem mais tímidos e outros para serem mais ousados. Os indivíduos com o melhor equilíbrio entre

as duas tendências em determinada situação são os que têm maior probabilidade de sobreviver. Não existe a seleção de um tipo preferido; o valor médio da população reflete o equilíbrio entre o sucesso de várias tendências genéticas, algumas bastante conflitantes entre si.

Em muitos casos, a resposta a mudanças no ambiente muitas vezes é difícil de ser prevista. No período Plioceno, quando o clima da América do Norte se tornou mais árido, a vegetação mudou e os campos foram invadidos por uma variedade particularmente dura e indigesta de gramíneas. Em consequência, as espécies de cavalos existentes desapareceram e foram substituídas por espécies hipsodontes (veja o Capítulo 10). Quando, algum tempo depois, o clima se tornou mais úmido, várias espécies de cavalos voltaram aos hábitos alimentares originais, mas continuaram a ter dentes compridos. Em outros casos, o retorno às condições ambientais anteriores foi acompanhado por uma reversão da seleção. Quando a poluição industrial foi drasticamente reduzida nos últimos anos, a frequência do fenótipo escuro da mariposa *Biston betularia* também diminuiu drasticamente em paralelo com a reprodução da fuligem e do dióxido de enxofre.

CAPÍTULO 7 - ADAPTABILIDADE E SELEÇÃO NATURAL: ANAGÊNESE

Por que os organismos estão tão bem adaptados ao ambiente em que vivem? Em geral, tomamos essa adaptação como algo natural. E claro que um pássaro possui asas e outros atributos necessários à existência aérea. E é óbvio que um peixe tem forma hidrodinâmica e barbatanas que permitem nadar, assim como guelras que permitem respirar debaixo d'água. O mesmo acontece com todas as propriedades dos organismos adaptados. Quando pensamos de maneira mais detida a respeito, porém, começamos a imaginar como foi que este admirável mundo vivo pôde atingir tal perfeição. Quando falo em perfeição, refiro-me à aparente adaptação de cada estrutura, atividade e comportamento de todos os organismos ao seu ambiente animado e inanimado.

Estruturas como os olhos de vertebrados e insetos; as migrações anuais das aves para passar o inverno nos trópicos e seu retorno, com extraordinária precisão, ao local de onde partiram no outono; a admirável cooperação dos membros de uma colônia de insetos sociais, como as formigas e as abelhas, são exemplos dessa aparente perfeição.

Desde que existem registros escritos, pensadores e religiosos vêm perguntando o que deu origem a essas maravilhas. Antes do advento da ciência, apenas a religião oferecia uma resposta. Na verdade, durante os séculos XVII e XVIII, as adaptações eram consideradas pelos fiéis como provas da existência de um sábio criador que projetou cada organismo com as estruturas e comportamentos adequados para ocupar certo lugar na natureza (por exemplo, William Paley). A teologia natural, isto é, o estudo da obra do criador, era considerada um ramo da teologia. Tal interpretação do design do mundo vivo ainda é defendida em plena era da ciência pelos criacionistas.

Entretanto, a doutrina da teologia natural teve que enfrentar problemas consideráveis. Sim, os lobos matam ovelhas, mas era possível argumentar que o criador colocara as ovelhas no mundo exatamente para que os lobos não morressem de fome. Um estudo mais detalhado da vida na Terra, porém, revelava um grau alarmante de brutalidade e desperdício. Quanto mais os cientistas aprofundavam as investigações sobre a natureza, menos consistência parecia ter a tese do projeto perfeito por parte de um criador benigno. Especulações acerca da forma como Deus poderia ter executado a tarefa da criação levantaram dificuldades ainda mais significativas.

As múltiplas adaptações de estrutura, atividade, comportamento e ciclo de vida para milhões de espécies diferentes de organismos eram específicas demais para serem explicadas por leis gerais. Por outro lado, parecia indigno do criador que ele houvesse programado pessoalmente cada detalhe das características e ciclo de vida de todos os organismos que existem no planeta, mesmo os mais simples. A análise do parasitismo e de outros aspectos cruéis da natureza abalou ainda mais a credibilidade da teoria da criação. Assim, foi um considerável alívio para os naturalistas do século XIX quando eles conseguiram substituir a explicação sobrenatural da teologia natural por uma explicação naturalística. Contudo, não foi fácil encontrar uma explicação naturalista defensável.

O processo de adaptação se encaixava muito bem na doutrina da teologia natural e na crença de Aristóteles em uma “causa final”. Nas teorias ortogenéticas não darwinistas da evolução (veja o Capítulo 4), a adaptação era atribuída a causas finais intrínsecas. Mesmo depois de 1859, muitos evolucionistas antisselecionistas não aceitavam a seleção natural e consideravam a adaptação um processo mais ou menos finalista. Na explicação de Darwin do processo de adaptação, porém, não existe nenhuma menção a qualquer fator finalístico.

Darwin propôs uma explicação da adaptação, baseada no pensamento populacional, que

resistiu a todos os ataques lançados contra ela. Tratava-se da aplicação da teoria da seleção natural ao processo de adaptação (veja o Capítulo 6). Segundo essa interpretação, um caráter de um organismo é considerado uma adaptação quando, nas variáveis populações de seus ancestrais, foi preservado por contribuir de forma positiva para a sobrevivência do indivíduo. O processo de eliminação dos organismos menos adaptados resulta na sobrevivência dos indivíduos mais bem adaptados. Como isso se aplica à prole de cada casal, a população como um todo permanece bem adaptada ou talvez até melhore sua adaptação de uma geração para a seguinte.

DEFINIÇÃO DE ADAPTAÇÃO

Deve haver literalmente centenas de definições de adaptação na literatura acadêmica. A maioria concorda que um traço representa uma adaptação se aumenta a aptidão de um organismo, ou seja, se contribui para a sobrevivência e/ou maior sucesso reprodutivo de um indivíduo ou grupo social. Em outras palavras, uma adaptação é uma propriedade de um organismo, quer seja uma estrutura, um traço fisiológico, um comportamento ou qualquer outro atributo cuja existência favorece o indivíduo na luta pela sobrevivência. Acreditamos que esses traços tenham sido adquiridos pela seleção natural ou, caso tenham surgido por acaso, sua manutenção tenha sido favorecida pela seleção.

Para determinar o que pode ser considerado uma adaptação, o que importa é o aqui e agora. É irrelevante para a classificação de um traço como uma adaptação se ele possuía a quantidade adaptativa desde o início, como o esqueleto externo dos artrópodes, ou se essa qualidade foi adquirida através de uma mudança de função, como é o caso da função natatória dos membros anteriores dos golfinhos. É preciso ter sempre em mente que a adaptação não é um processo teleológico, mas o resultado *a posteriori* de uma eliminação (ou de uma seleção sexual). Por se tratar de um processo *a posteriori*, a história prévia de uma parte do fenótipo não é relevante para seu valor presente. O reconhecimento de uma adaptação é facilitado se ela também ocorre em outros organismos, de preferência não aparentados, distantes em termos genéticos, que vivem em ambientes semelhantes, ou se o traço em questão pode ser modificado experimentalmente como forma de testar sua importância do ponto de vista da sobrevivência do indivíduo. Outra maneira de verificar se uma característica constitui uma adaptação é observar o modo como varia em uma população natural. Para uma discussão do problema de como definir uma adaptação, veja West-Eberhard (1992) e Brandon (1998).

O QUE SIGNIFICA A PALAVRA ADAPTAÇÃO?

Infelizmente, a palavra adaptação é usada na literatura evolutiva com dois sentidos distintos, um válido e o outro não, o que tem causado muitos mal-entendidos.

No sentido legítimo, adaptação é uma propriedade de um organismo, seja uma estrutura, um traço fisiológico, um comportamento ou qualquer outra coisa que o organismo possua e tenha sido favorecida pela seleção natural em relação a propriedades alternativas. Entretanto, o termo também tem sido usado incorretamente para designar o processo (“adaptação”) por meio do qual o traço favorável foi ativamente adquirido. Essa concepção é inspirada na antiga crença de que os organismos possuem a capacidade inata de melhorar, de cada vez se tornar “mais perfeitos”. Além disso, se aceitarmos a hipótese da herança de caracteres adquiridos, atividades como o ato de uma girafa esticar o pescoço então “adaptam” um certo traço (o comprimento do pescoço, no caso) às

condições vigentes. De acordo com tal visão, a adaptação é um processo ativo com base teleológica. Alguns autores recentes ainda parecem considerar a adaptação como um processo desse tipo e assim rejeitam o conceito inteiro de adaptação. Trata-se, porém, de uma posição indefensável.

Para um darwinista, a adaptação é um fenômeno totalmente constatado *a posteriori*, ou seja, com base na avaliação indutiva dos fatos. Em cada geração, todos os indivíduos que sobrevivem ao processo de eliminação estão “adaptados” e as propriedades que permitiram que sobrevivessem podem ser chamadas de adaptações. A eliminação não tem o “propósito” ou a “meta teleológica” de promover a adaptação; ao contrário, é a adaptação que é um subproduto da eliminação.

Para evitar a ambiguidade do termo “adaptação”, seria preferível usar outra palavra para designar o estado de estar adaptado. Não existe, porém, nenhum motivo para não usar o termo adaptação para designar uma propriedade que foi adquirida ou mantida através da seleção natural porque aumentava a probabilidade de sobrevivência do indivíduo que a possuía na competição com outros indivíduos. Muitas adaptações passam a desempenhar novo papel por meio de uma mudança de função, como no caso da bexiga natatória dos peixes, derivada do pulmão, e dos ossos do ouvido médio dos mamíferos, provenientes dos ossos da articulação da mandíbula dos répteis.

O processo de adaptação é estritamente passivo. Os indivíduos que não possuem uma adaptação tão boa quanto outros são eliminados, mas os sobreviventes não contribuem ativamente para o processo de se tornar mais bem adaptados, como sustentavam as teorias teleológicas da evolução. A meu ver, não existe nenhuma vantagem em fazer uma distinção terminológica entre as adaptações que antes desempenhavam um papel diferente e aquelas que surgiram em consequência da função que continuam a desempenhar. Além de possuir adaptações específicas, um organismo como um todo também está adaptado ao ambiente.

Quadro 7.1 – A baixa fecundidade do albatroz

Característica	Albatroz	Outros pássaros
Número de ovos	1	2 a 10
Idade de reprodução	7 a 9 anos	1 ano ou menos
Ciclo sexual	2 anos ou mais	1 ano ou menos
Expectativa de vida	Estimada em 60 anos ou mais	Menos de 2 anos

As adaptações adotadas por algumas espécies para maximizar o sucesso na reprodução podem ser surpreendentes. Os grandes albatrozes do oceano Antártico têm apenas um filhote a cada dois anos e só entram em idade reprodutiva entre sete e nove anos de idade. Como a seleção natural teria levado a uma redução tão drástica da fecundidade? Descobriu-se que apenas os pássaros mais hábeis e experientes conseguem encontrar alimento suficiente para criar os filhotes nessa zona sujeita a violentas e incessantes tempestades. Por outro lado, eles têm a vantagem de poder estabelecer colônias em ilhas, livres de predadores e sem competidores significativos. Nesse caso, portanto, a reprodução tardia e a redução do número de filhotes podem ser consideradas vantagens do ponto de vista da seleção natural. O ciclo reprodutivo do pinguim imperador é outro exemplo. Essas aves se acasalam e põem seu único ovo nas condições mais adversas, isto é, no início ou no meio do inverno, uma estação de constantes nevascas. A vantagem é que os filhotes nascem no início da primavera austral e se desenvolvem no verão, quando as condições para a sobrevivência e crescimento são melhores. As reduções drásticas da fecundidade dos albatrozes e dos pinguins são compensadas pela

maior longevidade dos adultos e pela ausência de predadores nas colônias que habitam as ilhas ou o gelo antártico. As adaptações de especialistas extremos, como os parasitas, podem ser ainda mais fascinantes.

A QUE UM ORGANISMO ESTÁ ADAPTADO? O QUE É UM NICHOS?

Dizemos com frequência que uma espécie está adaptada ao ambiente em que vive. A afirmação, porém, não é muito precisa. Uma espécie compartilha o ambiente com centenas de outras. Para um beija-flor da floresta tropical, que vive e se alimenta na copa das árvores, não faz a menor diferença se existem pedras no solo da floresta. Cada espécie se adapta a um conjunto bastante restrito de propriedades do ambiente. Tais propriedades compreendem certas condições gerais (quase sempre climáticas), mas também recursos específicos (alimento, abrigo etc.). Esse conjunto específico de propriedades ambientais proporciona a uma espécie as condições necessárias de sobrevivência, o que chamamos de *nicho*.

Existem duas formas de definir um nicho. A maneira clássica é imaginar que a natureza consiste em milhões de nichos potenciais, que são ocupados pelas inúmeras espécies que a eles se adaptam. De acordo com essa interpretação, o nicho é uma propriedade do ambiente. Alguns ecologistas, porém, consideram o nicho uma propriedade da espécie que o ocupa; para eles, o nicho é a projeção externa das necessidades de uma espécie.

Existe uma forma para determinar qual dos dois conceitos de nicho é o mais adequado? O exemplo a seguir talvez nos ajude a chegar a uma conclusão. As grandes ilhas de Sonda, Bornéu e Sumatra, a oeste da Linha de Wallace, possuem 28 espécies de picapaus cada uma. Embora a floresta tropical úmida de Nova Guiné, a leste da Linha de Wallace, seja muito semelhante às florestas de Bornéu e Sumatra, com muitas das árvores dominantes pertencendo aos mesmos gêneros, não existe um único pica-pau na Nova Guiné. Isso significa que lá não existe um nicho para os pica-paus? Claro que não! Se fizermos um estudo detalhado dos nichos dos pica-paus malaios, veremos que muitos apresentam constelação de fatores ambientais extremamente semelhantes às encontradas nas florestas da Nova Guiné. Seria um erro, portanto, afirmar que não existem nichos para pica-paus na Nova Guiné. Na verdade, os nichos disponíveis os receberiam de braços abertos, mas os pica-paus são notoriamente incompetentes no que diz respeito a cruzar grandes extensões de água e simplesmente não conseguiram atravessar os estreitos que separam Sulawesi da Nova Guiné. Além disso, nenhuma das famílias de pássaros nativos da Nova Guiné desenvolveu um ramo de “pica-paus”. Muitas outras evidências indicam que a definição clássica de nicho como uma propriedade do ambiente é preferível em relação à que considera o nicho uma propriedade do organismo. Os biogeógrafos sabem que toda espécie colonizadora tem que se adaptar aos nichos que encontra em sua nova região. O próprio termo “ambiente” é usado em dois sentidos distintos: para designar todas as características do local onde vive uma espécie ou uma biota e para indicar apenas os componentes específicos de um nicho.

NÍVEIS DE ADAPTAÇÃO

É importante definir vários níveis de adaptação, desde a adaptação a zonas adaptativas amplas até um nicho espécie-específico. As adaptações são organizadas de maneira hierárquica em diferentes níveis, o que torna possível a especialização em nichos bem definidos. Entre as aves, por exemplo, temos os pica-paus, as trepadoras, as rapinantes (diurnas e noturnas), as vadeadoras (de

vários tamanhos), as nadadoras, as mergulhadoras, as corredoras (avestruz), as pescadoras, as devoradoras de carniça, as ciscadoras de sementes e as sugadoras de néctar. Todas apresentam adaptações especiais de bicos, línguas, pernas, garras, mandíbulas, órgãos sensoriais e digestivos e outras estruturas e comportamentos. Essas adaptações, relacionadas principalmente à alimentação e à locomoção, ajudam as diversas aves a ocupar os nichos especiais, mas ao mesmo tempo são compatíveis com as demandas da zona adaptativa especial que as aves ocupam, ou seja, o espaço aéreo. As aves diferem dos répteis, seus ancestrais, justamente nas adaptações que os tornam capazes de voar (veja o próximo parágrafo).

Adaptações gerais e especiais

Quando estudamos o estilo de vida de um grupo particular de organismos, de imediato ficamos impressionados com a presença de adaptações muito específicas, sem as quais tal estilo de vida seria impossível. Todos os livros sobre animais descrevem esta categoria de adaptações. As aves, por exemplo, têm penas e asas, não possuem dentes, têm ossos ocos, não apresentam ossos na cauda, são homeo- térmicos e possuem adaptações fisiológicas para o voo. Entretanto, como Darwin mesmo já ressaltava, as aves possuem um segundo conjunto de características que herdaram dos ancestrais e compartilham com o resto dos vertebrados. Neste caso, não são adaptações para o voo, mas aspectos do plano corporal dos vertebrados. Os genes responsáveis por essa parte do fenótipo das aves são componentes do sistema básico de desenvolvimento que as aves herdaram de seus ancestrais. Esse sistema pode ser considerado uma adaptação em sua totalidade, mas é difícil reduzi-lo a características específicas.

Durante o desenvolvimento do embrião, os aspectos básicos do plano corporal são estabelecidos antes que as adaptações especiais a um nicho qualquer comecem a se desenvolver. Isso explica todos os exemplos citados pela chamada teoria da recapitulação (resumida no velho mantra “a ontogenia recapitula a filogenia”), como o aparecimento de dentes nos embriões de baleia e de arcos branquiais nos embriões dos vertebrados terrestres. Um organismo tem que estar bem adaptado como um todo, mas precisa respeitar o seu genoma ancestral. Nem todas as partes de um organismo representam adaptações *ad hoc* ao seu estilo de vida atual; tais adaptações *ad hoc* são superpostas ao plano corporal básico. Nada ilustra melhor esse ponto do que o fato de encontrarmos representantes de 15 ou 20 filos coexistindo na mesma região do oceano. As enormes diferenças no plano corporal dessas criaturas não impedem que se adaptem perfeitamente ao ambiente.

O PROGRAMA ADAPTACIONISTA: É POSSÍVEL PROVAR QUE UM ORGANISMO ESTÁ ADAPTADO?

Como podemos provar que um indivíduo, com suas estruturas e comportamentos, está bem adaptado a determinado ambiente? A pergunta, além de pertinente, é muito importante. Para responder a ela, é preciso examinar em detalhes as características do organismo que supostamente constituem algum tipo de adaptação. Esse é o chamado programa adaptacionista (Gould e Lewontin, 1979). Para uma refutação da crítica de Gould e Lewontin ao programa adaptacionista, veja Mayr (1983), Brandon (1998) e West-Eberhard (1992).

Ao analisar as adaptações, é importante considerar as várias restrições (Mayr, 1983) que muitas vezes impedem que um componente do fenótipo atinja um grau ótimo de adaptabilidade. Não se pode esquecer que o alvo da seleção é o indivíduo como um todo e que existe uma interação entre

os efeitos da seleção sobre diferentes aspectos do fenótipo. Um bom exemplo é o *Archaeopteryx*, que primeiramente adquiriu as adaptações mais necessárias ao voo - penas, asas, olhos mais aguçados, cérebro maior -, mas ainda não estava de todo adaptado ao voo, pois conservou algumas características dos répteis (dentes, ossos na cauda).

Em tese, existem duas formas de provar que determinado traço constitui uma adaptação. Em primeiro lugar, podemos tentar demonstrar que a ocorrência daquela característica não pode ter sido casual. Entretanto, isso é muito difícil de se conseguir na prática. Em segundo lugar, podemos examinar as diversas vantagens adaptativas possíveis daquele traço para a sobrevivência do organismo; o fato de que o traço constitui uma adaptação é confirmado quando todas as tentativas de negar as vantagens são infrutíferas. O que deve ser testado é a eficácia adaptativa da característica fenotípica em questão.

É possível mostrar que quase todos os traços de um organismo são seletivamente significativos. Entre aqueles que já foram testados estão o melanismo nas mariposas, as listras nos caramujos, o mimetismo e alguns aspectos do dimorfismo sexual (Endler, 1986). Por outro lado, é quase impossível provar que alguma propriedade de um organismo *não tem significância evolutiva*. Assim, somos forçados a aplicar o segundo método e considerar o aparecimento de um traço como obra do acaso apenas se todas as tentativas de demonstrar o valor seletivo de uma determinada característica forem malsucedidas.

As adaptações são adquiridas gradualmente

Em geral, as novas adaptações são adquiridas de forma bastante gradual. O *Archaeopteryx*, pássaro que existiu há 145 milhões de anos, documenta quase com perfeição a transição entre os répteis e as aves. Ele ainda possuía dentes, uma longa cauda, costelas simples e o ílio e o ísquio separados, mas também tinha as penas, as asas, os olhos e o cérebro de um pássaro. Os ancestrais fósseis da baleia estão em um estágio intermediário em sua adaptação a dois meios diferentes. Darwin se maravilhou com o fato de uma estrutura complexa como o olho ter se formado por meio da seleção natural, mas os anatomistas comparativos mostraram não só que os olhos surgiram pelo menos quarenta vezes de forma independente no reino animal, mas que, entre os órgãos fotossensíveis existentes nos animais de hoje, são encontrados todos os estágios intermediários entre um simples ponto sensível à luz na epiderme e um olho perfeito com todos os acessórios. O mesmo gene regulador (*Pax 6*) aparece em todos os animais com olhos, mas também está presente em muitos animais sem olhos. Trata-se, ao que parece, de um gene regulador muito antigo que foi cooptado para a visão quando os olhos começaram a se formar.

Convergência

Os nichos ecológicos disponíveis muitas vezes são colonizados por organismos totalmente distintos, que, uma vez adaptados a tais nichos, tornam-se, por convergência, muito semelhantes. O exemplo mais marcante é o da fauna australiana de mamíferos marsupiais, que, na ausência de mamíferos placentários, desenvolveu tipos adaptativos correspondentes a (e surpreendentemente parecidas com) animais placentários do hemisfério norte, como o esquilo voador, a toupeira, o camundongo, o lobo, o texugo e o tamanduá. Pássaros que se alimentam de néctar, muito semelhantes na aparência mas bem diferentes do ponto de vista genético, são encontrados na Austrália (melifágídeos), África e Índia (nectarinídeos), no Havaí (drepanidíneos) e nas Américas (beija-

flores) (veja a Fig. 10.4).

As ratitas, aves com asas rudimentares, incapazes de voar, são encontradas na América do Sul, na África, em Madagascar, na Austrália e na Nova Zelândia; as aves do grupo das trepadeiras existem na Austrália, nas Filipinas, na África, na Holártica e na América do Sul. Os porcos-espinhos da América e da África, afastados em termos genéticos, são tão parecidos que até recentemente eram considerados parentes próximos. Casos semelhantes de convergência são encontrados em quase todos os grupos de animais e mesmo em plantas (como o cacto americano e a eufórbia africana, veja a Fig. 10.5). Mesmo animais muito distantes do ponto de vista genético, como os tubarões (peixes), os ictiossauros (répteis) e os golfinhos (mamíferos), podem se tornar parecidos por ocupar o mesmo nicho.

A ubiquidade da adaptação também é documentada em plantas, fungos, protistas e bactérias. As formas de vida apresentam uma capacidade assombrosa de variar, responder à seleção natural e tirar vantagem de oportunidades ecológicas.

CONCLUSÕES

A evolução nos organismos que se reproduzem sexualmente consiste em mudanças genéticas que são observadas de uma geração para outra em todas as populações, desde o menor deme local até o conjunto de populações que se entrecruzam de uma espécie biológica. Muitos processos, como as mutações, contribuem para as mudanças genéticas, que proporcionam a variação fenotípica sobre a qual atua a seleção natural. O fator mais importante, porém, é a recombinação, que é a principal responsável pelo suprimento quase que inesgotável de novos genótipos a cada geração.

A seleção natural elimina a maior parte dos organismos, poupando, em média, dois indivíduos por casal de pais. Os indivíduos mais bem adaptados ao ambiente biótico e abiótico são os que têm maior probabilidade de sobreviver. Esse processo favorece o desenvolvimento de novas adaptações e leva, portanto, ao avanço evolucionário. A evolução, que pode ser considerada uma mudança na composição genética de uma população, é um processo gradual, exceto no caso de certos processos cromossômicos que podem levar à produção de um indivíduo de uma nova espécie em um único passo.

O material genético (ácidos nucleicos) é constante e não está sujeito às influências do ambiente. Nenhuma informação genética pode ser transmitida das proteínas para os ácidos nucleicos, o que torna impossível a herança de caracteres adquiridos. Isso representa uma refutação absoluta de todas as teorias lamarckianas da evolução. O modelo darwiniano da evolução, baseado na variação aleatória seguida pela seleção natural, explica de modo satisfatório todos os fenômenos relacionados à evolução, em particular as adaptações.

III
ORIGEM E EVOLUÇÃO DA DIVERSIDADE: CLADOGÊNESE

CAPÍTULO 8 - AS UNIDADES DE DIVERSIDADE: ESPÉCIES

Os primeiros naturalistas europeus não faziam ideia da riqueza e diversidade das formas de vida em nosso planeta; tudo que conheciam eram os animais e plantas mais conspícuos das vizinhanças. Após a Idade Média, porém, as coisas mudaram com rapidez. As viagens de exploração entre os séculos XVI e XIX mostraram que cada continente possuía uma biota característica e também que havia grandes diferenças latitudinais, com os trópicos e as regiões ártica e temperada apresentando fauna e flora muito distintas. A pesquisa nos oceanos revelou a existência de uma abundante vida marinha, desde a superfície até as grandes profundezas, e o microscópio desvendou o mundo prolífico dos eucariontes do plâncton e do solo, dos pequenos artrópodes, das algas, dos fungos e das bactérias. As descobertas não terminaram aí; a paleontologia contribuiu com uma dimensão inteiramente nova, a das espécies que viveram em períodos geológicos remotos.

Este não é o lugar para discutir as grandes realizações da taxonomia, responsável pela descrição e classificação de quase quatro milhões de espécies de organismos (embora cinco a 20 milhões de espécies ainda não tenham sido descritas). Irei me limitar a uma explicação dos aspectos evolutivos desta surpreendente diversidade.

QUANTAS ESPÉCIES DE ORGANISMOS VIVOS EXISTEM ATUALMENTE?

Poucas pessoas leigas em biologia se dão conta de como é difícil responder a essa pergunta. Em primeiro lugar, as agamoespécies de organismos assexuados, particularmente entre os procariontes, são algo totalmente diferente das espécies biológicas de táxons de espécies que se reproduzem de forma sexuada. Além disso, a maioria dos táxons ainda nos reserva muitas surpresas. Em uma revisão de um gênero tropical de insetos ou aranhas, é comum que 80% das espécies observadas sejam desconhecidas. O mesmo se pode dizer dos nematódeos, ácaros e outros grupos obscuros. Em 1758, Lineu conhecia umas 9 mil espécies de plantas e animais; hoje em dia, 1,8 milhão de espécies de animais já foram catalogadas (excluindo as agamoespécies) e o número total de espécies é estimado entre cinco e 10 milhões. A maior parte das espécies vive nas copas das árvores das florestas pluviais tropicais; como de 1% a 2% dessas florestas são destruídos a cada ano, esse número deverá diminuir consideravelmente num futuro próximo.

TABELA 8.1 – Número de espécies vivas descritas (em milhares)

<i>Reino</i>		<i>Filo ou Classe</i>	
Protozoários	100	Vertebrados	50
Algas	300	Nematódeos	500
Plantas	320	Moluscos	120
Fungos	500	Artrópodes	4.650
Animais	<u>5.570</u>	(crustáceos	150)
	6.790	(aracnídeos	500)
		(insetos	4.000)

FONTE: May (1990)

Os números propostos por Robert May na Tabela 8.1 são bastante conservadores, já que se

baseiam no conceito biológico de espécie. Se usarmos o conceito tipológico da espécie (veja mais adiante), a quantidade poderá ser bem maior. Os números obtidos por May também são pequenos porque não distinguem entre espécies irmãs. Uma estimativa de 5,57 milhões para o número de espécies atuais de animais pode ser considerada modesta, mas outras estimativas que chegam à casa dos 30 milhões são exageradas. A maior utilidade desses números é para fins comparativos. Assim, por exemplo, o número de espécies de aves voadoras de sangue quente (9.800) é mais do que duas vezes maior do que o número de espécies de mamíferos (4.800) (Tabela 8.2).

TABELA 8.2 – Número de espécies nas maiores classes de vertebrados

Peixes teleósteos	27.000
Anfíbios	4.000
Répteis	7.150
Pássaros	9.800
Mamíferos	4.800

Os mamíferos e as aves são os animais mais conhecidos; mesmo assim, todo ano são descobertas, em média, três novas espécies de pássaros. No caso dos mamíferos, novos animais de grande porte foram descobertos recentemente no Vietnã. O número de 9.800 espécies de aves resulta de uma interpretação liberal de espécies politípicas, na qual populações periféricas isoladas são consideradas como subespécies (um exemplo aparece na Fig. 8.1). Se muitas dessas populações fossem consideradas aloespécies, o número de espécies de aves aumentaria para umas 12 mil. O maior grupo conhecido de animais é o dos besouros. No caso de muitas famílias de animais, ou mesmo de algumas ordens ou classes, não existe hoje em dia nenhum especialista no mundo. Teme-se que a rapidez com que novas espécies são descritas venha a diminuir no futuro. Para uma discussão desse problema, veja May (1990).

Há muito tempo que os naturalistas vêm observando um fato paradoxal. De um lado, as populações de uma mesma espécie exibem mudanças graduais, tanto no espaço como no tempo; de outro, existem lacunas importantes entre todas as espécies e entre todos os táxons superiores. Nada tem impressionado mais os paleontólogos do que a natureza descontínua do registro fóssil. Foi por isso que muitos cientistas passaram a defender teorias saltacionistas da evolução. Uma vez que hoje sabemos que os saltos evolutivos não acontecem, devemos nos perguntar: qual é a origem das lacunas entre as espécies?

A ESPÉCIE COMO UM CONCEITO E COMO UM TÁXON

É evidente que não podemos discutir a origem das lacunas entre as espécies se não compreendermos muito bem o que é uma espécie. Entretanto, os naturalistas têm enfrentado grandes dificuldades para chegar a um consenso quanto a essa questão; chegam a rotular essas discussões como “o problema da espécie”. Mesmo nos dias de hoje ainda não há uma unanimidade quanto à definição de espécie. Existem várias razões para que isso aconteça, porém duas são mais importantes. A primeira é que o termo “espécie” é aplicado de duas maneiras bem diferentes: a espécie como um conceito e a espécie como um táxon. O conceito de espécie é usado para representar o papel que determinado tipo de animal ou planta desempenha na natureza.

A espécie como um táxon é um objeto zoológico ou botânico, um agregado de populações

que, juntas, satisfazem à definição de um conceito de espécie. O táxon *Homo sapiens* é um agregado de populações geograficamente distribuídas que, como um todo, satisfazem a certo conceito de espécie (veja mais adiante). A segunda causa do “problema da espécie” é que nos últimos cem anos a maioria dos naturalistas abandonou o conceito tipológico de espécie para adotar o conceito biológico.

Se as diferenças, de uma região para outra, entre as populações de uma espécie são muito pequenas para justificar uma distinção taxonômica, a espécie é chamada de monotípica. Com frequência, porém, certas raças geográficas de uma espécie são distintas o suficiente para serem consideradas subespécies. Uma espécie formada por várias subespécies recebe o nome de politípica (Fig. 8.1).

Conceitos de espécie

Tradicionalmente qualquer classe de objetos encontrados na natureza, vivos ou não, era chamada de espécie se fosse diferente o bastante das outras classes semelhantes. Cada uma de tais espécies apresentava características peculiares que tornavam possível distingui-la das demais espécies. Os filósofos as chamavam de “tipos naturais”.

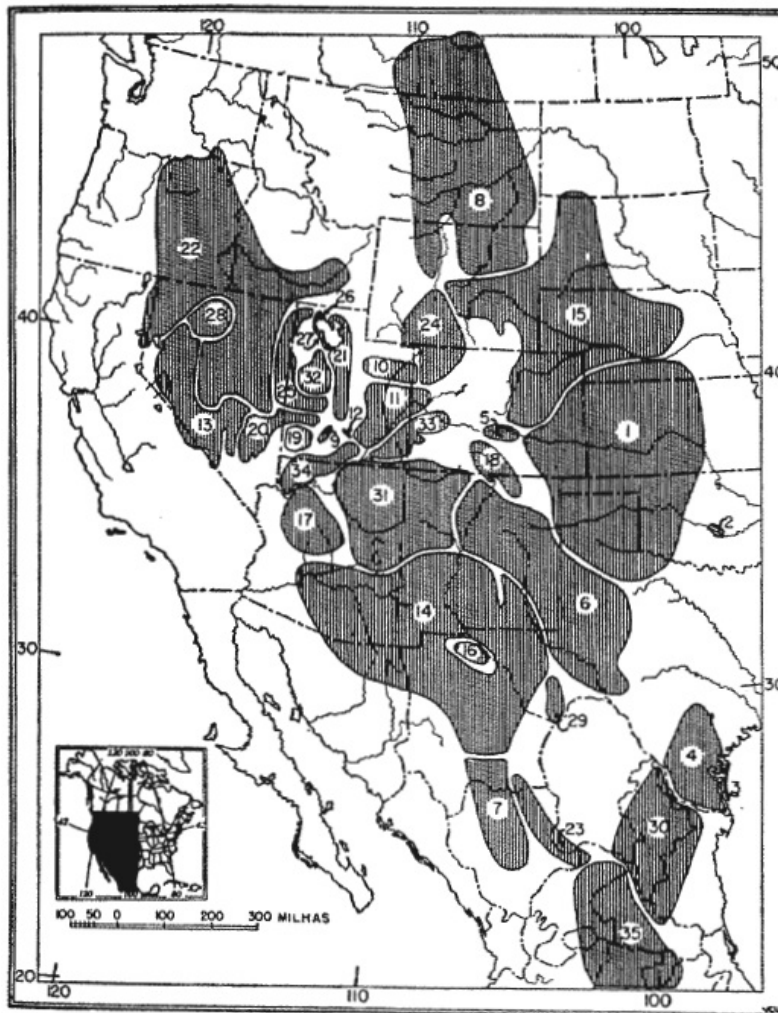


FIGURA 8.1
Espécie politípica. Distribuição de 35 subespécies do rato-canguru (*Dipodomys ordii*). Os números indicam as regiões ocupadas pelas várias subespécies.
Fonte: Mayr, 1969.

Esse conceito em que a espécie é considerada uma classe bem definida é chamado de

conceito tipológico de espécie. Segundo ele, uma espécie é um tipo constante, separado de todas as outras por uma barreira intransponível. No caso de espécies que se reproduzem sexualmente, em geral não é difícil separar os organismos encontrados em certa região e em determinado momento em espécies diferentes. As condições que acabamos de descrever definem a chamada “situação adimensional”. Neste caso, as espécies coexistem ao mesmo tempo e no mesmo lugar e costumam ser separadas umas das outras por uma descontinuidade bem definida.

No final do século XIX e início do século XX, cada vez mais naturalistas começaram a perceber que as espécies de organismos não são tipos ou classes, mas populações ou grupos de populações (veja o Capítulo 5). Além disso, descobriram que o princípio operacional básico do conceito tipológico de espécie - “o status de uma espécie é determinado pelo grau de diferenças fenotípicas” - apresentava dificuldades de ordem prática. Assim, por exemplo, foi encontrado um número cada vez maior de populações *simpátricas* que não se acasalavam, embora não apresentassem diferenças taxonômicas significativas, o que não estava de acordo com a definição tipológica de espécie. Espécies como essas são hoje chamadas de *espécies crípticas* ou *irmãs*. Tais espécies apresentam as mesmas diferenças genéticas, comportamentais e ecológicas das espécies tradicionais que são fenotipicamente diferentes, mas não possuem as diferenças taxonômicas tradicionais. Espécies irmãs também são observadas nas plantas (Grant, 1981) e nos protistas.

ESPÉCIES IRMÃS

Espécies coexistentes que não apresentam diferenças taxonômicas notórias são relativamente comuns. O padrão de distribuição da incidência de malária na Europa era considerado inexplicável, até que se descobriu que o mosquito transmissor da malária, o *Anopheles maculipennis*, era na verdade um complexo de seis diferentes espécies irmãs, sendo que algumas delas não são vetores do parasita da malária. O famoso protozoologista T. M. Sonneborn estudou durante mais de 40 anos o ciliado *Paramecium aurelia* e suas variedades antes de se dar conta de que se tratava, na realidade, de 14 espécies irmãs. Quase 50% das espécies de grilos norte-americanos foram descobertas apenas pelas diferenças entre os sons que produzem, tal é a semelhança morfológica entre elas. Até hoje, pouco se sabe a respeito da frequência de espécies irmãs na maioria dos filos e classes de animais (veja o Quadro 8.1).

A descoberta do que poderia ser considerado a situação oposta também foi embaraçosa para os taxonomistas tipológicos. Descobriu-se que muitas espécies possuem indivíduos bem diferentes do resto da população e que mesmo assim são capazes de se acasalar com indivíduos “normais”. O par formado pelo ganso azul e o ganso da neve é um exemplo, entre muitos outros citados em Mayr (1963: 150-158). As duas situações não estavam de acordo com a definição tipológica de espécie.

Por fim, os taxonomistas chegaram à conclusão de que havia necessidade de desenvolver um novo conceito de espécie que não se baseasse no grau de diferença entre os organismos, mas em algum outro critério. Esse novo conceito se baseou em duas premissas: (1) as espécies são compostas de populações; (2) as populações são co-específicas se forem capazes de se entrecruzar com sucesso. Isso levou ao chamado *conceito biológico de espécie*: “Espécies são grupos de populações naturais capazes de se acasalar entre si, mas não com outras populações.” Em outras palavras, uma espécie é uma comunidade reprodutiva. A identidade da espécie é assegurada pelo chamado *mecanismo de isolamento*, isto é, pelas propriedades dos indivíduos que impedem que eles se acasalem com indivíduos de outras espécies.

Quadro 8.1 – Espécies irmãs

Espécies irmãs são populações naturais isoladas umas das outras em termos reprodutivos, embora coexistam simpatricamente e sejam quase impossíveis de ser distinguidas com base nos traços taxonômicos convencionais. São muito comuns nos táxons superiores.

EXISTEM OUTROS CONCEITOS E DEFINIÇÕES DE ESPÉCIE

Nos últimos cinquenta anos, seis ou sete outros conceitos de espécie foram propostos (Wheeler e Meier, 2000). Esses novos conceitos de espécie seriam válidos? Acredito que não. Para começar, nenhum dos autores desses novos conceitos parece compreender a diferença entre a espécie como um *conceito* e a espécie como um *táxon*. Em vez de novos conceitos, propuseram novos critérios operacionais para delimitar o táxon espécie (veja o Quadro 8.2).

Quadro 8.2 – Os três significados de espécie

A palavra “espécie” infelizmente tem diferentes significados, o que pode levar a muitos mal-entendidos. É possível identificar ao menos três usos distintos para a palavra (Bock, 1995).

A espécie como conceito. No fim do século XIX e início do século XX, o conceito tipológico de espécie, que era usado por todos os taxonomistas clássicos, foi suplementado (e mais tarde substituído) pelo conceito biológico de espécie. Os filósofos costumavam chamar as espécies tipológicas de tipos naturais. O conceito tipológico não leva em conta a natureza populacional das espécies e seu potencial evolutivo. Quando estamos em dúvida se uma população pertence ou não a determinada espécie, podemos usar um critério baseado no conceito biológico de espécie: a compatibilidade reprodutiva. No caso de populações simpátricas, o critério é fácil de ser aplicado; em populações alopátricas, porém, temos que nos basear em dados indiretos e os resultados não são tão confiáveis.

A espécie como táxon. Quando estudamos a distribuição geográfica das espécies, observamos que a maioria é formada por populações locais que diferem entre si em maior ou menor grau. Esse conjunto de populações constitui a espécie como um táxon, contanto que atenda à definição de espécie como um conceito. A espécie como um táxon é sempre multidimensional, enquanto as espécies que apresentam subdivisões bem definidas (subespécies) são chamadas de politípicas.

A espécie como categoria. Esta é a posição na classificação lineana ocupada pelo táxon que recebeu o nome de espécie. As agamoespécies reconhecidas pelos estudiosos dos organismos assexuais também são classificadas como espécies na hierarquia lineana, embora não formem populações no sentido em que o termo é usado na definição biológica de espécie.

O conceito de espécie descreve o papel que a mesma desempenha na natureza. Até hoje, apenas dois conceitos de espécie foram propostos. Conforme o primeiro, a espécie é uma classe bem definida (conceito tipológico); de acordo com o segundo, é uma comunidade reprodutiva (conceito biológico). Nos dois casos, existe alguma liberdade na escolha dos critérios segundo os quais uma espécie pode ser delimitada de acordo com um determinado conceito. Na definição de espécie proposta por Willi Hennig, o conceito de espécie biológica foi modificado para permitir a

delimitação de *ciados* apropriados. O conceito de reconhecimento de Hugh Paterson nada mais é do que uma descrição do conceito biológico de espécie em outras palavras. O conceito evolucionista de G. G. Simpson contém critérios que não podem ser definidos e é inútil na prática. Finalmente os vários ditos conceitos filogenéticos de espécie não passam de receitas tipológicas para determinar a espécie como um táxon. Nenhum dos novos conceitos propostos é de fato novo. Trata-se ou de descrições dos dois conceitos básicos em novas palavras ou de instruções sobre como delimitar o táxon espécie.

O conceito biológico de espécie se aplica apenas aos organismos que se reproduzem sexualmente. Os organismos assexuados são divididos em agamoespécies (veja mais adiante). Como já foi dito, nos últimos anos vários conceitos de espécie foram propostos, mas nenhum foi capaz de substituir o conceito biológico. O paleontólogo G. G. Simpson acreditava que, para a paleontologia, era necessário que houvesse um conceito separado de espécies e propôs o conceito de espécie evolutiva. Entretanto, essa definição contém vários critérios que não podem ser bem delimitados. Além disso, sua definição de espécie não ajuda na delimitação de espécies numa linhagem filética. O conceito filogenético de espécie não passa de uma instrução tipológica de sobre como delimitar táxons espécie numa: árvore filogenética. Da mesma forma, o conceito de espécies de reconhecimento é simplesmente uma formulação diferente do conceito biológico de espécie.

O SIGNIFICADO DE ESPÉCIE

Um darwinista está sempre interessado em conhecer a origem de todas as propriedades dos seres vivos. Ele então pergunta: “Por que existem espécies? Por que os indivíduos que se reproduzem sexualmente se agrupam em espécies? Por que o mundo orgânico não é feito simplesmente de indivíduos independentes, capazes de se reproduzir com qualquer organismo de alguma forma semelhante que encontrarem pela frente?” A resposta está no estudo dos híbridos. A hibridação, quando possível, costuma produzir indivíduos inferiores, muitas vezes estéreis. Isso demonstra que os genótipos, por serem sistemas harmoniosos e bem ajustados, devem ser similares para que um cruzamento seja bem-sucedido. Se não forem, como em geral acontece nos cruzamentos entre indivíduos de espécies diferentes, os zigotos híbridos tenderão a ser uma combinação desequilibrada dos genes dos pais e o resultado será um indivíduo inferior.

E por isso que existem as espécies. Os mecanismos que as isolam surgiram para proteger a integridade de genótipos harmoniosos, equilibrados. A organização de indivíduos e populações em espécies evita a degradação de genótipos maduros, bem-sucedidos, que ocorreria caso se misturassem com genótipos incompatíveis. Assim, a integridade das espécies é mantida pela seleção natural.

Mecanismos de isolamento

Quais são, porém, estes mecanismos? Vamos começar por defini- los: *mecanismos de isolamento são propriedades biológicas de organismos individuais que impedem o intercruzamento de populações de espécies diferentes, fias regiões em que as mesmas são simpátricas.*

Essa definição deixa bem claro que as barreiras geográficas e outros fatores não biológicos que impedem que duas populações se misturem não são considerados mecanismos de isolamento. Além disso, estes, em particular nas plantas, são muitas vezes imperfeitos, ou seja, não impedem a

produção ocasional de espécimes híbridos. Entretanto, esse hibridismo fortuito não é suficientemente bem-sucedido para levar a um inter cruzamento generalizado e à conseqüente fusão de populações das duas espécies.

Várias maneiras de classificar os mecanismos de isolamento têm sido propostas. A forma que adotei consiste em dispor esses mecanismos na seqüência em que as barreiras precisam ser superadas pelos parceiros potenciais (Tabela 8.3).

Diferentes grupos de organismos podem estar sujeitos a mecanismos de isolamento variados. As espécies de mamíferos e de aves, por exemplo, são em geral mantidas isoladas por incompatibilidades comportamentais. Os híbridos podem ser viáveis, como acontece com muitas espécies de patos, e mesmo assim as duas espécies nunca se acasalam. Não é correto supor que o principal mecanismo de isolamento seja sempre a esterilidade. A esterilidade parece ser mais importante nas plantas do que nos animais, pois a fecundação nas plantas é “passiva”, ou seja, é realizada pelo vento, por insetos, pássaros ou outros agentes externos. Por esse motivo, os híbridos ocorrem com mais freqüência nas plantas. Como já dissemos, a produção ocasional de híbridos raras vezes leva à fusão de duas espécies parentais; nas plantas, porém, a hibridização pode levar, através da aloploidia, à formação de novas espécies (veja mais adiante e também o Capítulo 9).

TABELA 8.3 – Classificação dos mecanismos de isolamento

-
1. Mecanismos pré-acasalamento ou pré-zigóticos: impedem o acasalamento de indivíduos de espécies diferentes.
 - (a) Os parceiros em potencial não se encontram (isolamento sazonal ou ambiental)
 - (b) Incompatibilidades comportamentais impedem o acasalamento (isolamento etológico)
 - (c) Os parceiros tentam copular, mas não há transferência de esperma (isolamento mecânico)

 2. Mecanismos pós-acasalamento ou pós-zigóticos: reduzem o sucesso dos cruzamentos entre indivíduos de espécies diferentes.
 - (a) A transferência de esperma acontece, mas o óvulo não é fecundado (incompatibilidade dos gametas)
 - (b) O óvulo é fertilizado, mas o zigoto não sobrevive (mortalidade dos zigotos)
 - (c) O zigoto se transforma em um híbrido F1 de viabilidade reduzida (mortalidade dos híbridos)
 - (d) O híbrido F1 é perfeitamente viável, mas parcial ou totalmente estéril, ou produz híbridos F2 deficientes (esterilidade dos híbridos)
-

O estudo da base genética dos diversos mecanismos de isolamento ainda está no início. O número de genes necessários para estabelecer o isolamento reprodutivo varia de um, como acontece com o gene que controla a produção de um feromônio em duas espécies de borboletas, até os 14 ou mais que são responsáveis pela esterilidade dos machos híbridos de duas espécies aparentadas da mosca *Drosophila*.

Hibridação

A hibridação é tradicionalmente definida como o inter cruzamento de espécies já bem estabelecidas; o produto desse cruzamento é chamado de híbrido. A troca de genes entre diferentes populações da mesma espécie (conhecida como fluxo gênico) é bastante frequente, mas não deve ser

confundida com a hibridação; esta última ocorre quando os mecanismos de isolamento são ineficazes. O resultado da hibridação bem-sucedida pode ser a transferência (“introgressão”) de genes de uma espécie no genoma de outra espécie. Em algumas populações, especialmente aquelas em que existe um alto grau de endogamia, a introgressão pode aumentar a aptidão dos indivíduos.

A frequência da hibridação é bastante variável. Ela é rara na maioria dos animais superiores, mas frequente em um ou outro gênero. Assim, por exemplo, a hibridação é muito comum entre as seis espécies de tentilhões de solo (*Geospiza*) das ilhas Galápagos, aparentemente sem nenhuma perda de aptidão. Também é comum em algumas famílias de plantas. Apesar da frequência da introgressão nessas famílias, a hibridação raras vezes leva à fusão de duas espécies e ainda mais dificilmente à formação de uma nova espécie.

Nas plantas, a duplicação do número de cromossomos de um híbrido pode levar à produção de uma espécie alotetraploide quase fértil (veja a Fig. 5.2). Em certos grupos de vertebrados (répteis, anfíbios e peixes), os híbridos podem se propagar por partenogênese, e funcionar como uma espécie independente. Os híbridos da geração F1 podem mostrar maior viabilidade (“vigor híbrido”) nos cruzamentos de algumas espécies, mas a situação se inverte na geração F2 e nas gerações posteriores em retrocruzamentos. Em geral, as zonas de hibridação ocorrem nos casos em que duas populações (“espécies”) que ainda não adquiriram mecanismos de isolamento eficazes entram pela primeira vez em contato.

Especificidade das espécies

Embora cada indivíduo de uma população seja diferente de todos os outros e cada população seja distinta de todas as demais, a variabilidade dentro de uma espécie não significa que seus membros não compartilhem características específicas da espécie. Essas características não são constantes, mas tendem a variar de uma geração para outra e, o que é ainda mais importante, estão sujeitas aos mecanismos da evolução. As mais importantes são indubitavelmente os mecanismos de isolamento; outras podem ser propriedades ecológicas, como a preferência por determinado nicho.

Apesar da presença de diversos fatores locais produtores de divergência, a manutenção das características básicas de uma espécie é assegurada pela existência de certos processos de integração, dos quais um dos mais importantes é o fluxo gênico (veja o Capítulo 5). Igualmente importante é a natureza conservadora do genótipo. O genótipo médio de uma população local é o resultado da ação da seleção natural sobre centenas ou milhares de gerações anteriores. Existe uma alta probabilidade de que qualquer desvio em relação ao genótipo ótimo seja eliminado pela seleção natural normalizadora.

Por outro lado, os fatores de seleção podem não ser os mesmos em toda a região ocupada por uma espécie. A temperatura, por exemplo, varia com a latitude, e as populações locais de muitas espécies tendem a se adaptar à temperatura local. As variações graduais das características de uma espécie que acompanham as alterações do ambiente são chamadas de *clines*. Um cline é sempre definido em relação a um caráter específico; assim, uma espécie pode apresentar vários clines, cada um associado a uma característica variável do ambiente.

As espécies entre os organismos assexuados (agamoespécies)

O equivalente das espécies biológicas dos organismos que se reproduzem sexualmente não existe no caso dos organismos assexuados.

Comunidades reprodutivas, como as biopopulações, são desconhecidas entre os procariontes. Por essa razão, não é fácil determinar quantas “espécies” de bactérias existem hoje em dia. Além do mais, bactérias tão diferentes como as eubactérias e as arqueobactérias, às vezes classificadas em reinos distintos, trocam genes com frequência por transferência lateral. Assim, no caso dos organismos assexuados, somos forçados a recorrer à definição tipológica de espécie e classificar tais espécies, conhecidas como agamoespécies, de acordo com seu grau de diferença.

A reprodução assexuada também existe entre os eucariontes. Em ambos os casos, cada indivíduo pertence a um clone de indivíduos geneticamente idênticos. Sempre que acontece uma nova mutação, ela dá origem a um novo clone. Todos os clones estão sujeitos à seleção natural. Por causa dela, muitos clones são eliminados, o que produz lacunas entre grupos de clones bem-sucedidos. Quando uma dessas lacunas se torna grande o bastante, os grupos de clones envolvidos passam a ser considerados espécies distintas. A especiação dos procariontes induzida por mutações e pela extinção de clones intermediários é totalmente diversa da especiação entre espécies biológicas. As *agamoespécies* (linhagens assexuadas), consideradas tão diferentes entre si quanto os táxons de espécies biológicas, ocupam a categoria de espécie na classificação lineana.

No próximo capítulo veremos como é possível a formação de novas espécies apesar da presença dos vários mecanismos de isolamento para preservar a coesão das espécies que já existem.

CAPÍTULO 9 - ESPECIAÇÃO

Nos Capítulos 5 a 7, discutimos os processos evolutivos aos quais uma população está sujeita. Se esses fossem os únicos processos possíveis, o número total de espécies no mundo não poderia aumentar. Se uma espécie se extinguisse, não haveria como substituí-la. Lamarck estava ciente deste problema; a solução que encontrou foi postular o surgimento contínuo de novas espécies por meio da geração espontânea. As novas espécies começariam como organismos muito simples, mas evoluiriam até se tornar plantas e animais superiores. Hoje sabemos que, devido à composição atual da atmosfera terrestre, a geração espontânea de novas formas de vida, que era possível há 3,8 bilhões de anos, não pode ocorrer nos dias de hoje. Precisamos procurar outra resposta.

ESPECIAÇÃO

Sabemos que novas espécies surgem constantemente. Mas qual o mecanismo responsável por isso? Como se originaram as milhões de espécies que existem hoje em dia? Afinal, o processo de multiplicação de espécies é algo bem distinto da evolução de uma espécie isolada. Também queremos saber como e por que evoluíram tipos diferentes como as bactérias, os fungos, as sequoias-gigantes, os beija-flores, as baleias e os grandes antropoides. Na verdade, queremos saber tudo a respeito da evolução da vida na Terra.

Os cientistas levaram muito tempo para responder a essas perguntas. Darwin, por exemplo, não conseguiu resolver o problema da especiação. Ironicamente, até mesmo a redescoberta do trabalho de Mendel, em 1900, levou a um retrocesso na pesquisa da biodiversidade, pois a genética passou a procurar a resposta no nível dos genes. Em consequência, os maiores geneticistas da época, como T. H. Morgan, H. J. Muller, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e Sewall Wright, não foram capazes de contribuir de forma significativa para o entendimento do fenômeno da especiação. A metodologia que adotaram, centrada em processos que ocorriam em um *pool* gênico isolado, não era a mais adequada para estudar a questão da biodiversidade.

Para compreender melhor a especiação, era preciso usar uma metodologia diferente, baseada na comparação entre as diversas populações de uma espécie, ou seja, no estudo das variações geográficas. Esta foi a abordagem usada pelos taxonomistas evolucionistas, em particular na Inglaterra, na Alemanha e na Rússia. Foram necessários mais de sessenta anos após 1859 para que os especialistas em aves, mamíferos, borboletas e alguns outros grupos de animais concordassem em que a abordagem geográfica era a melhor forma de resolver o problema da especiação. Eles adotaram a teoria da *especiação geográfica* ou *alopátrica*, segundo a qual uma nova espécie pode surgir quando uma população adquire mecanismos de isolamento enquanto está separada da população que lhe deu origem. Infelizmente, o trabalho desses pioneiros permaneceu quase que ignorado pelos geneticistas. Foi apenas na década de 1940, durante a chamada síntese evolucionista, que os geneticistas e os naturalistas-taxonomistas trocaram ideias a respeito de suas pesquisas e produziram um resumo do que haviam descoberto (Mayr e Provine, 1980).

Foi então que se percebeu que, para compreender a origem da biodiversidade, não era suficiente apenas estudar uma única população em ocasiões variadas, mas que era preciso comparar diferentes populações contemporâneas de uma espécie em uma mesma ocasião. Primeiro é necessária uma comparação de populações locais (*demes*), cada uma das quais formada pelos indivíduos

capazes de se acasalar que vivem em uma certa região. Em seguida, estudam-se as diferentes raças geográficas de uma espécie. Estas se misturam de maneira gradual com outras raças geográficas da mesma espécie ou, quando separadas por uma barreira geográfica, podem diferir em algumas características taxonômicas bem definidas. Na verdade, algumas raças geograficamente isoladas podem ser tão distintas que se torna quase arbitrário rotular uma delas como subespécie geográfica ou como uma nova espécie. Por fim, estudam-se as diferenças entre as espécies, especialmente as simpátricas, que parecem mais próximas. Colocando esses diferentes tipos de populações na sequência correta, pode-se reconstituir o processo de especiação.

A especiação geográfica, que parece ser o modo exclusivo de especiação entre as aves e os mamíferos, tem sido a forma mais estudada pelos cientistas (Mayr, 1963; Mayr e Diamond, 2001). Entretanto, para compreender melhor a especiação, devemos primeiro rever o problema a partir do ponto de vista histórico.

Para compreender de que maneira uma espécie pode dar origem a várias outras, é necessário compreender o que é uma espécie. Como vimos no Capítulo 8, uma espécie táxon é um grupo de “populações capazes de realizar cruzamentos entre si, mas não com outras populações”. Tal comunidade reprodutiva também é diferente dos ancestrais e dos descendentes, o que motivou alguma confusão. Ao comparar populações que tinham vivido em épocas diferentes mas que pertenciam à mesma linhagem filética, alguns paleontólogos as consideraram espécies diferentes, pois apresentavam distinções significativas, e eles usavam a palavra especiação para designar o surgimento de tais diferenças. Contudo, mudanças desse tipo não contribuem para aumentar o número de espécies. É mais adequado usar o termo *evolução filética* para designá-las (Fig. 9.1).

Quando os evolucionistas modernos falam em especiação, estão se referindo à *multiplicação* de espécies, isto é, à produção de várias novas espécies a partir de uma única espécie parental. Foi o que Darwin observou na viagem do Beagle, quando concluiu que uma espécie colonizadora de mimídeo proveniente da América do Sul havia dado origem a três espécies de mimídeos em diferentes ilhas do arquipélago de Galápagos. É esse processo que hoje recebe o nome de especiação geográfica ou alopátrica.

O PROCESSO DE ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

A questão fundamental levantada pelo processo de especiação alopátrica é: qual é a origem do isolamento reprodutivo? Para encontrar a resposta, não devemos estudar a espécie como se ela fosse constituída por uma única população; precisamos encará-la a partir de um ponto de vista mais amplo, considerando-a um táxon multidimensional.

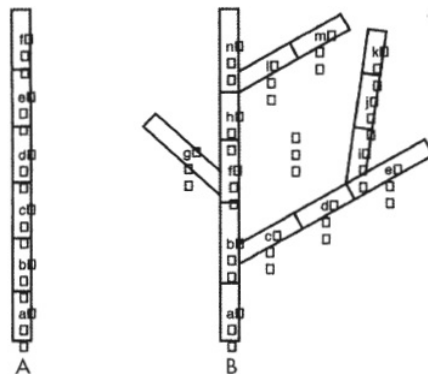


FIGURA 9.1

Evolução filética e especiação. No exemplo A (evolução filética), depois de milhares ou milhões de anos, a espécie *a* se transformou na espécie *f*, mas continua a ser uma única espécie. No exemplo B (especiação), a espécie *a* deu origem a cinco novas espécies (*g*, *m*, *n*, *k*, *e*), por meio de um processo de multiplicação de espécies.

Nem todas as populações de um táxon estão em contato umas com as outras, trocando genes ativamente. Algumas delas estão isoladas geograficamente por barreiras formadas por rios, montanhas, desertos e outros tipos de terrenos desfavoráveis à espécie. Essas barreiras reduzem ou impedem o fluxo de genes em espécies que se reproduzem sexualmente e permitem que cada população isolada evolua de forma independente das outras populações da mesma espécie. Uma população que evolui em separado das outras é chamada de espécie incipiente.

O que acontece em uma população isolada? Ocorrem inúmeros processos genéticos que podem diferir de processos similares na espécie parental. Novas mutações podem acontecer, alguns genes são acidentalmente perdidos, eventos de recombinação resultam na produção de novos fenótipos, diferentes daqueles da espécie parental, e pode haver uma imigração ocasional de diferentes genes vindos de outras populações. E o que é mais importante, a população isolada está sujeita a um ambiente um pouco distinto do ambiente médio da espécie parental e, portanto, os efeitos da seleção natural também são diferentes.

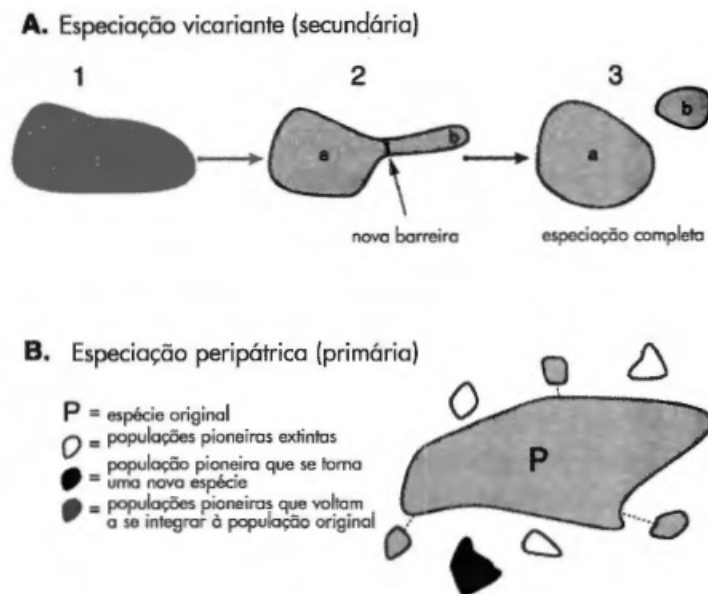
Apesar da atividade constante da seleção normalizadora, o genoma da população isolada sofre uma reestruturação e começa a divergir do resto da espécie. Caso esse processo continue por um tempo suficientemente longo, a população isolada poderá se tornar geneticamente diferente para se qualificar como uma espécie distinta. Durante o processo, a população isolada pode adquirir novos mecanismos de isolamento que a impeçam de cruzar com outras populações da mesma espécie, mesmo que as barreiras geográficas sejam removidas. Quando isso acontece, a espécie incipiente passa a ser reconhecida como uma nova espécie. O processo que acabamos de descrever representa a especiação geográfica ou alopátrica. Qual o destino do grande número de espécies incipientes que estão se formando a todo momento? A maioria é reintegrada à espécie parental antes de haver alcançado o status de espécie; apenas uma pequena porcentagem dessas espécies incipientes completa o processo de especiação. Na verdade, existem dois tipos de especiação alopátrica.

Especiação vicariante

Na especiação vicariante, o isolamento é causado pelo surgimento de uma barreira geográfica entre duas regiões habitadas pela mesma espécie (Fig. 9.2). Assim, por exemplo, a inundação do estreito de Bering no final do Pleistoceno produziu uma barreira oceânica entre a Sibéria e o Alasca e iniciou uma divergência das populações das espécies holárticas. Esse tipo de especiação vicariante por isolamento secundário é mais comum nas regiões continentais. O avanço das geleiras no início de cada glaciação forçou as populações de muitas espécies a se recolherem em refúgios glaciais isolados, onde divergiram umas das outras em maior ou menor grau. Um fenômeno semelhante parece ter ocorrido nos trópicos, onde, durante os períodos áridos do Pleistoceno, a floresta úmida tropical ficou reduzida a algumas ilhas de vegetação. Muitas das populações que habitavam esses refúgios se tornaram novas espécies.

No caso da especiação peripátrica, o isolamento é causado pelo estabelecimento de uma população fundadora fora da região normalmente ocupada por uma espécie (Fig. 9.2). Essa população fundadora está separada das outras populações da mesma espécie por uma barreira natural e pode evoluir de forma independente. A importância da especiação peripátrica está no fato de que as populações fundadoras quase sempre são pequenas e empobrecidas em termos genéticos, pois descendem de um número pequeno de indivíduos. Assim, o *pool* gênico da nova população tende a ser diferente do da espécie parental, o que facilita uma reestruturação do genótipo e o

estabelecimento de novas interações epistáticas (entre genes). As populações fundadoras também são expostas a uma maior pressão seletiva em novos ambientes; assim, encontram-se em uma situação ideal para evoluir e se adaptar a novos nichos e regiões (Mayr, 1954). Ao mesmo tempo, porém, correm o sério risco de extinção e estão potencialmente expostas à influência conservadora do fluxo gênico. Para que uma nova espécie se forme, o isolamento tem que ser quase total (veja o Capítulo 10).



Especiação peripátrica
 FIGURA 9.2
 Duas formas de especiação alopátrica.

OUTROS TIPOS DE ESPECIAÇÃO

Na década de 1850, Darwin formulou uma teoria de especiação baseada na divergência ecológica. Postulou que, se diferentes indivíduos em uma população adquirissem preferências por nichos distintos, eles dariam origem a espécies distintas após muitas gerações. Tal especiação ocorreria sem necessidade de isolamento geográfico; seria, portanto, uma especiação simpátrica. Durante os oitenta anos seguintes, esta foi a teoria mais aceita da especiação (Mayr, 1992). Entretanto, essa teoria não foi confirmada pelos estudos de casos de especiação envolvendo mamíferos, aves, borboletas e besouros. Em meu livro *Systematics and the Origin of Species*, escrito em 1942, mostrei que, nestes grupos de animais, o único mecanismo de especiação conhecido era o isolamento geográfico; não existia nenhum caso documentado de especiação simpátrica.

Especiação simpátrica

A ocorrência exclusiva da especiação alopátrica em mamíferos e aves, porém, não refuta a possibilidade de que a especiação simpátrica seja observada em outros grupos de organismos. Os entomólogos apresentaram provas convincentes (Bush, 1994) de que, entre os insetos que se especializaram em se alimentar do néctar de certas plantas, a especiação simpátrica pode ocorrer através do cenário descrito a seguir. Alguns indivíduos de uma espécie de insetos que preferem se

alimentar da planta A podem desenvolver preferência pela planta B. Se os acasalamentos dos insetos ocorrerem apenas nas vizinhanças das plantas que eles frequentam, os insetos que preferem a planta B cruzarão apenas com outros insetos que preferem a planta B. Com o passar do tempo, irão adquirir mecanismos de isolamento em relação aos insetos que preferem a planta A. Essa especiação em geral é evitada pelo fato de que os insetos que frequentam a planta A cruzam ocasionalmente com insetos que frequentam a planta B. Existem indicações, porém, de que, em alguns casos, os insetos que preferem a planta B se recusam a cruzar com insetos que preferem a planta A. Essa discriminação na escolha do parceiro age como uma barreira entre os dois tipos de insetos e pode levar a uma especiação simpátrica dos colonizadores da planta B.

No caso dos peixes de água doce, existem muitas situações em que a especiação simpátrica é a melhor explicação para a existência de duas ou mais espécies muito semelhantes na mesma região. Assim, por exemplo, alguns lagos vulcânicos da República de Camarões são habitados por duas ou mais espécies de peixes ciclídeos que se parecem mais entre si do que com a espécie parental, encontrada no rio que serve de vertedouro para o lago. O mecanismo responsável pela especiação simpátrica neste caso e em outros semelhantes é a preferência concomitante das fêmeas por um certo hábitat e pelas características de um macho com a mesma preferência ecológica. Isso não é observado nos peixes ciclídeos da América. A especiação simpátrica por meio da aquisição simultânea de preferências de acasalamento (seleção sexual) e ecológicas já foi demonstrada para várias famílias de peixes de água doce.

Os híbridos decorrentes do intercruzamento de duas espécies incipientes podem apresentar um grau de aptidão menor que o das espécies parentais. Tais casos corroboram a teoria da especiação por hibridização, de Wallace e Dobzhansky. Este tipo de evidência aponta para uma alta probabilidade de que a especiação simpátrica também ocorra em espécies de insetos hospedeiro-específicas, também nesse caso pela preferência simultânea por nicho e parceiros. Entretanto, isso não exclui a possibilidade de que a evolução de novas espécies hospedeira-específicas surja por meio da especiação alopátrica em populações fundadoras.

Especiação instantânea

Vários processos cromossômicos podem dar origem instantaneamente a um indivíduo isolado em termos reprodutivos de outros de sua espécie. Nas plantas, por exemplo, um híbrido estéril AB (que possui um conjunto de cromossomos da espécie A e um conjunto de cromossomos da espécie B) às vezes sofre uma duplicação do número de cromossomos, restaurando a meiose e a produção de gametas AABB. O novo poliploide (AABB) volta a produzir gametas e é capaz de se reproduzir (veja a Fig. 5.2). Através de novas hibridações e duplicações de cromossomos, é possível produzir séries inteiras de poliploides. O que também acontece em certos animais (mas nunca foi observado em aves e mamíferos) é que um híbrido estéril passa a se reproduzir por partenogênese e reprodução assexuada. O fenômeno foi observado em peixes, anfíbios e répteis. Como no caso da poliploidia, tais casos de especiação não geográfica são raros e parecem não ter muita importância para a evolução. Pouco se sabe a respeito da reprodução e da especiação dos animais inferiores, de modo que é difícil avaliar o quão frequente é a especiação não geográfica nesses grupos.

Especiação parapátrica

Segundo alguns evolucionistas, um arranjo contínuo de populações pode se dividir em duas

espécies diferentes ao longo de um gradiente ecológico. Essa teoria, rejeitada pela maioria dos evolucionistas, se baseia na observação dos chamados cinturões de híbridos, regiões em que duas populações distintas (“espécies”) se encontram e hibridizam. A interpretação mais comum é que tais cinturões são regiões em que duas espécies incipientes previamente isoladas se encontraram no passado. A existência de híbridos se deveria ao fato de que, apesar das muitas diferenças adquiridas durante a fase de separação, as duas populações não teriam tido tempo de adquirir mecanismos eficazes de isolamento.

Darwin tinha conhecimento de situações desse tipo. Ele e Alfred Russel Wallace discordavam quanto à possibilidade de a seleção natural transformar as populações separadas por um cinturão de híbridos em duas espécies diferentes. Wallace achava que sim, sendo seguido por Dobzhansky e outros evolucionistas modernos, enquanto Darwin achava que não, da mesma forma com que H. J. Müller e o autor deste livro. Hoje são conhecidos alguns poucos casos que parecem confirmar a teoria de Wallace. Em geral, o cinturão de híbridos é um sorvedouro em que híbridos inferiores e parcialmente estéreis são a todo momento eliminados e substituídos por migrantes das duas espécies parentais. Esses eventos de imigração impedem que a seleção natural venha a criar uma espécie intermediária ou que os indivíduos desenvolvam melhores mecanismos de isolamento.

Especiação por hibridação

Muito raramente, um híbrido de duas espécies de plantas pode dar origem a uma nova espécie não poliploide. A pequena probabilidade de isso acontecer é atestada pelo fato de que apenas oito casos como esse foram documentados até hoje (Rieseberg, 1997), quase todos em populações pequenas ou periféricas. Até hoje não foram observados casos semelhantes em animais, mas alguma troca de genes (hibridação introgressiva) entre espécies simpátricas é relativamente comum em certos grupos, como peixes e anfíbios, em particular nas regiões em que o hábitat foi modificado de maneira drástica por atividades humanas. Os fósseis vegetais mostram que a hibridação introgressiva pode ocorrer entre duas espécies durante milhões de anos sem que a identidade delas seja afetada.

Especiação pela distância (Sobreposição circular)

São conhecidos vários casos em que uma longa cadeia de populações se volta sobre si mesma, resultando em uma sobreposição das duas extremidades. De forma previsível, as populações das extremidades da cadeia são tão diferentes em termos genéticos que os indivíduos não podem se entrecruzar, comportando-se, portanto, como se pertencessem a espécies distintas. Embora não estejam em conflito com nenhum princípio do darwinismo, essas situações podem representar um problema para a taxonomia. Uma cadeia deste tipo deve ser considerada uma espécie única, a despeito da relação de simpatria entre as extremidades, ou deve ser dividida em duas (ou mais) espécies? As pesquisas mais recentes favorecem a segunda alternativa. Invariavelmente, uma análise mais detalhada revela que a cadeia, que parecia ser contínua, apresenta uma série de descontinuidades ou de remanescentes de situações de isolamento anteriores. Quando as descontinuidades são consideradas os limites das zonas de ocupação de duas espécies, “o anel” passa a ser composto de várias espécies diferentes e qualquer relação de simpatria entre indivíduos da mesma espécie deixa de existir. Dois casos bem documentados são os da gaivota *Larus argentatus* (Mayr, 1963) e da salamandra *Ensatina* (Wake, 1997) (Fig. 9.3).

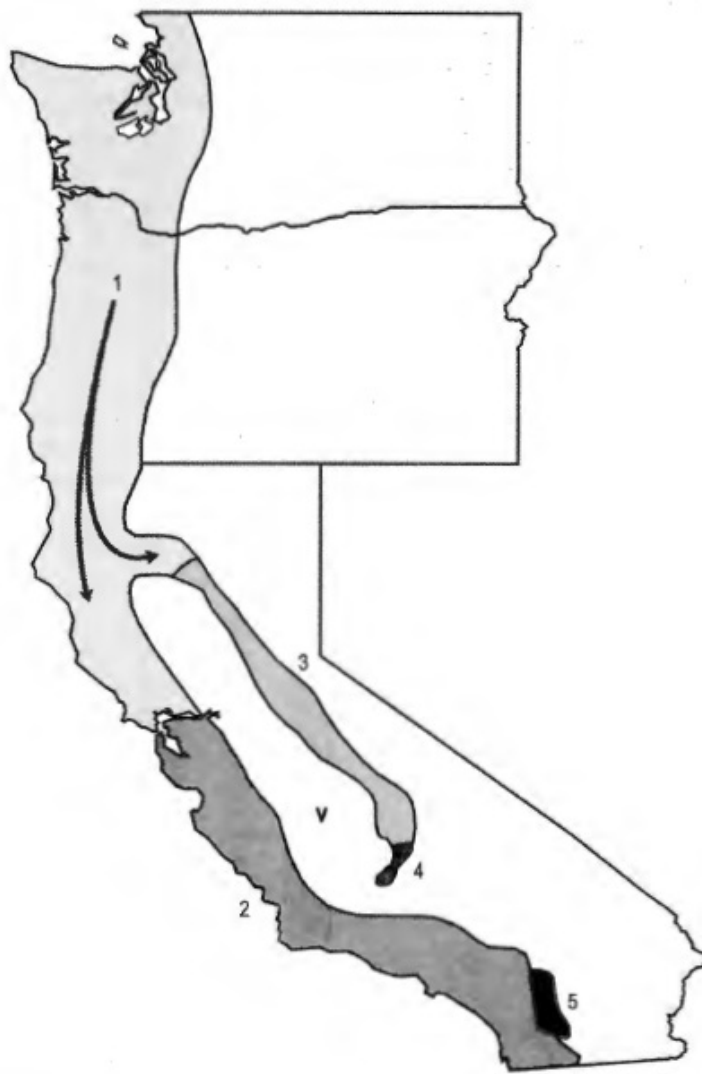


FIGURA 9.3

Sobreposição circular da salamandra *Ensatina eschscholtzii*. A espécie partiu do norte (1) e se dividiu em dois ramos (2 e 3), contornando o vale central (V). Um dos ramos acompanhou a Sierra Nevada, dando origem às subespécies 4 e 5; o outro seguiu as cadeias costeiras. Os dois ramos se encontraram no sul da Califórnia, região 5, e hoje coexistem sem se entrecruzar.

COMO É ATINGIDO O ISOLAMENTO GENÉTICO DE DUAS ESPÉCIES INCIPIENTES?

Para que duas espécies incipientes possam se encontrar e coexistir com um mínimo de intercruzamentos, é preciso que os mecanismos de isolamento sejam muito eficazes. Como, porém, podem estes mecanismos surgir enquanto as populações ainda estão geograficamente separadas? Os especialistas apresentam três explicações plausíveis, mas nenhum consenso foi alcançado até agora nesse campo. É possível que a explicação correta varie de um caso para outro.

1. Os mecanismos de isolamento evoluíram nas populações como subprodutos incidentais de outras diferenças, em particular das ecológicas.
2. As distinções surgiram de maneira aleatória nas populações isoladas, um fenômeno bem documentado por diferenças cromossômicas entre populações isoladas. Nos insetos que se alimentam de plantas hospedeiras específicas e nos parasitas, a adoção fortuita de um novo hospedeiro pode representar um mecanismo de isolamento importante para a nova espécie.
3. As diferenças resultaram de uma mudança, produzida pela seleção sexual, de função de alguns caracteres (veja o Capítulo 10). Parece que certas características de cor adquiridas por

seleção sexual pelos machos em certos gêneros de peixes se tornam mecanismos comportamentais de isolamento quando duas populações diferentes entram em contato secundário.

No passado, em especial na época em que se acreditava que as novas espécies eram produzidas principalmente por mutações, houve muitas discussões a respeito da base genética da especiação e muitos cientistas se dispuseram a procurar os genes responsáveis pela especiação. Hoje sabemos que esta não é a melhor forma de encarar a especiação. A definição biológica de espécie torna claro que “especiação” significa a aquisição de mecanismos eficazes de isolamento. Isso significa que a genética da especiação é a genética dos mecanismos de isolamento e também que é muito diversificada, já que a base genética dos mecanismos de isolamento também é bastante variada.

Não tenho conhecimento de nenhuma análise dos genes envolvidos em um caso particular de especiação, mas existem indicações de que o isolamento comportamental, como o observado em certas espécies de peixes ciclídeos, pode ser controlado por um pequeno número de genes. Por outro lado, nos casos em que o isolamento reprodutivo é controlado por cromossomos inteiros, o número de genes envolvidos é muito grande. Além disso, como existem muitos mecanismos de isolamento, muitos tipos diferentes de genes e cromossomos podem estar envolvidos na especiação. Não se sabe até que ponto os genes reguladores participam da especiação.

O QUE DETERMINA A RAPIDEZ COM QUE A ESPECIAÇÃO SE PROCESSA?

Acreditou-se durante muito tempo que a rapidez com que a especiação se processa fosse controlada por uma “pressão mutagênica”; contudo, essa hipótese parece não ter fundamento. Ao que tudo indica, os fatores mais importantes são os ecológicos. Quando a região ocupada por uma espécie é dividida por barreiras geográficas e ecológicas e quase não existe fluxo gênico entre as diferentes populações, a especiação é rápida e frequente. Nos arquipélagos e nas regiões continentais com padrões insulares de distribuição, a especiação é intensa; em regiões continentais uniformes, quase não há especiação. O assunto precisa ser examinado de modo mais detalhado. Temos excelentes estudos de especiação para certos grupos de aves e outros animais, mas, nos grandes grupos de animais e plantas, não sabemos qual é a rapidez da especiação em vários tipos de ambientes. A generalização mais óbvia que podemos fazer é supor que quanto menor o fluxo gênico entre as populações, mais rápida é a especiação, caso todos os outros fatores se mantenham constantes.

O ambiente, porém, não é o único fator envolvido. Existem grupos de organismos em que a especiação é muito lenta ou inexistente, uma observação para a qual não foi encontrada até agora nenhuma explicação ecológica. Entre tais organismos estão os chamados *fósseis vivos*. Existem várias espécies de plantas no Leste dos

Estados Unidos (inclusive o repolho-fétido) que também são encontradas em determinada região do Leste da Ásia. Essas populações, localizadas em dois continentes diferentes e separadas por uma distância de milhares de quilômetros, além de terem praticamente o mesmo aspecto, são capazes de se fecundar mutuamente, embora estejam isoladas há pelo menos seis milhões de anos. O botânico norte-americano Asa Gray chamou a atenção de Darwin para este fato (Gray, 1963 [1876]).

O extremo oposto é representado pelos peixes ciclídeos. O lago Vitória, por exemplo, situado no Leste da África, possuía até pouco tempo mais de quatrocentas espécies endêmicas de ciclídeos, embora a bacia do lago estivesse seca há 12 mil anos. Como todas as espécies de ciclídeos que

habitam o lago partilham entre si um grau de parentesco mais próximo do que com a espécie do rio que serve como escoadouro do lago Vitória, devem ter surgido nos últimos 12 mil anos. Infelizmente, boa parte desta fantástica fauna de ciclídeos foi exterminada recentemente com a introdução de um predador de grande porte na região, a pesca do Nilo.

O cálculo da taxa média de especiação com base no registro fóssil pode levar a resultados incorretos, já que existem muito mais fósseis de espécies numerosas e com uma ampla distribuição geográfica, sendo que estas em geral têm um longo tempo de vida e uma pequena taxa de especiação. A probabilidade de encontrarmos no registro fóssil organismos de especiação rápida é muito menor. De qualquer forma, considerando a enorme variação das taxas de especiação, o conceito de taxa “média” de especiação parece não ter nenhuma utilidade prática.

CAPÍTULO 10 – MACROEVOLUÇÃO

Quando analisamos os fenômenos relacionados à evolução, observamos que podem ser agrupados em duas classes. A primeira diz respeito a todos os eventos e processos que ocorrem no nível da espécie ou abaixo, como a variabilidade e as mudanças adaptativas das populações, as variações geográficas e a especiação. Neste nível, lidamos quase exclusivamente com fenômenos populacionais. Esta classe de fenômenos, que pode ser chamada de *micro evolução*, foi discutida nos Capítulos 5 a 9. A segunda se refere a processos que ocorrem acima do nível da espécie, como a origem de novos táxons superiores, a ocupação de novas zonas adaptativas e a aquisição de novidades evolutivas, como as asas dos pássaros, as adaptações terrestres dos tetrápodes e a homeotermia das aves e mamíferos. Esta segunda classe de fenômenos evolutivos é chamada de *macro- evolução*.

A macroevolução é um campo autônomo dos estudos da evolução. Os primeiros progressos nesse campo foram feitos por paleontologistas e sistematistas. Ultimamente, porém, as contribuições mais importantes para compreensão da mudança macroevolutiva vieram da biologia molecular, que continua a realizar descobertas notáveis.

Da época de Darwin aos nossos dias, há uma controvérsia em que alguns especialistas acreditam, como Darwin, que a macroevolução nada mais é do que uma sucessão de microevoluções, enquanto outros sustentam que se trata de um fenômeno totalmente diverso e que deve ser explicado por outro conjunto de teorias. Segundo esse ponto de vista, existe uma descontinuidade marcante entre os níveis da espécie e o dos táxons superiores.

O motivo pelo qual até hoje a questão ainda não foi esclarecida é que parece haver uma séria discrepância entre a teoria e as observações. De acordo com a teoria de Darwin, a evolução é um fenômeno populacional e portanto teria que ser gradual e contínua. Isso deveria se aplicar não só à microevolução, mas à macroevolução e à transição entre as duas. Infelizmente, não é isso que mostram as observações. Quando examinamos as biotas atuais, tanto no nível dos táxons superiores quanto no das espécies, encontramos um número muito grande de descontinuidades. Assim, por exemplo, não existe nenhum animal intermediário entre as baleias e os mamíferos terrestres, nem entre os répteis e as aves ou mamíferos. Todos os trinta filos de animais são separados por lacunas.

Parece haver também uma grande lacuna entre as plantas floríferas (angiospermas) e seus parentes mais próximos. No caso dos fósseis, as descontinuidades são ainda mais gritantes. Novas espécies em geral aparecem de maneira brusca no registro fóssil, sem nenhuma série intermediária que as liguem às espécies ancestrais. Na verdade, séries contínuas como a dos ancestrais do cavalo (Fig. 2.3) evoluíram gradualmente.

Como explicar essa aparente contradição? A primeira vista, não parece haver nenhum método disponível para explicar os fenômenos macroevolutivos por meio das teorias microevolutivas. Mesmo assim, seria possível aplicar os mesmos conceitos da microevolução aos processos da macroevolução? Seria possível mostrar que as leis e teorias da macroevolução são compatíveis com as descobertas da microevolução?

A possibilidade de ser encontrada uma explicação foi defendida por vários autores durante a síntese evolucionista, especialmente por Rensch e Simpson. Eles conseguiram generalizar as teorias de Darwin sobre a macroevolução sem analisar quaisquer variações correlatas na frequência dos genes. Essa abordagem era compatível com a definição moderna da evolução como uma mudança na adaptabilidade e na diversidade, e não como uma alteração na frequência dos genes, como pensavam

os reducionistas. Em outras palavras, para provar que existe uma continuidade ininterrupta entre a micro e a macroevolução, os darwinistas procuraram demonstrar que “tipos” que pareciam muito diferentes eram na verdade apenas os pontos extremos de uma série contínua de populações em evolução.

O GRADUALISMO DA EVOLUÇÃO

É importante chamar a atenção para o fato de que *todos os processos macroevolutivos ocorrem em populações e nos genótipos de indivíduos. Portanto, existem sempre processos simultâneos de microevolução.* Quando estudamos a evolução de espécies vivas, as transformações que observamos são sempre graduais. Considere, por exemplo, a resistência das bactérias a antibióticos. Quando a penicilina começou a ser usada, na década de 1940, era bastante eficaz contra muitos tipos de bactérias. Uma infecção por estreptococos ou espiroquetas, por exemplo, era curada quase de imediato. Contudo, as bactérias apresentam uma grande variação genética e as primeiras a serem eliminadas eram as mais suscetíveis. Umhas poucas que adquiriram por mutação genes que as tornavam menos suscetíveis à penicilina duravam mais tempo, e um número ainda menor conseguia sobreviver até o tratamento ser interrompido. Assim, a frequência das linhagens relativamente resistentes aumentou de modo gradual nas populações humanas.

Ao mesmo tempo, estavam ocorrendo novas mutações e transferências de genes que proporcionavam às bactérias uma resistência ainda maior. Esse processo involuntário de seleção para maior resistência continuou, obrigando os médicos a prolongar o tratamento e a receitar doses cada vez maiores de penicilina. Por fim, começaram a evoluir linhagens inteiramente resistentes ao antibiótico. Logo, por meio de uma evolução gradual, espécies quase totalmente suscetíveis evoluíram para espécies resistentes. Centenas de casos semelhantes já foram descritos tanto para a resistência a antibióticos na medicina como para a resistência a pesticidas na agricultura.

Essa evolução gradual pode ser observada em toda parte. A história dos animais domésticos e das plantas cultivadas é uma história de evolução gradual, embora, neste caso, a seleção tenha sido artificial.

Ainda mais convincente é o estudo da especiação geográfica (veja o Capítulo 9), no qual podemos acompanhar o modo como divergências entre populações podem levar à formação de novas espécies. Existem provas abundantes de que também os gêneros sofrem uma evolução gradual. Tudo isso está em pleno acordo com a teoria de Darwin. Resta, porém, uma pergunta inevitável: por que tal gradualismo não pode ser observado no registro fóssil?

Darwin propôs uma explicação que, no final das contas, se revelou correta. Segundo ele, as aparentes lacunas no registro fóssil resultam da forma aleatória como os fósseis se formaram e foram recuperados. Na verdade, ele postulou que o registro fóssil disponível constituía apenas uma amostra incrivelmente pequena das biotas que já existiram e portanto não devemos esperar que todas as formas intermediárias estejam representadas. As pesquisas recentes confirmaram as conclusões de Darwin, mas, neste intervalo de tempo, duas premissas silenciosas, ambas incorretas, vieram complicar as coisas.

DICOTOMIA E BROTAMENTO

A primeira suposição era que a evolução consistia em uma bifurcação de linhagens que depois divergiam uma da outra em taxas semelhantes. Tanto as observações como a teoria da

evolução especial (veja mais adiante) mostraram que isso ocorre em um número relativamente reduzido de casos. Muito mais frequente é a situação em que uma nova linhagem brota da linhagem parental por especiação peripátrica e invade uma nova zona adaptativa na qual evolui com rapidez, enquanto a antiga linhagem permanece no mesmo ambiente e continua a evoluir de forma muito mais lenta.

Suponhamos, por exemplo, que a linhagem que levou às aves tenha brotado de uma das várias linhagens de arcossauros. A nova linhagem, exposta aos desafios da vida aérea, mudou depressa, enquanto a dos arcossauros presumivelmente continuou a evoluir em um ritmo bastante lento. Esse padrão evolutivo, que pode ser observado no registro fóssil de quase todos os táxons importantes, é frequentemente ignorado nas discussões teóricas. A evolução rápida da nova linhagem em comparação com a lentidão da linhagem parental com certeza se refletirá em uma descontinuidade dos fósseis correspondentes ao período em que ocorreu o brotamento. Poucos paleontólogos parecem levar em conta o fato de que a maioria das linhagens evolutivas surge por brotamento, e não por dicotomia. O brotamento em geral ocorre por especiação peripátrica. E a especiação simpátrica também costuma ocorrer por um processo de brotamento.

A segunda ideia errônea dos estudiosos da macroevolução foi encarar a evolução exclusivamente como um processo linear na dimensão temporal. Quando encontravam uma aparente lacuna em uma sequência linear de fósseis, imaginavam que havia ocorrido um salto ou uma aceleração brusca da taxa de evolução. Nenhuma das duas premissas estava de acordo com a teoria da síntese evolucionista ou era apoiada por evidências sólidas. Como, então, explicar as várias discrepâncias? Qual era a causa das descontinuidades?

Descontinuidade

A compreensão dos processos evolutivos foi prejudicada por uma confusão entre dois significados do termo “descontinuidade”. Existe uma diferença essencial entre a *descontinuidade fenética* e *táxica*. Uma distinção entre membros do mesmo deme é uma descontinuidade fenética. Quando dois membros de um deme de mamíferos possuem dois e três molares, ou dois membros de um deme de aves possuem 12 e 14 penas na cauda, trata-se de uma descontinuidade fenética. Entretanto, se a mesma diferença ocorre entre os membros de duas espécies, estamos diante de uma descontinuidade táxica. Qualquer distinção entre os membros de dois táxons, em qualquer nível taxonômico, é uma descontinuidade táxica.

Infelizmente, alguns evolucionistas de orientação tipológica chegaram à conclusão errônea de que a descontinuidade fenética levaria à descontinuidade táxica. Na realidade, uma nova descontinuidade fenética apenas aumenta a variabilidade de um deme, produzindo mais um polimorfismo; é preciso um longo processo de seleção para converter uma descontinuidade fenética em uma descontinuidade entre dois táxons. Neste caso, porém, quando e como uma variação em um deme ou grupo de demes se transforma em uma diferença táxica?

Especialistas em especiação responderam a essa pergunta. Eles mostraram que as espécies em um dado momento não possuem apenas a dimensão linear do tempo, mas também as dimensões geográficas de longitude e latitude. Ou seja, as espécies são severamente limitadas tanto no tempo como no espaço. Toda espécie está, por assim dizer, cercada por um espaço vazio. Por outro lado, existe uma continuidade total entre ela, a espécie parental da qual descende, e a espécie filha à qual está dando origem. Além disso, a maioria das espécies animais não é formada por uma única população espalhada em uma extensa região; costumavam ser, na verdade, políticas, consistindo em

um grande número de populações locais, muitas das quais, em particular na periferia da zona ocupada pela espécie, estão mais ou menos isoladas umas das outras.

Isso levou à teoria da *evolução especiacional* (Mayr, 1954), segundo a qual populações fundadoras isoladas, estabelecidas além da região em que as populações da espécie são contíguas, podem sofrer uma reestruturação genética mais ou menos profunda. Tal reestruturação e os endocruzamentos subsequentes podem levar ao surgimento de genótipos incomuns e de novos equilíbrios epistáticos. Grandes populações são aparentemente menos capazes de escapar aos efeitos de interações epistáticas múltiplas do que populações pequenas, empobrecidas em termos genéticos. As populações menores ficam sujeitas a menos restrições e podem se desviar mais da média dos ancestrais. Tal fato foi demonstrado em populações grandes e pequenas da mosca *Drosophila* (veja a Fig. 6.4).

Ao mesmo tempo, uma população fundadora, por se encontrar em um novo ambiente, é exposta a uma pressão seletiva diferente e mais intensa. Em consequência, pode se transformar rapidamente em uma nova espécie (veja o Capítulo 9). Essa teoria também foi proposta, de forma independente, por vários botânicos (Grant, 1963). A probabilidade de que uma população desse tipo, nova e localmente restrita, assim como a nova espécie produzida por especiação peripátrica sejam encontradas no registro fóssil é, naturalmente, muito pequena. Mesmo que a continuidade de populações durante o processo de evolução especiacional seja completa, ela irá figurar no precário registro fóssil com a aparência de um salto, e como tal tem sido descrita. Trata-se, é evidente, de uma interpretação errônea, já que a evolução especiacional é necessariamente, a cada etapa, um processo populacional gradual.

Eldredge e Gould (1972) chamaram esse processo de “evolução por *equilíbrios pontuados*”. Eles observaram que, se uma nova espécie é bem-sucedida e consegue se adaptar ao novo nicho, ou zona adaptativa, pode em seguida permanecer inalterada durante centenas de milhares ou mesmo milhões de anos. Os fósseis encontrados documentam muito bem essa *estase* das espécies populosas que ocupam extensas regiões geográficas.

QUAL É A IMPORTÂNCIA DA EVOLUÇÃO ESPECIACIONAL?

A teoria da evolução especiacional não foi desenvolvida como resultado de considerações teóricas, mas estritamente com base em observações de campo. Quando estudava uma série de populações periféricamente isoladas de uma espécie de ave, o presente autor observou que a população mais afastada, em geral por causa de uma série de colonizações consecutivas, era também a mais diferente. Essa observação foi confirmada e reforçada por H. L. Carson, K. V Kaneshiro e A. R. Templeton, que estudaram a mosca *Drosophila* no arquipélago do Havaí. Esses pesquisadores mostraram que a colonização de uma outra ilha ou de uma outra cordilheira na mesma ilha podia dar origem a uma nova espécie bem distinta, mesmo em um gênero com um genótipo tão estável como o das drosófilas. O processo de evolução especiacional, conhecido como “evolução por gargalo”, também pode ocorrer em populações que tenham sido temporariamente isoladas por fenômenos naturais ou submetidas a mudanças bruscas no ambiente.

Para conseguir prosperar, a nova espécie deve ser capaz de competir com espécies maiores e mais diversificadas. As observações mostram que espécies insulares altamente isoladas da Malásia e da Polinésia não conseguiram invadir o espaço ocupado pelas espécies mais populosas do Ocidente. Para ser bem-sucedida ao competir com espécies parentais e com espécies irmãs, essas populações fundadoras precisam aumentar ou se tornar mais diversificadas. Isso é possível no caso de relictos

em refúgios pleistocênicos que, após uma mudança nas condições, podem expandir novamente sua área de ocupação e se tornar bem distribuídos.

TAXAS DO PROCESSO DE EVOLUÇÃO

As taxas dos processos físicos, assim como as reações químicas e o decaimento das substâncias radioativas, tendem a ser constantes. Entretanto, não é isso que observamos no caso da evolução. Os evolucionistas G. G. Simpson e B. Rensch têm sido particularmente enfáticos ao chamar a atenção para o fato de que a velocidade da evolução varia muito de um caso para outro.

A alta variabilidade das taxas de especiação foi discutida no Capítulo 9. Igualmente variável é a taxa de mudança evolutiva simples nas linhagens filéticas. Em um extremo, temos os chamados fósseis vivos, espécies de animais e plantas que quase não mudaram nos últimos 100 milhões de anos. Entre os animais, alguns exemplos típicos são o caranguejo-ferradura (*Limulus*; do Triássico), o camarão-dinossauro (*Triops*) e a língula (*Lingula*; do Siluriano). Entre as plantas, temos o gingko (*Ginkgo*; do Jurássico), as araucárias (*Araucaria*; provavelmente do Triássico), as cavalinhas (*Equisetum*; do Permiano Médio) e as cicadáceas (*Primo-Cycas*; do Permiano Superior).

A completa estagnação, ou estase, de uma linhagem evolutiva por dezenas ou centenas de milhões de anos pode ser considerada surpreendente. Como explicar tal fenômeno? No caso dos fósseis vivos, todas as espécies com as quais conviviam há 100 ou 200 milhões de anos mudaram de maneira drástica ou foram extintas. Como, então, essas espécies conseguiram sobreviver sem quaisquer mudanças no fenótipo? Alguns geneticistas atribuíram a estabilidade à seleção normalizadora, que tende a eliminar todos os desvios do genótipo ótimo. Acontece que esse tipo de seleção está igualmente ativo em linhagens de evolução rápida. A verdade é que nossos conhecimentos acerca da evolução ainda não são suficientes para explicar por que o genótipo básico foi tão bem-sucedido nos fósseis vivos e, em outras linhagens, de evolução lenta.

Não são apenas as espécies e os gêneros que diferem quanto à taxa de mudança evolutiva, os táxons superiores também. Os paleontólogos observaram, por exemplo, que os mamíferos evoluem muito mais depressa do que os moluscos bivalves. Tal diferença pode ser, ao menos em parte, um artefato do método taxonômico. Uma concha bivalve apresenta um número muito menor de características do que o esqueleto de um mamífero, e isso induz os pesquisadores a criarem um número menor de subdivisões para os táxons dos bivalves. Contudo, mesmo nas linhagens de animais que evoluem mais depressa, as mudanças evolutivas são um tanto lentas.

Estamos naturalmente familiarizados com o extremo oposto, casos em que a evolução se processa de forma surpreendentemente rápida. E o que acontece, por exemplo, com o desenvolvimento de resistência a antibióticos por parte das bactérias e a pesticidas por parte das pragas agrícolas. É provável que as populações humanas que vivem em regiões onde o parasita da malária (*Plasmodium falciparum*) é endêmico tenham levado menos de cem gerações para acumular o gene da anemia falciforme e outros genes que tornam as hemácias parcialmente resistentes ao parasita.

Uma linhagem filética pode experimentar períodos de evolução rápida e outros em que ela é mais lenta. Um exemplo conhecido é o dos peixes pulmonados (Westoll, 1949). Essa classe de peixes sofreu uma reestruturação drástica que durou 75 milhões de anos, mas quase não mudou nos 250 milhões de anos seguintes (Fig. 10.1). Em geral, a evolução é mais rápida quando o táxon é jovem, tornando-se mais lenta em sua fase madura. Os morcegos se formaram a partir de um ancestral insetívoro em alguns milhões de anos, mas seu plano corporal básico não mudou nos 40 milhões de

anos seguintes. O aparecimento das baleias ocorreu muito depressa em termos de tempo geológico, ao passo que o então novo tipo estrutural conserva até hoje as mesmas características. Em todos esses casos, a linhagem invadiu um novo nicho ou zona adaptativa e esteve por algum tempo exposta a uma forte pressão seletiva para se adaptar ao novo ambiente. Assim que o nível adequado de adaptabilidade foi alcançado, a taxa de mudanças diminuiu de forma considerável. A extrema variabilidade das taxas de evolução tem sido ignorada por alguns autores, que por isso cometeram erros de interpretação.

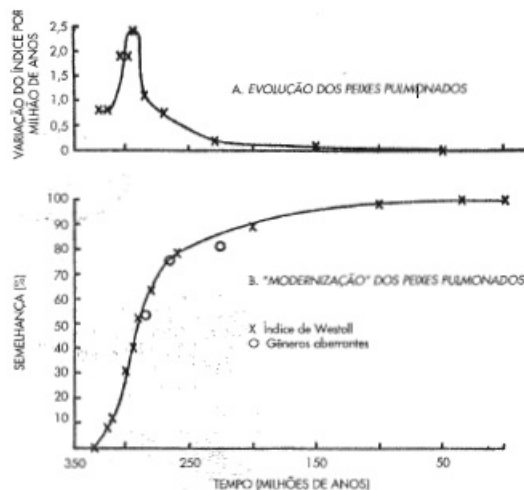


FIGURA 10.1

Taxa de aquisição de caracteres desde a origem dos peixes pulmonados. (A) Aquisição de novos caracteres por milhões de anos. (B) Taxa de aproximação do plano corporal final. A maior parte das mudanças no plano corporal do novo táxon ocorreu nos primeiros 20% do período de existência da classe. Fonte: Simpson, George G. (1953). *The Major Features of Evolution*, Columbia Biological Series Nº 17, Columbia University Press: NY.

Como podemos medir as taxas de evolução?

Até o século passado, era impossível dizer em que época a vida surgiu na Terra; também não se sabia quando apareceram os eucariontes, os vertebrados ou os insetos. Hoje, porém, dispomos de inúmeros dados confiáveis. Os fósseis mais antigos (bactérias) têm cerca de 3,5 bilhões de anos; os insetos apareceram há 400 milhões de anos; o período Cambriano começou há 544 milhões de anos e os fósseis mais antigos de australopitecíneos datam de 4,4 milhões de anos atrás. Como os cientistas chegaram a tais números?

A principal fonte de informações, na grande maioria dos casos, é a geologia. Muitos estratos geológicos, em particular os que são formados por lava ou cinzas vulcânicas, contêm minerais radioativos, cuja idade pode ser determinada com grande precisão por meio da mensuração de seu decaimento (veja o Quadro 2.1). Existem hoje vários métodos para fazer isso, e as técnicas mais modernas são muito precisas.

Um método inteiramente diverso pode ser usado para determinar em que época duas espécies ainda existentes começaram a divergir de um ancestral comum; é o chamado *método da coalescência* (veja o Quadro 10.1). Esse método se baseia no fato de que todos os genes (moléculas de DNA) mudam com o tempo a taxas praticamente constantes, e as diferenças entre duas linhagens originárias de um ancestral comum aumentam progressivamente. Se o ancestral comum é representado por um fóssil cuja idade pode ser determinada por métodos geológicos, a taxa média de mudança das moléculas pode ser determinada pelo método do relógio molecular. A precisão desse método

depende da constância das mudanças moleculares.

Infelizmente, as taxas mensuradas pelo método do relógio molecular estão sujeitas a irregularidades de todos os tipos; assim, para obter resultados confiáveis, vários materiais devem ser testados. Em geral, são usados gens não codificantes, que não estão sujeitos às mudanças produzidas pela seleção natural. Essas dificuldades são ilustradas pela determinação da idade de origem dos táxons superiores (famílias e ordens) dos mamíferos e das aves. Os fósseis mais antigos desses animais datam de 50 a 70 milhões de anos, embora sejam conhecidos excelentes depósitos de fósseis de outros animais (répteis, por exemplo) no período crucial. Segundo as evidências moleculares, esses táxons devem ter se originado no início do Cretáceo, há mais de 100 milhões de anos. Ainda não se sabe a causa dessa discrepância. Terá o relógio molecular alterado sua taxa de mudança?

Evolução Neutra

Os estudos de genética molecular mostraram que, em muitas mutações, o novo alelo não gera qualquer alteração na aptidão do fenótipo. Kimura (1983) chamou essas mutações de evolução neutra, outros autores se referem a elas como evolução não darwiniana.

Quadro 10.1 – O método da coalescência

O método do relógio molecular se baseia na hipótese de que, em todas as linhagens filéticas, a rapidez da evolução é quase constante. Mais especificamente, em vez de existir um índice de mutação “global” para todas as moléculas e linhagens evolutivas, cada molécula de DNA ou proteína tem uma certa taxa de evolução. Se quase todas as mutações são neutras ou quase neutras e se a taxa de mutação não muda com o tempo, a taxa de evolução de cada molécula deve ser praticamente constante, o que permite estimar as idades das linhagens evolutivas. Entretanto, observa-se na prática que algumas linhagens, por várias razões, evoluem mais depressa do que outras (é o caso, por exemplo, dos roedores, que evoluem com mais rapidez do que os primatas). Mesmo assim, se as moléculas evoluem a uma taxa constante, as diferenças entre duas espécies atuais podem ser usadas para calcular há quanto tempo essas espécies divergiram a partir de um ancestral comum.

Para usar o relógio molecular dessa forma, é preciso calibrá-lo. Isto pode ser feito de várias maneiras, como por meio da datação radioativa de fósseis (lembrando que a primeira ocorrência de um fóssil é sempre uma estimativa mínima da idade da linhagem correspondente) ou a ocorrência de eventos geológicos. Uma vez que o gene homólogo A tenha sido sequenciado em duas espécies e a taxa de evolução desse gene seja conhecida por meio de uma calibragem prévia (2% a cada milhão de anos, digamos), o conhecimento da diferença entre as sequências de DNA correspondentes ao gene A nas duas espécies permite calcular há quanto tempo as espécies começaram a divergir a partir do ancestral comum. Neste exemplo, se a diferença entre as sequências de DNA correspondentes ao gene A nas espécies 1 e 2 é de 10%, as espécies começaram a divergir há cerca de 2,5 milhões de anos, já que, mudando a uma razão de 2% a cada um milhão de anos, as duas linhagens levariam esse tempo para acumular uma diferença de 10% no gene A.

Os dois termos são mal aplicados. A evolução envolve a aptidão de indivíduos e populações, não de genes. O surgimento de genes novos, contribuam eles ou não para a aptidão do indivíduo, não pode ser chamado de evolução. Entretanto, Kimura está certo ao observar que boa parte da variação molecular do genótipo se deve a mutações neutras. Como não têm nenhum efeito sobre a aptidão do fenótipo, são imunes à seleção natural.

SUBSTITUIÇÃO E EXTINÇÃO DE ESPÉCIES

Os paleontólogos observaram que as biotas estão sempre mudando; enquanto novas espécies aparecem, outras são extintas. O número de espécies que desapareceram pode variar de modo considerável de um período para outro, mas um número relativamente pequeno de extinções (as chamadas *extinções de fundo*) vem ocorrendo de forma contínua desde o surgimento da vida na Terra (Nitecki, 1984). Isso acontece porque cada genótipo parece ter uma capacidade limitada de se modificar, o que pode ser fatal no caso de certas mudanças ambientais, em particular quando ocorrem bruscamente. Assim, por exemplo, as mutações necessárias para que a espécie sobreviva podem não ocorrer quando há uma mudança súbita no clima ou o hábitat da espécie é invadido por um novo competidor, predador ou agente patogênico.

Quando uma população não é mais capaz de se reproduzir com rapidez suficiente para compensar as perdas, ela é extinta. Nenhum organismo é perfeito; na verdade, como Darwin gostava de dizer, para ser bem-sucedido, um organismo tem apenas que ser melhor do que os competidores. Quando surge uma emergência, pode não haver tempo bastante para reestruturar o genótipo; o resultado é a extinção. Na maioria dos casos, as extinções se devem a causas biológicas. Além disso, observa-se em geral que quanto menor o tamanho da população, maior o risco de extinção. Algumas vezes, porém, uma pequena população parece ser particularmente resistente à extinção.

A extinção real não deve ser confundida com a pseudo-extinção. Esse termo é usado por alguns paleontólogos para designar o processo através do qual uma espécie se modifica tanto que passa a receber outro nome. Isso faz com que o nome antigo desapareça das listas de espécies a partir de determinado período. Entretanto, a entidade biológica envolvida não foi extinta; tudo não passou de uma simples mudança de nome.

Existem alguns casos em que aparentemente não houve nenhuma grande mudança no ambiente da terra e mesmo assim um grupo importante entrou em declínio e por fim se extinguiu. Talvez tenha sido o caso dos trilobitas. Na falta de uma explicação melhor, os paleontólogos atribuíram a extinção dos trilobitas à expansão dos bivalves, que seriam “superiores em termos fisiológicos”. Por mais plausível que seja tal teoria, até hoje seus defensores ainda não conseguiram reunir provas suficientes que a corroborem. Na verdade, alguns paleontólogos atribuem a extinção dos trilobitas a um evento climático.

COMPETIÇÃO

O suprimento de um ou mais recursos usados pelos indivíduos de uma população pode ser limitado. Nesse caso, os indivíduos dessa população passam a competir entre si (competição intraespecífica). Essa competição, que faz parte da luta pela sobrevivência, pode consistir simplesmente no consumo de recursos ou envolver situações de interferência mútua entre os competidores. Também são conhecidos na literatura ecológica muitos casos de competição entre indivíduos de espécies diferentes. Isso envolve não apenas espécies similares, mas também, por exemplo, a disputa por sementes entre as formigas e pequenos roedores nos desertos do Sudoeste dos Estados Unidos. Quando duas espécies competem de maneira muito acirrada, uma acaba sendo eliminada. Isso ilustra o princípio da exclusão competitiva, segundo o qual duas ou mais espécies não podem coexistir indefinidamente quando usam os mesmos recursos. As distinções podem ser muito sutis, pois já foram relatados casos em que não foi possível encontrar nenhuma diferença na

utilização de recursos entre duas espécies competidoras que coexistiam há muito tempo. Esses casos, porém, são raros. Em geral, a competição é um componente importante da pressão seletiva à qual estão expostos os indivíduos de uma população, e a competição entre duas espécies por um recurso limitado muitas vezes parece ser a principal razão pela qual uma delas foi extinta.

EXTINÇÕES EM MASSA

Muito diferentes das extinções regulares das espécies individuais são as chamadas *extinções em massa* (Nitecki, 1984), nas quais uma grande porcentagem da biota é exterminada em curto tempo na escala geológica. As extinções em massa são produzidas por causas físicas. A mais conhecida é a que ocorreu no final do Cretáceo e resultou na extinção dos dinossauros e de muitos outros organismos marinhos e terrestres. Hoje em dia, acredita-se que tenha sido causada, como sugeriu Walter Alvarez, pelo impacto de um asteroide na Terra há 65 milhões de anos. É provável que a cratera produzida pelo impacto esteja no México, na península de Yucatan. A gigantesca nuvem de poeira criada pelo impacto teria ocasionado uma queda drástica da temperatura e outras mudanças adversas, provocando a extinção da maior parte das biotas existentes na época.

Embora os dinossauros tenham sido extintos, outros répteis, como as tartarugas, os crocodilos, os lagartos e as cobras, sobreviveram. Alguns mamíferos insignificantes e provavelmente de hábitos noturnos também sobreviveram e experimentaram, no Paleoceno e no Eoceno, uma radiação espetacular e deram origem a todas as ordens e muitas das famílias de mamíferos que existem hoje. Os poucos sobreviventes entre as aves do Cretáceo parecem ter experimentado uma radiação explosiva semelhante durante os primeiros 20 milhões de anos do Terciário.

Várias outras extinções em massa ocorreram desde que a vida surgiu na Terra, mas as mais bem documentadas são as que aconteceram depois do aparecimento dos animais (metazoários) (Tabela 10.1). A mais drástica delas, ainda mais catastrófica do que o evento de Alvarez, ocorreu no final do Permiano e provocou a extinção de cerca de 95% das espécies existentes na época. Aparentemente, não foi causada pelo impacto de um asteroide, mas por uma mudança do clima ou da composição química da atmosfera terrestre. Houve três outras grandes extinções em massa (no Triássico, no Devoniano e no Ordoviciano), em que 76% a 85% das espécies existentes na época foram extintas. Hoje vivemos outra era de extinção em massa, dessa vez causada pelos seres humanos, que vêm destruindo inúmeros habitats e poluindo o meio ambiente.

TABELA 10.1 – Extinções em massa

<i>Evento de extinção</i>	<i>Época (x 106 anos)</i>	<i>Famílias (%)</i>	<i>Gêneros (%)</i>	<i>Espécies (%)</i>
Eoceno Superior	35,4	–	15	35 +/- 8
Final do Cretáceo	65,0	16	47	76 +/- 5
Cretáceo Inferior-Superior (Cenomaniano)	90,4	–	26	53 +/- 7
Final do Jurássico	145,6	–	21	45 +/- 7,5
Jurássico Inferior (Pliensbachiano)	187,0	–	26	53 +/- 7
Final do Triássico	208,0	22	53	80 +/- 4
Final do Permiano	245,0	51	82	95 +/- 2
Devoniano Superior	367,0	22	57	83 +/- 4
Final do Ordoviciano	439,0	26	60	85 +/- 3

Extinções em massa de menores proporções têm atingido grupos específicos de organismos. Durante um período de seca no Plioceno (há cerca de seis milhões de anos), as gramíneas C3, mais tenras, foram substituídas quase totalmente na América do Norte pelas C4, que possuem três vezes mais sílica. Entre os cavalos que se alimentavam de vegetação tenra, todas as espécies foram

extintas, exceto a que tinha dentes mais compridos.

As extinções do Pleistoceno, que atingiram a maior parte da megafauna de mamíferos dos grandes continentes (incluindo a Austrália) há mais ou menos 10 mil anos, parecem coincidir com um período de mudanças climáticas, mas também com o aparecimento dos primeiros caçadores humanos eficientes. Provavelmente os dois fatores contribuíram para as extinções. Aquelas causadas por caçadores humanos em muitas ilhas, como Havaí, Nova Zelândia e Madagascar, estão bem documentadas.

Naturalmente a seleção natural não protege as espécies contra extinções em massa. Na verdade, tudo indica que a sobrevivência de uma espécie ou grupo de espécies a uma extinção em massa incluía um considerável fator de acaso. Quem, por exemplo, poderia prever no início do Cretáceo que os dinossauros, que eram na época o grupo de vertebrados mais bem-sucedido, ocupando uma grande variedade de nichos ecológicos, estariam totalmente extintos 60 milhões de anos mais tarde graças ao evento de Alvarez? Entre outros grupos de organismos que também foram extintos no final do Cretáceo estão muitos táxons marinhos, como a maioria dos nautiloides e amonites, ambos os quais haviam prosperado bastante no período anterior. A seleção natural não foi capaz de produzir genótipos que assegurassem a sobrevivência dessas espécies.

As extinções de fundo e as extinções em massa são fenômenos bem diferentes em muitos aspectos. As causas biológicas e a seleção natural predominam nas primeiras, enquanto as extinções em massa são dominadas pelas causas físicas e pelo acaso. As extinções de fundo atingem espécies isoladamente, enquanto as em massa podem eliminar táxons superiores inteiros. Alguns táxons superiores são, no entanto, mais suscetíveis às extinções em massa do que outros. Os dois tipos jamais devem ser agrupados em análises estatísticas.

TRANSIÇÕES IMPORTANTES

Embora seja gradual, a macroevolução é caracterizada por várias grandes invenções, as quais muitos autores consideram passos decisivos na evolução dos seres vivos. Tudo começa com as transições envolvidas na origem da vida e no desenvolvimento dos procariontes. A evolução da vida, desde os procariontes até as plantas e animais superiores, representa a história de várias transições, como o aparecimento dos eucariontes (com um núcleo envolvido por uma membrana, cromossomos, mitose, meiose etc.), da simbiose que resultou na formação das organelas, da multicelularidade, da gastrulação, da segmentação, de órgãos especializados, de órgãos sensoriais sofisticados, da elaboração de um sistema nervoso central, dos cuidados parentais e dos grupos culturais. Todos esses passos parecem ter contribuído para a aptidão das linhagens filéticas em que ocorreram (Maynard Smith e Szathmary, 1995).

A origem das novidades evolutivas

Alguns críticos de Darwin estavam dispostos a admitir que uma estrutura existente podia ser aperfeiçoada pelo uso ou desuso e pela seleção natural, mas de que forma tais processos poderiam produzir uma estrutura totalmente nova? Esses críticos perguntavam, por exemplo: “Como a seleção natural pode explicar a origem das asas nas aves?” Ter uma asa pequena, argumentavam, não proporcionaria nenhuma vantagem seletiva, já que ela não serviria para voar. A seleção natural não pode operar enquanto uma estrutura completa, funcional, não estiver presente. Na verdade, essa afirmação não está de todo correta, pois uma estrutura já existente pode muito bem, por meio de uma

mudança de comportamento, assumir um novo papel que a transforme em uma inovação evolutiva. Existem duas formas através das quais uma novidade evolutiva pode surgir: a intensificação de função e a adoção de uma função inteiramente nova (Mayr, 1960).

Intensificação de função. Na evolução ordinária, gradual, as diferenças entre os táxons descendentes e seus ancestrais são apenas quantitativas. Os descendentes podem ser maiores, mais rápidos, mais bem camuflados ou apresentar outra diferença incremental em relação aos ancestrais. Mesmo assim, os estágios finais da mudança evolutiva gradual são muitas vezes tão diferentes dos estágios de seus ancestrais remotos que a impressão que se tem é de que houve um salto. Considere, por exemplo, os membros anteriores dos mamíferos. Em geral, são adaptados para caminhar, mas, nas toupeiras e outros animais subterrâneos, são adaptados para cavar; em alguns mamíferos arborícolas, como os macacos e antropóides, são adaptados para segurar; nos mamíferos aquáticos, são usados como remos ou lemes; nos morcegos, transformam-se em asas. Em todos esses casos, exceto o último, apenas uma amplificação do potencial existente é necessária. E isso que os evolucionistas chamam de intensificação de função.

Talvez o olho seja o exemplo mais espetacular de intensificação de função. Darwin não sabia como explicar de que forma um órgão tão perfeito poderia ter evoluído de maneira gradual. O estudo da morfologia comparativa dos organismos forneceu a resposta. O estágio mais simples e primitivo da série de inovações que leva ao olho é um ponto sensível à luz na epiderme. Esse ponto já oferece ao seu possuidor uma certa vantagem seletiva, e qualquer modificação adicional do fenótipo que melhore o funcionamento desse ponto sensível à luz será favorecida pela seleção natural. Entre as possíveis modificações estão a deposição de pigmentos nas proximidades do ponto sensível à luz, o espessamento da epiderme no local, que leva à formação de um cristalino, o aparecimento de músculos para movimentar o olho e o desenvolvimento de outras estruturas acessórias. Porém, o mais importante, é claro, é a criação de um tecido neural fotossensível, isto é, a criação de uma retina.

Órgãos fotossensíveis semelhantes a olhos surgiram nos animais, de forma independente, pelo menos quarenta vezes, e todos os estágios desde um ponto sensível à luz até os olhos complexos dos vertebrados, cefalópodes e insetos ainda são encontrados em espécies vivas de vários táxons (Fig. 10.2). A existência de estágios intermediários em seres vivos serve para refutar a afirmação de que a evolução gradual de um olho complexo é inconcebível (Salvini-Plawen e Mayr, 1977). Os órgãos fotossensíveis da maioria dos invertebrados não são tão sofisticados como os dos vertebrados, cefalópodes e insetos, mas sua origem e subsequente evolução foram sem dúvida facilitadas pela seleção natural. Bastava que uma variante fosse superior para que fosse favorecida, com múltiplas pequenas vantagens se reforçando mutuamente.

Todo indivíduo apresenta dezenas, talvez centenas, de pequenas diferenças em relação aos outros membros da população. Alguns observadores achavam que tais distinções seriam pequenas demais para ser favorecidas pela seleção natural. Essa concepção ignora o fato de que muitas pequenas vantagens podem se combinar e proporcionar, em conjunto, o mesmo efeito que uma grande vantagem. As pequenas vantagens se acumulam ao longo de várias gerações e podem desempenhar um papel crescente na evolução. Um pequeno acúmulo de pigmento e um ponto sensível à luz, por exemplo, talvez não constituam um alvo importante para a seleção, mas podem contribuir para a sobrevivência do indivíduo quando acompanhados por outras vantagens igualmente sutis no fenótipo.

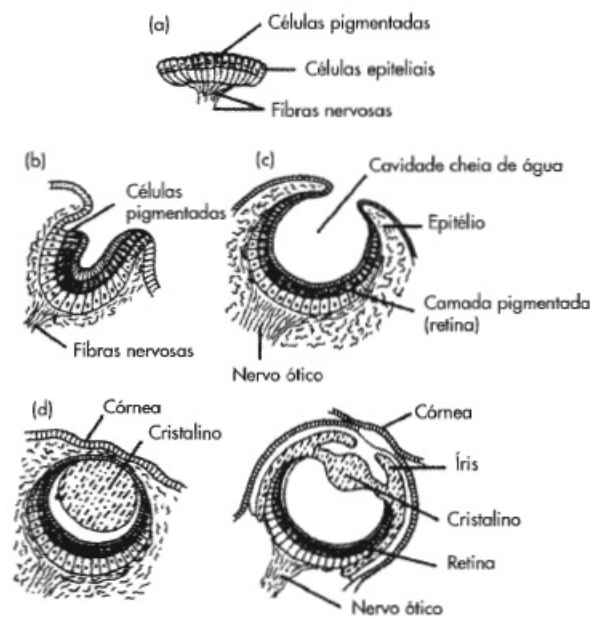


FIGURA 10.2

Estágios na evolução dos olhos dos moluscos. (a) Ponto pigmentado; (b) cavidade pigmentada; (c) cavidade ótica do abalone; (d) olho complexo do caramujo e do polvo. *Fonte:* Freeman, Scott e John C. Herron. 2000. *Evolutionary Analysis*, 2ª ed. Copyright © 1997. Reproduzido com permissão de Pearson Education, Inc. Upper Saddle River, NJ.

O fato de o olho ter surgido em quarenta ramos da árvore filogenética sempre foi considerado um caso típico de evolução convergente. A biologia molecular mostrou que não é bem assim. Foi descoberto há pouco tempo um importante gene regulador mestre (conhecido como *Pax 6*) que parece controlar o desenvolvimento dos olhos na maioria dos ramos da árvore evolutiva (veja o Capítulo 5). Entretanto, esse gene também está presente em táxons cujas espécies não possuem olhos. O *Pax 6* é aparentemente um gene regulador básico que controla outras funções do sistema nervoso. A biologia molecular descobriu vários outros genes reguladores básicos cuja existência em alguns casos remonta a uma época anterior à da ramificação dos principais filos dos animais. Quando a sobrevivência é favorecida pela aquisição de uma nova estrutura ou outro atributo, a seleção faz uso de todas as moléculas disponíveis que já estão presentes no genótipo.

O olho não foi a única estrutura a surgir independentemente em vários tipos diferentes de organismos. Depois de os fotorreceptores terem evoluído entre os animais, a bioluminescência, por exemplo, apareceu pelo menos trinta vezes entre vários tipos de organismos. Na maioria dos casos, os mecanismos bioquímicos envolvidos eram muito semelhantes. Dezenas de casos parecidos foram descobertos nos últimos anos; o animal com frequência se utiliza de possibilidades ocultas no genótipo que herdou de seus ancestrais para desenvolver novas estruturas.

Mudança de função. A intensificação de função é o único meio pelo qual um organismo pode adquirir um novo órgão? A resposta a essa pergunta deve ser um enfático não. Existe um segundo processo, como foi observado por Darwin, Anton Dohrn e A. N. Sewertzoff: a aquisição de novos órgãos por meio da mudança de função de uma estrutura já existente. Para que isso aconteça, é preciso que a estrutura passe a desempenhar duas funções ao mesmo tempo, a nova e a antiga. Assim, por exemplo, as aves primitivas mantinham as asas praticamente imóveis e as usavam apenas para planar; mais tarde, começaram a batê-las. Existem muitas outras novidades na evolução que podem ser explicadas dessa forma. As nadadeiras do *Daphnia* eram a princípio meras antenas (órgãos

sensoriais), e continuam a ser usadas como tal, mas hoje também são utilizadas como órgãos de locomoção. Os pulmões dos peixes se transformaram em bexigas natatórias; os membros dos artrópodes adquiriram uma série de novas funções.

Em muitos casos, é mais correto falar de um novo papel ecológico que de uma nova função. Quando uma estrutura está preparada para adotar uma nova função que não era originalmente a sua, dizemos que ela estava *pré-adaptada* à nova função. Pré-adaptação é um termo puramente descritivo e não tem nenhuma conotação teleológica.

As novidades mais interessantes na história dos organismos resultaram de mudanças nos papéis ecológicos por estes desempenhados. Tais alterações ilustram muito bem o oportunismo na evolução. De acordo com o *princípio da bricolagem* enunciado por Jacob (1977), qualquer estrutura já existente pode ser usada para uma nova finalidade.

Uma mudança de função também pode contribuir para a especiação. É possível, em particular no caso da especiação simpátrica, que um fator favorecido pela seleção sexual se torne um mecanismo de isolamento comportamental.

Embora uma alteração de função possa parecer um salto evolutivo, trata-se na verdade de um processo populacional gradual. A mudança, que a princípio afeta apenas um indivíduo, só se torna significativa do ponto de vista evolutivo se for favorecida pela seleção natural e se disseminar de maneira gradual para outros indivíduos da população e depois para outras populações da espécie. Assim, mesmo a evolução por mudança de função é no fundo um processo gradual.

RADIAÇÃO ADAPTATIVA

Sempre que uma espécie adquire uma nova capacidade, ela recebe, digamos, uma chave para um nicho diferente ou para uma nova zona adaptativa na natureza. O ramo dos répteis que inventou a pena e subsequentemente a capacidade de voar conquistou uma imensa zona adaptativa. Em consequência, existem hoje cerca de 9.800 espécies de aves mas apenas 4.800 de mamíferos e 7.150 de répteis. O tipo estrutural que chamamos de “inseto” foi particularmente bem-sucedido e deu origem a milhões de espécies. Por outro lado, todas as tentativas das aves de explorar o ambiente aquático foram apenas parcialmente bem-sucedidas. Existem cerca de 150 espécies de patos e afins, uns poucos mergulhões (20), tordas (21) e melreiras (4). O melhor nadador entre as aves é o pinguim, que possui só 15 espécies. Assim, apenas 0,02% das espécies de aves são aquáticas. Muitas espécies de mamíferos se alimentam de folhas, mas somente algumas poucas aves, como a cigana, ocupam esse nicho. Nenhum anfíbio conseguiu se adaptar à água salgada.

O sucesso de uma linhagem filética se estabelecer em diferentes nichos e zonas adaptativas é conhecido como *radiação adaptativa*. Ela é mais visível nos táxons superiores. Os répteis, sem abrir mão de sua estrutura básica, deram origem a crocodilos, tartarugas, lagartos, cobras, ictiossauros e pterossauros; os mamíferos produziram camundongos, macacos, morcegos e baleias; as aves evoluíram como gaviões, cegonhas, pássaros canoros, avestruzes, beija-flores e pinguins. Cada um desses grupos conquistou nichos distintos na natureza, sem mudar muito a estrutura do tipo ancestral.

Na verdade, toda a progressão da vida pode ser entendida como uma radiação adaptativa no tempo. O surgimento das primeiras moléculas replicantes, a formação de células com membranas, a formação dos cromossomos, o surgimento dos eucariontes, a formação dos organismos pluricelulares, o aparecimento da endotermia, a formação de um sistema nervoso central altamente complexo; cada um desses passos permitiu a utilização de um conjunto diferente de recursos ambientais, ou seja, a ocupação de uma zona adaptativa diferente.

Disparidade

A diversidade dos seres vivos assume muitas formas. Pode se expressar de forma puramente quantitativa, como no grande número de indivíduos nas colônias de formigas e cupins ou na quantidade imensa de espécies em certas famílias, como os carunchos entre os besouros (e a ordem dos besouros como um todo), além, é claro, da gigantesca biomassa dos procariontes. Entretanto, a diversidade também pode se manifestar na forma de graus de diferença, no número assombroso de tipos diferentes de organismos. No caso dos animais, a evolução produziu uma verdadeira surpresa. Quando os metazoários (animais pluricelulares) surgiram, era de se esperar que a princípio fossem todos muito parecidos, tornando-se cada vez mais diferentes com o passar do tempo. Contudo, os fatos desmentem por completo tal hipótese!

Quando os primeiros fósseis conhecidos dos metazoários se formaram, há cerca de 550 milhões de anos (os especialistas acreditam que já existiam há cerca de 200 milhões de anos), entre eles havia alguns com planos corporais exóticos, que logo foram extintos. Todos os outros filos do Cambriano sobreviveram e (o que pode ser considerado surpreendente) sem grandes mudanças no plano corporal. Se examinarmos os filos individualmente, encontraremos a mesma situação. Os artrópodes que existem hoje em dia já podiam ser encontrados no Cambriano com o mesmo plano corporal; entretanto, também havia tipos estranhos de artrópodes no Cambriano que não existem atualmente. Concordo com aqueles que concluem, com base nessas evidências, que a variedade de planos corporais no Cambriano era maior do que hoje em dia. Além disso, nenhum plano corporal novo surgiu nos 500 milhões de anos que se passaram depois desse período.

A solução do enigma terá que ser fornecida pela biologia do desenvolvimento. Nos filos recentes, o desenvolvimento é controlado pelos genes *hox* e por outros genes reguladores. Existem indicações de que esse sistema regulador nos dias de hoje é bem mais rígido do que no passado. Sendo assim, na época em que surgiram os metazoários, o poder restrito do sistema regulador era aparentemente ainda mais rudimentar. E provável que mutações relativamente pequenas pudessem produzir estruturas novas. Tal “liberdade de construção” foi perdida quando o sistema regulador se aperfeiçoou. Hoje, centenas de milhões de anos depois, tipos de peixes ciclídeos com diferentes hábitos alimentares podem surgir, mas todos serão peixes ciclídeos. Dizer que os planos corporais dos animais de hoje apresentam a mesma diversidade do Cambriano é simplesmente negar os fatos. Porém, a diferença entre a inventividade da fauna do Cambriano e o conservadorismo dos planos corporais da fauna atual não é mais tão misteriosa quando levamos em conta as descobertas recentes da biologia molecular do desenvolvimento.

COEVOLUÇÃO

Quando dois tipos de organismos interagem, um predador e uma presa, um parasita e um hospedeiro ou uma planta florífera e um polinizador, por exemplo, cada um exerce uma pressão seletiva sobre o outro; o resultado é que os dois evoluem juntos. Assim, a presa pode desenvolver melhores mecanismos de fuga, que forçam o predador a aperfeiçoar seus métodos de ataque. Boa parte do processo de evolução acontece pela *coevolução*.

Os polinizadores de flores, sejam borboletas, outros insetos, aves ou morcegos, estão adaptados a certas flores de suas plantas hospedeiras, e estas, por sua vez, evoluem de modo a tornar a polinização mais bem-sucedida. Darwin realizou um estudo fascinante a respeito da adaptação das

orquídeas aos polinizadores. Todos os casos de simbiose e mutualismo encontrados na natureza estão sujeitos à coevolução produzida pela seleção natural.

Algumas espécies de plantas se protegem dos herbívoros produzindo substâncias tóxicas, como os alcaloides, que as tornam impalatáveis para eles. Com o tempo, os herbívoros desenvolvem enzimas que neutralizam tais substâncias. Em resposta, as plantas desenvolvem novas substâncias tóxicas, obrigando os herbívoros a desenvolver novas enzimas para combater essas toxinas, e assim por diante. Houve quem chamasse essa série de interações de “corrida armamentista evolutiva”. Existe um número quase infinito dessas corridas entre os organismos. Os caramujos marinhos, por exemplo, se protegem dos caranguejos criando conchas mais resistentes. Os caranguejos, por sua vez, desenvolvem pinças mais fortes, o que induz os caramujos a desenvolverem conchas ainda mais resistentes.

Obviamente, a melhor estratégia evolutiva para um micro-organismo patogênico não é eliminar seu hospedeiro. Na verdade, a evolução de linhagens menos virulentas deve ser favorecida pela seleção natural. Às vezes é possível observar essa evolução enquanto está ocorrendo. Quando, por exemplo, o vírus da mixomatose foi introduzido na Austrália para controlar a população de coelhos, as linhagens mais virulentas dele matavam os coelhos tão depressa que não havia tempo para que o vírus fosse transmitido de um animal para outro. Em consequência, a maioria das linhagens altamente virulentas foi extinta. Os coelhos atacados pelas linhagens menos virulentas sobreviviam por mais tempo e permitiam que o vírus infectasse outros coelhos. Com o passar do tempo, surgiram linhagens muito menos virulentas, que matavam apenas uma certa porcentagem dos coelhos, enquanto a maioria sobrevivia. Ao mesmo tempo, os coelhos mais suscetíveis morreram e a população deles como um todo evoluiu e se tornou menos suscetível ao vírus da mixomatose.

Na Europa, a maior parte das doenças infecciosas também já atingiu um estado estacionário. Após milênios de convivência, as populações europeias adquiriram certa resistência a essas doenças humanas e a mortalidade se tornou relativamente baixa. Esse não era o caso, porém, das populações de outros continentes que entraram em contato pela primeira vez com os europeus depois de 1492. No mundo inteiro, mas em particular nas Américas, as populações nativas foram dizimadas por epidemias causadas por doenças infecciosas europeias, especialmente a varíola. A população nativa das Américas, algo em torno de 60 milhões quando Colombo desembarcou pela primeira vez nas Bahamas, foi reduzida a apenas cinco milhões vinte anos mais tarde. As doenças infecciosas eram muito fulminantes porque os habitantes da América não coevoluíram com elas e por isso se viram indefesos quando os patógenos se disseminaram naquelas populações.

Ao colonizar um novo hospedeiro, os parasitas internos, como os cestóides, os trematódeos e os nematódeos, tendem a adquirir uma preferência por esse determinado tipo de hospedeiro e a partir deste ponto coevoluir com ele. Quando um hospedeiro se divide em duas espécies, o parasita acaba fazendo o mesmo. Em consequência, às vezes é possível mostrar que as ramificações da árvore filogenética do parasita são muito parecidas com as da árvore filogenética do seu hospedeiro. Existem exceções, já que uma vez ou outra um parasita pode saltar para uma linhagem inteiramente diferente de hospedeiros. O que dissemos a respeito dos parasitas internos também se aplica aos parasitas externos, como o piolho, o piolho-de-galinha (*Mallophaga*) e a pulga.

SIMBIOSE

Nas discussões sobre evolução, muitas vezes não se dá a atenção devida ao papel da simbiose. *Simbiose* é a colaboração de dois tipos diferentes de organismos na qual ambos são

beneficiados. O líquen, uma associação de um fungo e uma alga, é um exemplo muito citado de simbiose. A simbiose é muito comum entre as bactérias e resultou na evolução de comunidades inteiras. Por exemplo: entre as bactérias do solo, nas quais diferentes tipos de bactérias produzem diferentes metabólitos que são consumidos por outras espécies de bactérias.

Todos os insetos que se alimentam de plantas e secreções das mesmas possuem simbiontes intracelulares que produzem as enzimas necessárias para digerir as substâncias vegetais. Os insetos hematófagos também possuem simbiontes intracelulares que os ajudam a digerir o sangue.

O acontecimento mais importante da história da vida na Terra, a produção dos primeiros eucariontes, parece ter sido causada pela simbiose entre uma eubactéria e uma arqueobactéria, o que levou, com o passar do tempo, à formação de uma quimera entre estes dois tipos de bactérias. Mais tarde, novos simbiontes foram incorporados a esse eucarionte: a bactéria púrpura, que deu origem às mito- côndrias, e, no caso das plantas, a cianobactéria, que deu origem aos cloroplastos. Outras organelas também se formaram a partir de simbiontes (Margulis, 1981; Margulis e Fester, 1991; Sapp, 1994).

EVOLUÇÃO E PROGRESSO

Evolução significa mudança dirigida. Desde que a vida na Terra teve início e surgiram os primeiros procariontes (bactérias), há 3,5 bilhões de anos, os organismos se tornaram muito mais diversificados e complexos. Uma baleia, um chimpanzé e uma sequoia-gigante são, com certeza, muito diferentes de uma bactéria. De que forma podemos descrever tais distinções?

A resposta mais frequente é que as formas de vida modernas são mais complexas. Isso pode ser verdade em muitos casos, mas não em todos. Muitas linhagens filéticas demonstram tendências simplificadoras; isto é particularmente verdadeiro no caso de vários tipos de especialistas, como os animais que vivem em cavernas, e de parasitas. Outros associam evolução a progresso. Os vertebrados e as angiospermas (plantas floríferas) não são mais evoluídos, no sentido de serem mais adiantados, do que os animais e plantas “inferiores” e que as bactérias? Já analisamos essa afirmação e mostramos como é difícil classificar os organismos em “superiores” e “inferiores”. Na verdade, os procariontes, como um todo, parecem tão bem-sucedidos quanto os eucariontes. Entretanto, todos os passos da evolução, geração após geração, que levaram aos roedores, às baleias, às gramíneas e às sequoias, aconteceram sob o controle, por assim dizer, da seleção natural. Isso não implicaria necessariamente um aperfeiçoamento constante, de uma geração para outra, de todas as linhagens filéticas? A resposta é não, já que as mudanças evolutivas são ditadas pela necessidade de lidar com alterações temporárias no ambiente. Assim, considerando também a enorme frequência de casos de extinção e a ocorrência da evolução regressiva, não há como defender a noção de evolução como sinônimo de progresso. Contudo, a resposta pode ser diferente quando estudamos uma única linhagem em momentos particulares de sua evolução. Existe um número considerável de linhagens filéticas que poderiam ser chamadas de progressivas durante seu período de máxima expansão.

A SELEÇÃO NATURAL LEVA AO PROGRESSO E POR FIM À PERFEIÇÃO?

No século XVIII, acreditava-se que o mundo havia sido criado por Deus para ser perfeito; nos casos em que perfeição ainda não fora atingida, Deus instituíra leis que mais cedo ou mais tarde conduziriam à perfeição. Tal crença refletia não só a doutrina da teologia natural, mas o otimismo do

Iluminismo, além do pensamento teleo- lógico (finalismo) que era tão popular no período. A teoria da evolução de Lamarck, por exemplo, postulava um progresso contínuo rumo à perfeição. Os evolucionistas modernos rejeitam a ideia de que a evolução é capaz de conduzir à perfeição. Entretanto, a maioria deles acredita que houve algum progresso evolutivo desde que a vida surgiu na Terra.

As mudanças graduais que levaram das bactérias aos eucarions unicelulares e destes às plantas floríferas e aos animais superiores são chamadas por muitos de evolução progressiva. Essa terminologia é usada particularmente em relação ao homem, considerado o estágio final em uma série que passou por répteis, mamíferos primitivos, mamíferos placentários e finalmente pelos macacos, grandes antropóides e homínídeos. Em determinada época, quase todos acreditavam que o homem era o ponto culminante da criação e que tudo que era progressivo levava à perfeição do homem.

A série que leva da bactéria ao homem não é de fato uma história de progresso? Nesse caso, como tal progresso pode ser explicado? Nos últimos anos, muitos livros a respeito da existência do progresso evolutivo foram publicados. Uma das razões pelas quais a questão é tão controversa se deve ao fato de que a palavra “progresso” pode ser interpretada de várias formas. Aqueles que adotam o pensamento teleológico, por exemplo, podem argumentar que o progresso se deve a uma tendência inata no sentido da perfeição. Darwin, assim como os darwinistas modernos, rejeitou essa tese. Na verdade, até hoje não se encontrou nenhum mecanismo genético que pudesse estar associado a esse tipo de tendência. Porém, podemos também definir progresso de forma puramente empírica, como a obtenção de algo que seja melhor, mais eficiente e bem-sucedido do que o que existia antes. Os termos “superior” e “inferior” também têm sido criticados. Para os darwinistas modernos, não se trata de um juízo de valor; ser “superior” significa ser mais recente no tempo geológico ou estar nos ramos superiores da árvore filogenética. Será, porém, que um organismo é “melhor” apenas porque pertence aos ramos superiores da árvore filogenética? Os indicadores de progresso, segundo alguns, são uma complexidade maior, a divisão de trabalho mais avançada entre os órgãos, a utilização mais eficiente dos recursos naturais e a melhor adaptação ao ambiente. Isso pode ser verdade até certo ponto, mas o crânio de um mamífero ou de uma ave é muito mais simples do que o dos peixes.

Os críticos da ideia de progresso observaram que, segundo determinados aspectos, as bactérias foram ao menos tão bem-sucedidas quanto os vertebrados e os insetos. Portanto, não faz sentido dizer que houve progresso quando os seres vivos evoluíram dos procariontes para os vertebrados. A forma de encarar esse tipo de argumento depende principalmente do conceito que se tem da palavra “progresso”.

Ao analisar a série evolutiva dos seres vivos, não podemos negar que alguns táxons mais recentes possuem adaptações que podem ser consideradas especialmente bem-sucedidas. A endotermia, por exemplo, permite que um organismo suporte melhor do que os ectotérmicos as flutuações de temperatura do ambiente. Um cérebro grande e cuidados parentais mais prolongados permitem o desenvolvimento da cultura e sua transmissão de uma geração para outra (veja mais adiante). Cada um desses avanços foi proporcionado, em última análise, pela seleção natural, já que seus possuidores tinham maior probabilidade de sobreviver. Nesse sentido descritivo, a evolução com certeza foi progressiva em algumas linhagens filogenéticas. Foi tão progressiva quanto a criação dos motores modernos de automóvel a partir de motores antigos como o do Ford T. Todo ano, os fabricantes de automóveis introduzem inovações que são expostas à pressão seletiva do mercado. Muitos modelos com certas inovações são eliminados; os que são bem-sucedidos servem de base para os melhoramentos do ano seguinte. Como resultado, os carros melhoram de ano para ano e se tornam mais seguros, duráveis e econômicos. É evidente que houve progresso na fabricação de

automóveis. Se concordamos que houve progresso na evolução do Ford T para os carros modernos, temos razão em dizer que houve progresso na evolução dos primeiros procariontes e eucariontes para a espécie humana. Tudo depende de como interpretamos a palavra “progresso”. Entretanto, o progresso darwiniano nunca é teleológico.

Muitas definições de progresso evolutivo têm sido propostas. Gosto particularmente de uma que enfatiza sua natureza adaptacionista: o progresso é “uma tendência das linhagens no sentido de melhorar de maneira cumulativa sua inclusão adaptativa a determinado estilo de vida, aumentando o número de características que se combinam em complexos adaptativos” (Richard Dawkins, *Evolution* 51 (1997): 1016). Para outras definições e descrições de progresso, veja Nitecki (1988).

A incorporação de procariontes simbióticos sem dúvida representou um grande progresso para os primeiros protistas, pois resultou no império muito bem-sucedido dos eucariontes. Outros passos progressivos têm sido citados: a pluricelularidade, o desenvolvimento de órgãos e estruturas altamente especializados, a endotermia, os cuidados parentais sofisticados e a aquisição de um sistema nervoso central complexo e eficiente. Os “inventores” de cada um desses passos progressivos foram muito bem-sucedidos e isso contribuiu para que as novidades se disseminassem. Na verdade, o ponto principal de cada evento de seleção está justamente em favorecer indivíduos que conseguiram encontrar uma solução progressiva melhor para os problemas correntes. O somatório de todos esses passos é o progresso evolutivo.

Para continuar minha analogia, a invenção do automóvel não acabou com todos os outros meios de transporte. O ato de caminhar, o cavalo, a bicicleta e o trem coexistem com o carro e todos continuam a ser usados em certas circunstâncias. Da mesma forma, a invenção do avião não tornou obsoletos o trem e o automóvel. O mesmo se pode dizer da evolução orgânica. Procariontes bastante primitivos ainda sobrevivem, mais de três bilhões de anos depois de surgirem na Terra. Os peixes ainda dominam o oceano e, à exceção do homem, os roedores foram mais bem-sucedidos do que os primatas na maioria dos ambientes. Além disso, como mostram os parasitas e os habitantes das cavernas, a evolução é muitas vezes regressiva.

Por outro lado, é apropriado chamar a série de passos que levam dos procariontes aos eucariontes, vertebrados, mamíferos, primatas e finalmente ao homem como progressiva. Cada passo nessa progressão foi resultado da seleção natural. Os sobreviventes desse processo seletivo eram mais aptos do que os que foram eliminados; assim, o produto final dessa “corrida armamentista” das espécies pode ser considerado um exemplo de progresso.

A BIOSFERA E O PROGRESSO EVOLUTIVO

Muitos relatos da história da vida na Terra são escritos como se o ambiente tivesse sido constante, o que não é verdade. Houve mudanças drásticas na composição da atmosfera. Na época em que a vida teve origem, há cerca de 3,8 bilhões de anos, a atmosfera era redutora: consistia, provavelmente, em uma mistura de metano (CH₄), amônia (NH₃), hidrogênio molecular (H₂) e vapor d'água (H₂O). Praticamente não havia oxigênio livre; e o pouco oxigênio produzido pelas cianobactérias desaparecia com rapidez em vários sorvedouros, dos quais um dos mais importantes era a conversão de ferro em óxido de ferro. Isso levou à formação de grandes depósitos de minério de ferro. O suprimento de ferro oxidável nos oceanos se esgotou há cerca de dois bilhões de anos. Depois que isso aconteceu, a produção continuada de oxigênio por parte das cianobactérias converteu rapidamente a atmosfera anóxica em uma atmosfera rica em oxigênio e isso contribuiu para a evolução de uma rica fauna de animais pluricelulares. Acredita-se que a chamada “explosão” de

novos tipos de animais, ocorrida no Cambriano, tenha sido facilitada pelo aumento simultâneo do teor de oxigênio na atmosfera.

As mudanças evolutivas sofridas pela biota durante os últimos 550 milhões de anos afetaram bastante a composição da atmosfera. As mais importantes foram o surgimento das plantas terrestres (que aconteceu há cerca de 450 milhões de anos), o desenvolvimento das grandes florestas de angiospermas, com sua capacidade de consumir CO₂, e a evolução das bactérias consumidoras de detritos.

Vernadsky (1926) foi o primeiro a chamar atenção para a coevolução contínua de organismos produtores e organismos consumidores de oxigênio, assim como para as mudanças da biota em resposta a alterações no ambiente, tanto as graduais como as cataclísmicas, responsáveis pelas extinções em massa. As espécies só podem se adaptar a mudanças no ambiente se forem capazes de produzir rapidamente variantes favoráveis que possam ser aproveitadas pela seleção natural. Quando isso não acontece, são extintas. O oxigênio não é o único elemento que os organismos trocam com o meio; existem também o cálcio (greda, calcário, corais, conchas) e o carbono (carvão, petróleo). Naturalmente, as mudanças do clima terrestre também tiveram grande impacto evolutivo, em particular as glaciações e as alterações correlatas no curso das correntes oceânicas, em especial nas vizinhanças da Antártica.

COMO PODEMOS EXPLICARAS TENDÊNCIAS DA EVOLUÇÃO?

Os paleontólogos sempre descobrem certas tendências ao comparar organismos semelhantes em estratos sucessivos. Assim, por exemplo, os descendentes tendem a ser maiores do que seus ancestrais. A tendência para o aumento de tamanho é muito comum nas linhagens de animais e ficou conhecida como lei de Cope. Uma tendência pode ser definida como uma mudança direcional em uma característica de uma linhagem filética ou de um grupo de linhagens próximas. Por exemplo: em um estudo da evolução do cavalo durante o Terciário, descobriu-se que havia uma tendência para a redução do número de dedos nos pés, o que fez com que o cavalo moderno tenha apenas um dedo, em vez dos cinco originais.

Ao mesmo tempo, em determinadas linhagens de cavalos, havia uma tendência para que os dentes molares se tornassem mais compridos e continuassem a crescer durante toda a vida do animal, um fenômeno conhecido como hipsodontia. Tendências como essas foram observadas em amonites, trilobitas e em quase todos os tipos de invertebrados. O aumento do tamanho do cérebro é uma tendência marcante não apenas em primatas, como também na evolução dos mamíferos do Terciário. Uma tendência em um caractere especialmente favorecido (como a hipsodontia nos cavalos) pode ser acompanhada por tendências em vários caracteres correlatos. Em outras palavras, uma tendência particular pode ser apenas o subproduto de uma tendência em um outro caractere, como o tamanho corporal do organismo.

Alguns paleontólogos ficaram confusos com a aparente linearidade de algumas dessas tendências. A seleção, argumentaram, é um processo fortuito demais para explicar tamanha linearidade. O que esquecem, porém, é que qualquer mudança evolutiva em uma série de organismos está sujeita a limitações rigorosas. O tamanho dos dentes de um cavalo, por exemplo, não pode ultrapassar determinada fração do tamanho do corpo. O peso é um fator muito importante para os animais que voam; esta é a razão pela qual o tamanho dos vertebrados voadores (morcegos, pássaros, pterossauros) é muito menor do que o de vertebrados terrestres com eles aparentados.

Além disso, em geral as tendências não são exatamente lineares e de vez em quando se

tornam mais rápidas ou mais lentas, podendo mudar de direção e até mesmo reverter a direção inicial.

Na época em que o pensamento teleológico era muito disseminado, as tendências eram consideradas uma manifestação de pulsões intrínsecas. Na verdade, foram citadas em defesa de uma escola de evolucionistas que acreditavam na ortogênese teleológica (veja o Capítulo 4). A progressão quase matemática de algumas dessas tendências era interpretada por eles como sendo incompatível com a teoria da seleção natural de Darwin. Pesquisas subsequentes, porém, revelaram que não existe esse conflito. Nenhuma evidência direta da existência de tendências evolutivas intrínsecas jamais foi descoberta e as tendências podem ser perfeitamente explicadas pelo modelo darwinista, contanto que as restrições históricas sejam levadas em conta. Hoje é bastante evidente que todas as tendências evolutivas observadas podem ser atribuídas à seleção natural.

Evolução Correlacionada

Um organismo é um sistema harmonioso, delicadamente equilibrado, o que torna impossível mudar uma parte sem afetar outras. Considere o aumento do tamanho dos dentes nos cavalos. Essa mudança exige maxilares maiores, o que por sua vez requer um crânio maior. Para poder sustentar um crânio maior, o pescoço precisa ser reconstruído. O tamanho do novo crânio afeta o resto do corpo e em particular a locomoção. Isso significa que para aumentar o tamanho dos dentes é preciso reformar praticamente o cavalo inteiro. Isso foi confirmado por um estudo detalhado da anatomia dos cavalos hipsodontes. Além disso, como o cavalo inteiro tinha que ser remodelado, a mudança tinha que ser lenta e gradual, ao longo de milhares de gerações. Muitas linhagens de cavalos com dentes molares curtos não conseguiram ir ao encontro das variações genéticas necessárias à hipsodontia e foram extintas.

A mudança da locomoção quadrúpede dos répteis para o bipedalismo e o voo das aves exigiu uma reestruturação considerável do plano corporal: a compactação do corpo inteiro para melhorar a posição do centro de gravidade, o desenvolvimento de um coração mais eficiente, com quatro câmaras, a reestruturação do trato respiratório (pulmões e alvéolos), a endotermia, o aumento da acuidade visual e a ampliação do sistema nervoso central. A aquisição dessas adaptações foi uma questão de necessidade. Os detalhes, porém, muitas vezes são impostos pelas restrições de ordem global e pela variabilidade genética disponível.

A modificação de uma parte do fenótipo pode ter efeitos inesperados sobre outras regiões do corpo. A evolução dos répteis ilustra bem esse fato. A classe dos Reptilia apresenta duas grandes subdivisões: os Synapsida, com uma abertura na região temporal do crânio, e os Diapsida, com duas aberturas. As tartarugas, que não possuem nenhuma abertura, eram consideradas um grupo mais antigo, que teria surgido antes do aparecimento das aberturas temporais. A análise molecular mostrou, porém, que as tartarugas são parentes próximas dos crocodilianos e, assim como estes, devem ser enquadradas entre os Diapsida. Aparentemente, elas perderam as aberturas no crânio durante a aquisição da carapaça, como parte de uma redução geral de todas as aberturas para o exterior. Isso, incidentalmente, também mostra como o valor de uma característica taxonômica pode mudar de maneira drástica durante a evolução.

Complexidade

Muitos dos primeiros evolucionistas acreditavam que a evolução estava associada a uma

complexidade crescente. Os procariontes, por exemplo, que foram a única espécie de vida na Terra durante mais de um bilhão de anos, são muito menos complexos do que os eucariontes, que evoluíram mais tarde. Entre os procariontes, entretanto, não há nenhuma indicação de que a complexidade tenha aumentado com o passar do tempo. O mesmo se aplica aos eucariontes. É verdade que os organismos pluricelulares são mais complexos do que os protistas, mas ao mesmo tempo encontramos muitas linhagens de plantas e animais que evoluíram para formas mais simples. O crânio de um mamífero, por exemplo, é bem menos complexo do que o dos placodermos dos quais descende. Para onde quer que voltemos nosso olhar, encontramos tendências simplificadoras tanto quanto tendências na direção de um aumento de complexidade. Os parasitas são notórios por suas muitas simplificações físicas e fisiológicas. Todas as teorias que postulavam a existência em todos os organismos de uma tendência intrínseca no sentido de uma maior complexidade foram refutadas. Não existe nenhuma razão para considerar a maior complexidade como uma indicação de progresso evolutivo.

EVOLUÇÃO EM MOSAICO

Os organismos jamais evoluem como tipos; existe sempre uma pressão seletiva em relação a certas propriedades, que em consequência evoluem mais depressa do que as outras. Na evolução do homem, por exemplo, existem enzimas e outras proteínas que não mudaram em mais de seis milhões de anos e, portanto, continuam idênticas às encontradas no chimpanzé ou até mesmo em nossos ancestrais primatas. Outras propriedades dos homínídeos, porém, sofreram mudanças radicais, em particular as associadas ao sistema nervoso central. O ornitorrinco australiano *Platypus* tem pelos, amamenta os filhotes e possui outras características dos mamíferos primitivos, mas põe ovos como os répteis e apresenta algumas especializações “malsucedidas”, como um esporão venenoso e o bico de pato. Essa evolução em ritmo desigual de diferentes propriedades de um organismo é chamada de *evolução em mosaico* e pode criar dificuldades para os taxonomistas. A primeira espécie de um novo ramo de uma árvore filogenética pode ter herdado um único determinado caractere derivado, mas concordar em todos os outros caracteres com uma espécie irmã. Os taxonomistas darwinistas em geral classificam essas espécies junto com a espécie irmã com a qual compartilham o maior número de caracteres em comum. Os cladistas henniguanos, porém, poderiam criar para ela um novo ciado.

O fato de que os diferentes componentes do fenótipo de um organismo podem evoluir de forma independente oferece grande flexibilidade para a evolução de tais espécies. Para ocupar com sucesso um novo nicho, um organismo pode ter que mudar apenas um componente limitado de seu fenótipo. Um bom exemplo é o *Archaeopteryx*, que, sob vários aspectos (dentes, cauda etc.), continua a ser um réptil, embora possua as penas, as asas, os olhos e o cérebro de uma ave. A evolução em mosaico é demonstrada de modo ainda mais contundente pelas grandes diferenças nas taxas de evolução de diversas proteínas e outras moléculas.

Sem saber como explicar a evolução em mosaico, os geneticistas a ignoraram durante muito tempo. Hoje em dia existe a teoria dos “módulos gênicos”, segundo a qual determinados grupos de genes (os “módulos”) agem de forma coordenada. Tais módulos podem, até certo ponto, evoluir de maneira independente uns dos outros.

SOLUÇÕES PLURALISTAS

A evolução é um processo oportunista. Sempre que surge o ensejo de superar um competidor ou ocupar um novo nicho, a seleção natural faz uso de uma propriedade já existente do fenótipo para

atingir tal objetivo. Na maioria dos casos, o objetivo pode ser atingido de várias formas diferentes.

O voo foi desenvolvido pelos vertebrados em três ocasiões, o que faz com que as asas dos três táxons voadores - aves, pterossauros e morcegos - sejam diferentes. Ainda mais distintas entre si são as asas de insetos como libélulas, borboletas e besouros, embora todos descendam de um ancestral voador comum.

O pluralismo está presente em todos os aspectos do processo evolutivo. A variação genética é assegurada na maioria dos eucariontes pela reprodução (recombinação) sexual, enquanto entre os procariontes o mecanismo para garantir a diversidade é a transferência unilateral de genes. O isolamento reprodutivo é conseguido pela maioria dos animais por meio de mecanismos pré-zigóticos (comportamento, por exemplo) ou pós-zigóticos (incompatibilidade cromossômica, esterilidade etc.). Em geral, a especiação ocorre por motivos geográficos nos vertebrados terrestres, mas é simpátrica em certos grupos de peixes e talvez em grupos de insetos que possuem plantas hospedeiras específicas. O fluxo genético é muito reduzido em algumas espécies, enquanto em outras é tão intenso que a espécie mostra sinais claros de pan-mixia. Além disso, algumas famílias possuem muitos gêneros que se encontram em processo ativo de especiação, enquanto outras têm apenas alguns poucos gêneros antigos e monotípicos.

Por causa desse pluralismo generalizado, tanto no nível da micro como da macroevolução, é aconselhável ter muita cautela para não aplicar de forma acrítica a um grupo de organismos o que foi descoberto em outros grupos. Descobertas relativas a um grupo de organismos não necessariamente refutam descobertas feitas em outro grupo.

EVOLUÇÃO CONVERGENTE

A evolução convergente é um fenômeno que ilustra de forma convincente o poder da seleção natural. O mesmo nicho ecológico ou zona adaptativa é ocupado em diferentes continentes por organismos bastante semelhantes, mas sem qualquer relação de parentesco próximo. A oportunidade oferecida pelo mesmo nicho resulta na evolução de fenótipos similares. Esse processo é conhecido como *convergência*. O caso mais conhecido é o dos marsupiais australianos. Esses mamíferos nativos da Austrália produziram, na ausência de mamíferos placentários, tipos análogos aos dos mamíferos placentários encontrados nos outros continentes. O equivalente do lobo comum é o lobo da Tasmânia; o da toupeira é a toupeira marsupial; o do esquilo voador é a serelepe marsupial. Existem outros animais análogos, embora nestes casos a semelhança não seja tão grande: um camundongo, um texugo (o vombate) e um tamanduá (Fig. 10.3). Espécies adaptadas à vida subterrânea (e com fenótipos similares) surgiram de forma independente em quatro ordens de mamíferos e em oito diferentes famílias de roedores (Nevo, 1999).

Os casos de evolução convergente são relativamente comuns. Eis mais alguns: o porco-espinho americano e o porco-espinho africano; os abutres do Novo Mundo (Cathartidae, parentes das cegonhas), os abutres do Velho Mundo (Accipitridae, parentes dos gaviões) e os pássaros que se alimentam do néctar das flores - o beija-flor (Trochilidae) na América, os nectaríneos (Nectariniidae) na África e no sul da Ásia, os melifagíneos na Austrália e os drepanidíneos no Havaí (Fig. 10.4). Qualquer zoólogo poderia citar muitos outros exemplos de evolução convergente.

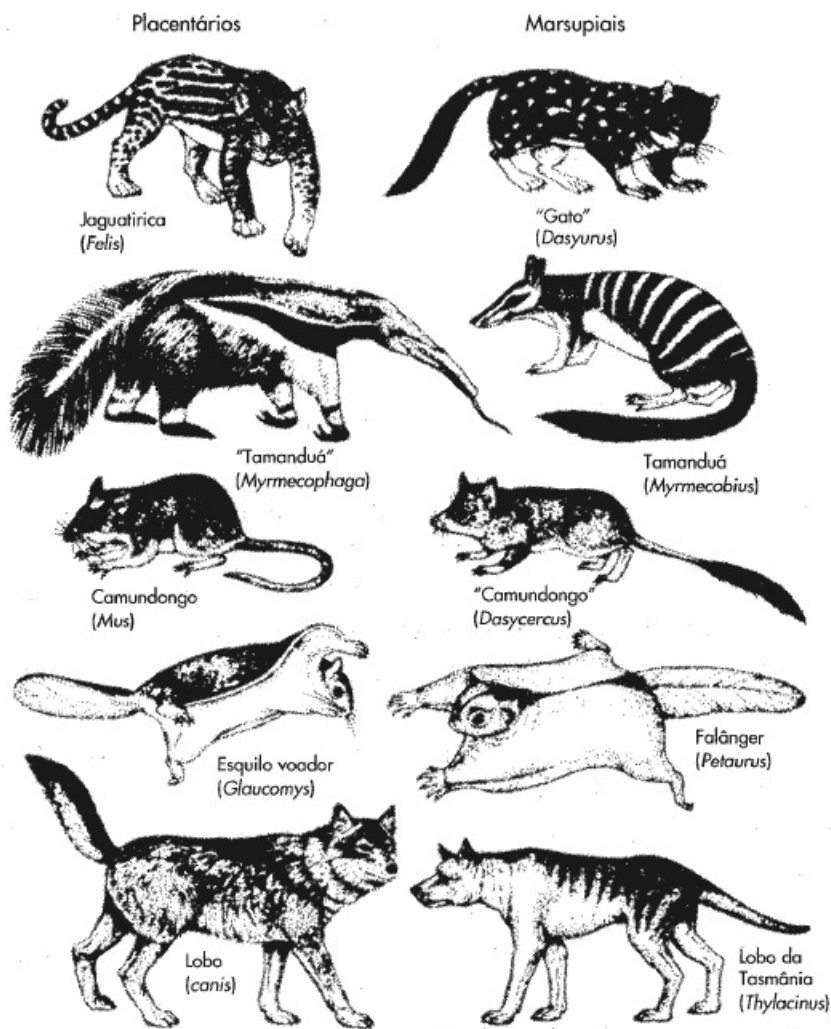


FIGURA 10.3
 Evolução convergente de marsupiais australianos (à direita) e mamíferos placentários (à esquerda) em outros continentes. Cada par tem forma e estilo de vida semelhantes. *Fonte:* Salvador E. Luria et al., *A View of Life*. Copyright © 1981 de Benjamin Cummings. Reproduzido com permissão de Pearson Education, Inc.

Nos oceanos, a evolução convergente dos vertebrados deu origem a animais com um fenótipo parecido, embora muito diferentes em relação ao ponto de vista genético, como os tubarões (peixes), os golfinhos (mamíferos) e os extintos ictiossauros (répteis). A evolução convergente também ocorreu nas plantas. Aos vários tipos de cactos encontrados na América correspondem tipos de euforbiáceas presentes na África (Fig. 10.5). A convergência ilustra de forma particularmente feliz o modo como a seleção natural pode fazer uso da variabilidade intrínseca dos organismos para engendrar tipos adaptados a praticamente qualquer nicho ecológico.

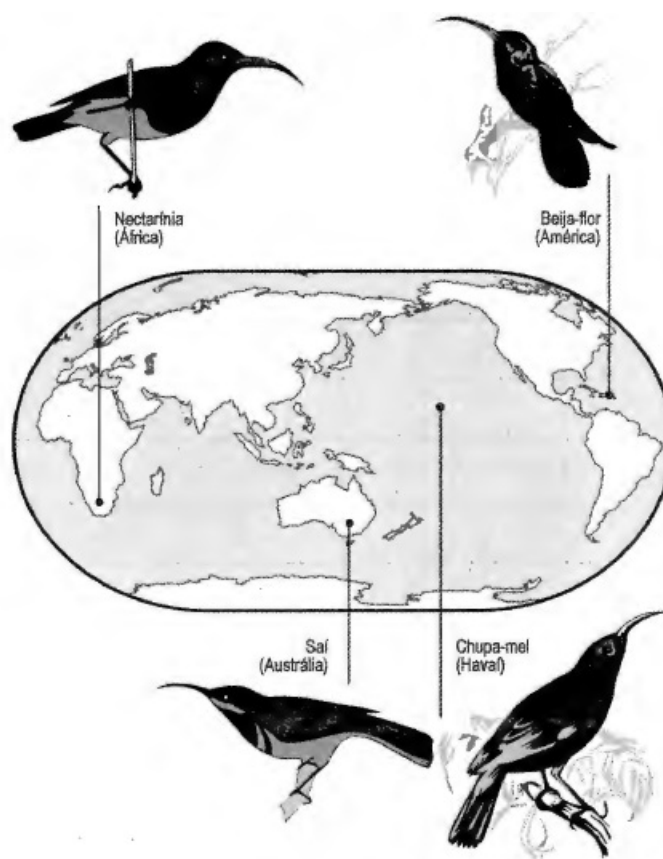


FIGURA 10.4

Evolução independente de quatro pássaros que se alimentam do néctar das flores: nectarinídeos, beija-flor (Trochilidae), melifagídeos e drepanidíneos. *Fontes:* melifagídeo (Havaí), Wilson, S. B. e Evans, A. H. (1890-1899). *Aves Hawaiienses: The Birds of the Sandwich Islands*; saí (Austrália); Serventy, D. L. e Whittell, H. M. (1962). *Birds of Western Australia* (3ª ed.). Paterson Brokensha: Perth; nectarinídeo (África), Newman, K. (1966). *Newman's Birds of Southern Africa: The Green Edition*. University Press of Florida: Gainesville, FL. Reproduzido com permissão de Struik Publishers de Cape Town, África do Sul, e Kenneth Newman; beija-flor (América), James Bond (1974). *Field Guide to the Birds of the West Indies*. HarperCollins Publishers.

POLI FILIA E PARALELOFILIA

Na época pré-darwiniana da classificação das espécies, grupos convergentes eram muitas vezes agrupados em um único táxon devido a suas semelhanças morfológicas. Esse tipo de classificação, conhecido como *polifilia*, estava em desacordo com a exigência de Darwin de que todos os táxons fossem monofiléticos, isto é, de que fossem constituídos exclusivamente por descendentes do ancestral comum mais próximo. Os taxonomistas de orientação darwinista acabaram com os táxons polifiléticos e agruparam as espécies envolvidas com os parentes mais próximos. A combinação de baleias e peixes era um dos táxons polifiléticos que mais tarde foram rejeitados.

É preciso ter cuidado para não confundir a convergência com a *paralelofilia*, que é o surgimento independente da mesma característica em duas linhagens que descendem de um ancestral comum (Fig. 10.6). Por exemplo: os olhos pedunculados aparecem independentemente e de maneira irregular em várias linhagens de moscas aca- liptradas, pois todas essas linhagens herdaram do ancestral comum a capacidade genotípica de produzir esse tipo de olhos. Entretanto, a tendência se concretizou apenas em algumas das linhagens.

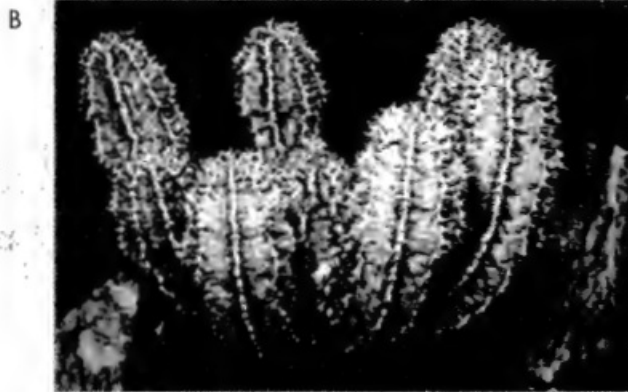


FIGURA 10.5
Evolução paralela de adaptações similares ao clima árido. (a) Cacto americano; (b) euforbiácea africana. *Fonte:* Starr, C. e R. Taggart, 1992. *Diversity of Life*. Pacific Grove, Calif.: Brooks/Cole. Fotografias copyright © 1992 de Edward S. Ross. Reproduzido com permissão.

Muitos, se não todos, dos casos de *homoplasia* são causados por paralelofilia. Na reconstituição de uma filogenia, é necessário considerar não só o fenótipo, mas também o genótipo ancestral e seu potencial fenotípico.

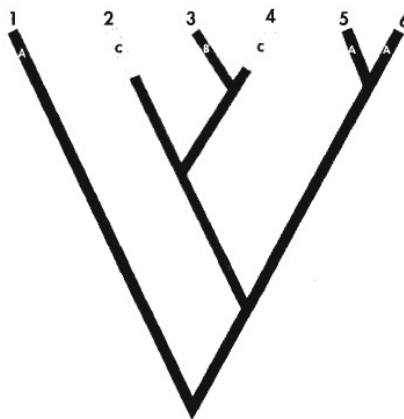


FIGURA 10.6
Paralelofilia. Evolução independente de fenótipos semelhantes (2 e 4) devido à herança de uma mesma progressão presente no genótipo do ancestral comum (3).

Estudo de caso: a origem das aves

A paralelofilia talvez ajude a resolver uma das maiores controvérsias da filogenia: a origem das aves. Ninguém discute que as aves descendem da linhagem arcossauriana dos répteis do grupo dos Diapsida; a questão é quando isso aconteceu. Na década de 1860, T. H. Huxley chamou atenção para a notável semelhança entre o esqueleto das aves e o de certos répteis, concluindo que as aves

descendiam dos dinossauros. Mais tarde, outros autores postularam uma origem muito mais antiga para as aves. Mas a ligação com os dinossauros tem sido proclamada pelos cladistas com tal entusiasmo que esta parece ser atualmente a explicação mais amplamente aceita para a origem das aves. A semelhança dos ossos da pelve e das pernas dos pássaros com os ossos correspondentes de certos dinossauros bípedes é de fato impressionante (veja a Fig. 3.6).

Os argumentos dos adversários dessa tese, porém, também são convincentes. A cronologia dos fósseis parece estar em desacordo com a teoria dos dinossauros. Os dinossauros bípedes que mais se parecem com as aves viveram no Cretáceo Superior, entre 70 e 100 milhões de anos atrás, enquanto o *Archaeopteryx*, o mais antigo fóssil de ave que se conhece, viveu há 145 milhões de anos. O *Archaeopteryx* apresenta características avícolas tão avançadas que as aves devem ter se originado muito antes do Jurássico Superior, talvez no Triássico, mas não se conhece nenhum dinossauro parecido com uma ave que tenha vivido nesse período. Além disso, os dedos da mão dos dinossauros são os dedos 2, 3 e 4, enquanto os dedos da mão das aves são os 1, 2 e 3. Soma-se a isso o fato de que os membros anteriores dos dinossauros mais parecidos com os das aves são muito pequenos e de maneira alguma pré-adaptados para se transformar em asas. Esses são apenas alguns dos fatos que estão em conflito com a teoria de que as aves descendem de um ancestral dinossauro. A controvérsia provavelmente não será resolvida enquanto não forem descobertos mais fósseis do Triássico.

EXISTEM LEIS DE EVOLUÇÃO?

Esse é o tipo de pergunta que os físicos e filósofos gostam de fazer. Para responder a ela, é preciso primeiro decidir o que queremos dizer com a palavra “lei”. As leis características das ciências físicas, que podem ser expressas em termos matemáticos e não admitem exceções, às vezes também são encontradas na biologia funcional. Generalizações matemáticas podem, em muitas ocasiões, ser aplicadas a fenômenos biológicos, como a lei de equilíbrio de Hardy-Weinberg, usada para calcular a distribuição de alelos em uma população. Por outro lado, as ditas “leis” da evolução, como a lei de Dollo da irreversibilidade da evolução e a lei de Cope do aumento de tamanho corporal são generalizações contingentes e empíricas, com inúmeras exceções, que em nada se parecem com as leis universais da física. As generalizações empíricas são úteis para organizar observações e procurar fatores causais. Rensch (1947) fez uma colaboração valiosa ao observar que as “leis” da evolução são imensamente restritas no tempo e no espaço e portanto não satisfazem ao conceito tradicional de lei científica.

ACASO OU NECESSIDADE?

Há muitos anos que se discute se o *acaso* (contingência) ou a *necessidade* (adaptação) é o fator dominante na evolução. Os darwinistas mais radicais tendem a atribuir todas as características de um organismo à adaptação. Eles argumentam que, em cada geração, a maioria dos organismos de uma população é eliminada, restando em média apenas dois das centenas ou milhares, e em alguns casos até milhões, de organismos que são gerados por um casal. Só os indivíduos muito bem adaptados, eles afirmam, conseguem sobreviver ao implacável processo de eliminação. Assim, aqueles que consideram a adaptação como a força dominante na evolução possuem um argumento muito forte a seu favor.

Infelizmente alguns adaptacionistas mais radicais se esquecem de que a seleção natural é um

processo de duas etapas. E verdade que a eliminação dos organismos menos aptos é um passo essencial, mas deve ser precedida por um passo igualmente importante: a produção de uma variedade suficiente para que o processo de seleção possa atuar. Nesse primeiro passo, os processos estocásticos (acaso, contingência) são dominantes. Essa aleatoriedade das variações é responsável pela extrema diversidade dos seres vivos. Consideremos dois casos. O primeiro é a enorme diversidade dos eucariontes unicelulares (“protistas”). Margulis e Schwartz (1998) identificam nesse reino nada menos do que 36 filos de eucariontes, predominantemente unicelulares, muitos deles parasitas. Entre eles se encontram organismos tão variados como as amebas, os radiolários, os foraminíferos, os esporozoários, o *Plasmodium*, os zooflagelados, os ciliados, as algas verdes e marrons, os dinoflagelados, as diatomáceas, a *Euglena*, os micetozoários e os quitridiomicetos, para mencionar apenas os mais conhecidos. Outro especialista identificou mais de oitenta filos. Muitos fogem a qualquer padrão, e até hoje se discute se deveriam ser classificados como fungos, plantas ou animais. São de fato necessários tantos planos corporais para que os eucariontes unicelulares consigam se adaptar?

A diversidade dos organismos pluricelulares é ainda mais espantosa. Não só temos “protistas” pluricelulares, caso das algas marrons, como as diferenças entre os três reinos dos organismos pluricelulares - fungos, plantas e animais -, e mesmo dentro de cada reino, são ainda mais acentuadas. Será que eles necessitam de todas essas diferenças para serem bem adaptados?

Considere os tipos exóticos da fauna do xisto de Burgess. É difícil escapar à ideia de que muitos não passaram de acidentes mutacionais que a seleção se esqueceu de eliminar. Na verdade, às vezes imagino se o processo de eliminação não é eventualmente muito mais permissivo do que se supõe. Além disso, não devemos esquecer que o acaso sempre desempenha papel importante mesmo na segunda etapa da evolução, a da sobrevivência e reprodução. E nem todos os aspectos da aptidão são testados em cada geração.

Consideremos os 35 filos de animais que existem hoje em dia. Eles são os sobreviventes dos sessenta ou mais planos corporais que existiam no Cambriano Inferior. Quando estudamos as diferenças entre tais filos, não temos a impressão de que todas são necessárias. Muitas, quem sabe até a maioria, das características que os distinguem parecem ter se originado por meio de um acidente de desenvolvimento que foi tolerado pela seleção, enquanto o aparente fracasso dos que foram extintos pode ter resultado de um evento fortuito (como o evento da extinção de Alvarez, causado pelo choque de um asteroide com a Terra). S. J. Gould (1989) fez dessas contingências um dos temas centrais do livro *Wonderful Life*, e cheguei à conclusão de que é provável que ele esteja certo.

Podemos concluir, a partir dessas observações, que a evolução não é simplesmente uma série de acidentes nem um movimento determinista no sentido de uma adaptação cada vez mais perfeita. A evolução é sem dúvida um processo de adaptação, já que a seleção natural atua em todas as gerações. O princípio do adaptacionismo foi adotado com tanto entusiasmo pelos darwinistas porque se trata de uma metodologia heurística. A questão de quais devem ser as propriedades mais favoráveis para cada um dos atributos de um organismo leva quase inevitavelmente a um maior conhecimento do organismo. Entretanto, tais atributos são em última análise o resultado de variações, e estas se devem principalmente ao acaso. Muitos autores parecem ter dificuldade para compreender a ação quase simultânea de dois fatores aparentemente opostos, o acaso e a necessidade. Essa, porém, é a essência do processo darwiniano.

Podemos aplicar essa conclusão também ao homem? Alguns dos defensores mais entusiásticos do princípio da contingência têm afirmado que “o homem não passa de um acidente”. A

conclusão, naturalmente, está em conflito direto com os ensinamentos da maioria das religiões, que consideram o homem o pináculo da criação ou o ponto final de uma longa jornada rumo à perfeição. O sucesso da humanidade nos últimos quinhentos anos - ao menos no que diz respeito ao aumento da população e da área ocupada - parece mostrar o quanto o homem está bem adaptado.

Por outro lado, se o surgimento do homem foi um processo determinista, por que levou 3,8 bilhões de anos para acontecer? A espécie *Homo sapiens* tem apenas 250 mil anos de idade; antes disso, nossos ancestrais não tinham nada que os destacasse do restante do reino animal. Ninguém poderia prever que um bípede lento e indefeso se tornaria o pináculo da criação. Contudo, uma das populações de australopitecíneos de alguma forma adquiriu o poder cerebral necessário para assegurar a supremacia sobre todas as outras espécies vivas. E difícil não considerar tal episódio como um acidente, mas não foi um acontecimento puramente casual, pois cada etapa na transformação de um australopitecíneo em *Homo sapiens* foi validado pela seleção natural.

IV
EVOLUÇÃO HUMANA

CAPÍTULO 11 - COMO SURTIU A HUMANIDADE?

O homem sempre foi considerado um ser inteiramente diferente do resto da criação. É o que diz a Bíblia, e com o que os filósofos, de Platão a Kant, passando por Descartes, concordaram sem reservas. E verdade que alguns filósofos do século XVIII inseriram o homem na *scala naturae*, mas isso não parece ter influenciado a opinião do cidadão comum. Para a maioria das pessoas, o homem era o pináculo da criação e diferia dos outros animais sob vários aspectos, especialmente por possuir uma alma racional.

Assim, foi um grande choque para os vitorianos quando Darwin, ao propor a teoria do ascendente comum, incorporou a espécie humana no reino animal como descendente de ancestrais primatas. Embora Darwin a princípio mostrasse certa cautela na forma como se expressava, alguns de seus seguidores, como Huxley (1863) e Haeckel (1866) foram bastante enfáticos ao proclamar que o homem descendia dos grandes antropoides. O próprio Darwin depois expôs sua visão a respeito da evolução do homem no livro *The Descent of Man* (1871).

A semelhança incontestável entre o homem e os grandes símios não passou despercebida pelos primeiros naturalistas; Lineu, por exemplo, incluiu o chimpanzé no gênero *Homo*. Apesar disso, não só os teólogos e filósofos, mas praticamente toda a humanidade simplesmente ignorava essa similaridade óbvia. As observações de Lamarck a respeito da evolução do homem também foram ignoradas. Entretanto, a teoria de Darwin, segundo a qual todos os organismos vivos descendiam de ancestrais comuns, tornou inevitável a admissão da origem primata do homem.

O QUE SÃO OS PRIMATAS?

Os primatas são uma ordem de mamíferos (Primates) que inclui os prossímios (lêmures e lóris), os társios, os macacos do Novo Mundo, os macacos do Velho Mundo e os antropoides (Tabela 11.1). Não são parentes próximos de nenhuma outra ordem de mamíferos; têm um parentesco remoto com os lêmures voadores (*Galeopithecus*) e com os tupaiídeos (Scandentia). Os fósseis mais antigos de primatas são do Cretáceo Superior.

TABELA 11.1 – Classificação dos primatas

Ordem Primates
Subordem Prosimii
Infraordem Lemuriformes (lêmures)
Infraordem Lorisiformes (galagos, lóris)
Subordem Tarsiformes (társios)
Subordem Anthroipoidea
Infraordem Platyrrhini (macacos do Novo Mundo)
Infraordem Catarrhini (macacos do Velho Mundo)
Superfamília Hominoidea (antropoides)
Família Hylobatidae (gibões)
Família Hominidae
Subfamília Ponginae (orangotango)
Subfamília Homininae (antropoides africanos, homem)

Esses grupos de primatas foram originalmente definidos com base em diferenças morfológicas. A validade da classificação foi confirmada recentemente por meio do estudo de características moleculares.

Os macacos do Velho Mundo deram origem aos antropoides entre 33 e 24 milhões de anos atrás. O macaco fóssil *Aegyptopithecus* (do Oligoceno Superior) já apresentava algumas características antropoides. O *Proconsul* (23-15 milhões de anos) do leste da África era claramente um antropoide, um ancestral tanto do homem como dos antropoides africanos, mas infelizmente não foram encontrados fósseis de antropoides na África com idade entre seis e 13,5 milhões de anos (Fig. 11.1).

Os antropoides que existem hoje em dia podem ser divididos em dois grupos, os antropoides africanos (gorila, chimpanzé, bonobo e homem) e os antropoides asiáticos (gibão e orangotango). Existe uma diferença nítida entre os dois grupos, e essa ramificação parece ter ocorrido entre 12 e 15 milhões de anos atrás.

Esses grupos de primatas foram originalmente definidos com base em diferenças morfológicas. A validade da classificação foi confirmada recentemente por meio do estudo de características moleculares.

Nenhuma pessoa bem informada pode negar o fato de que o homem descende dos primatas, mais especificamente dos antropoides. As evidências de que isso é verdade são incontestáveis e podem ser divididas em três categorias.

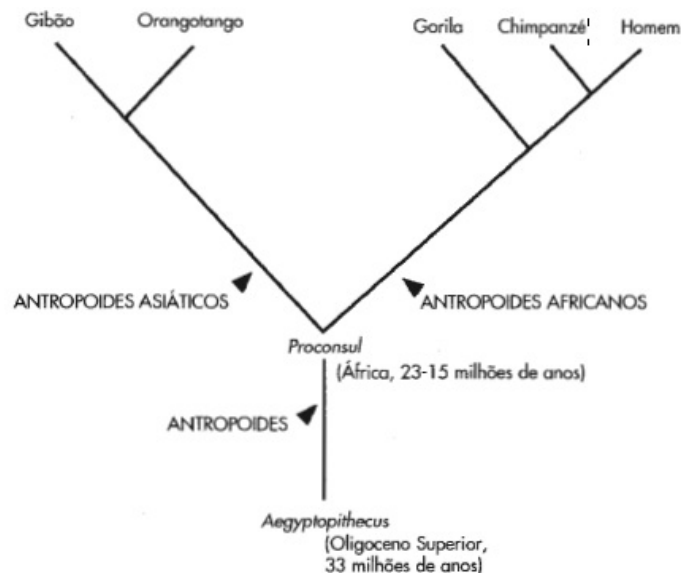


FIGURA 11.1
Filogenia dos antropoides.

QUE EVIDÊNCIAS APOIAM A TESE DA ORIGEM PRIMATA DO HOMEM?

Evidências anatômicas. As estruturas anatômicas humanas são muito parecidas com as dos antropoides africanos, em particular com as do chimpanzé. R. Owen julgou ter encontrado uma diferença significativa na estrutura do cérebro, mas foi desmentido por T. H. Huxley; a distinção é apenas quantitativa, não qualitativa. Entre as poucas características exclusivamente humanas figuram o comprimento menor dos braços em relação às pernas, a maior mobilidade do polegar, a ausência de pelos no corpo, a pigmentação da pele e o maior tamanho do sistema nervoso central, especialmente do prosencéfalo.

Evidências fósseis. Em 1859, quando Darwin publicou suas descobertas, não havia fósseis que comprovassem a transição gradual de um ancestral parecido com o chimpanzé para o homem moderno. Embora até hoje não tenham sido encontrados fósseis que viveram no período entre cinco e

oito milhões de anos atrás, quando o homem se separou das outras linhagens de antropoides, muitos fósseis com menos de cinco milhões de anos documentam estágios intermediários (veja mais adiante) entre o chimpanzé e o homem.

Evidências moleculares. Uma das grandes realizações da biologia molecular foi demonstrar que as macromoléculas evoluem da mesma maneira com que as características estruturais visíveis. Assim, uma comparação das macromoléculas humanas com as dos antropoides pode fornecer informações importantes a respeito da evolução humana. O que se observa é que as moléculas humanas são mais parecidas com as do chimpanzé do que com as de qualquer outro organismo, e que, além disso, os antropoides africanos são mais parecidos com o homem do que com qualquer outro primata. A semelhança é tão grande que certas enzimas e outras proteínas do homem e do chimpanzé, como a hemoglobina, continuam sendo praticamente idênticas. Outras são ligeiramente distintas, mas a diferença é menor que entre os chimpanzés e os macacos.

Podemos resumir esse volumoso conjunto de evidências anatômicas, fósseis e moleculares afirmando que o parentesco bastante próximo entre o homem, o chimpanzé e outros antropoides é um fato muito bem documentado. Questionar essas evidências esmagadoras seria uma atitude um tanto irracional.

HÁ QUANTO TEMPO A LINHAGEM HOMINÍDEA SE SEPAROU DAQUELA QUE LEVOU AO CHIMPANZÉ?

Em outras palavras, há quanto tempo existe a linhagem dos hominídeos? Na época em que o homem ainda era considerado totalmente diferente dos outros animais, o ponto de divergência era colocado num passado remoto, talvez no início do Terciário, há 50 milhões de anos. A medida que mais fósseis e mais semelhanças entre o homem e os antropoides africanos foram descobertos, passaram-se a admitir datas cada vez mais recentes. Durante muito tempo, a data de 16 milhões de anos foi aceita pela maioria dos estudiosos. Quando um estudo das proteínas e do DNA afinal permitiu a criação de um relógio molecular, verificou-se que é provável que a linhagem humana tenha surgido entre cinco e oito milhões de anos atrás. Análises posteriores, usando outros métodos, confirmam essa estimativa. Tais métodos também permitiram determinar que a separação entre as linhagens do homem e do chimpanzé é mais recente do que a separação entre as linhagens do chimpanzé e do gorila. Isso significa que o chimpanzé é o nosso parente mais próximo e que é parente mais próximo do homem do que do gorila.

O QUE REVELAM OS FÓSSEIS?

Apenas alguns poucos fósseis hominídeos foram encontrados antes de 1924, e todos representavam os estágios mais recentes da hominização, ou seja, do surgimento do gênero *Homo*. Essas descobertas foram feitas na Europa, em Java e na China, o que levou à suposição bastante disseminada de que o homem teria se originado na Ásia. Grandes expedições foram enviadas, sem nenhum sucesso, à Ásia Central em busca de fósseis mais antigos. Embora alguns autores tenham observado que era mais provável que nossa origem fosse africana, dada a semelhança do homem com o chimpanzé e o gorila, foi só em 1924 que o primeiro fóssil hominídeo (o *Australopithecus africanus*) foi descoberto na África. Desde então, diversos outros fósseis foram encontrados na África. E, para ser mais preciso, foi apenas na África que os arqueólogos encontraram fósseis de hominídeos com mais de dois milhões de anos de idade. Hoje em dia, não há mais dúvida de que a

África foi o berço da humanidade.

O homem primitivo

Tem sido comum na literatura antropológica contar a história do homem primitivo na forma de uma cronologia das descobertas. O relato em geral começa com o homem de Neandertal (1849, 1856), continua com o *Homo erectus* (1894 [Java], 1927 [China]) e chega às descobertas na África (de 1924 em diante). Para um evolucionista, porém, faz mais sentido começar com os fósseis mais antigos e prosseguir gradualmente até as descobertas relativas a tempos geológicos mais recentes. Essa será minha abordagem.

Após se separar da linhagem humana, a linhagem do chimpanzé se dividiu em duas espécies alopatricas: a dos chimpanzés (*Pan troglodytes*), que são encontrados em toda a África, e a dos bonobos (*Pan paniscus*), que habitam apenas as florestas da margem ocidental do rio Congo, na África Central. Esse rio separa as duas espécies. Em seu comportamento, os bonobos se parecem mais com os humanos do que os chimpanzés, mas isso não significa que eles sejam nossos ancestrais. A separação entre os chimpanzés e os bonobos aconteceu apenas há alguns milhões de anos, muito depois de as linhagens dos homínídeos e dos chimpanzés se separarem.

Como reconstruir o caminho do antropeide ao homem?

Uma das tarefas da paleoantropologia é reconstituir a sequência de transformações que levou do macaco antropeide ao homem. Os primeiros estudiosos de fósseis humanos que tentaram fazer esse trabalho tinham formação de anatomistas e estavam, portanto, perfeitamente qualificados para descrever as mudanças. Do ponto de vista conceitual, porém, eles não estavam tão bem preparados para a tarefa. Eram tipologistas, acostumados a pensar em termos de uma mudança de “antropeide” para “homem”. O que procuravam eram os estágios da mudança gradual do tipo antropeide para o tipo homem. Também demonstravam uma crença quase teleológica em uma “tendência para a perfeição” que culminaria no *Homo sapiens*.

Infelizmente a reconstituição das etapas da hominização se revelou muito difícil. Para começar, os primeiros fósseis a ser encontrados foram os mais recentes; assim, o caminho da reconstituição não foi do antropeide para o homem, e sim no sentido inverso. Pior ainda: não foi encontrada a esperada continuidade de formas. Isso, é claro, devia-se em grande parte à incompletude do registro fóssil, mas não inteiramente, o que deixava os pesquisadores um tanto preocupados. Na verdade (veja os detalhes mais adiante), alguns tipos de fósseis eram relativamente comuns, como o *Australopithecus africanus*, o *Australopithecus afarensis* e o *Homo erectus*, mas pareciam estar separados dos ancestrais e descendentes mais próximos por descontinuidades. Isso se aplicava especialmente à lacuna entre o *Australopithecus* e o *Homo*.

QUAIS SÃO AS VERDADEIRAS EVIDÊNCIAS FÓSSEIS?

Infelizmente ainda não foram encontrados fósseis de homínídeos (nem de chimpanzés) que tenham vivido no período entre seis e 13 milhões de anos atrás. Assim, o evento da separação entre as linhagens do homem e do chimpanzé ainda não foi documentado. Para piorar a situação, quase todos os fósseis de homínídeos estão extremamente incompletos. Podem consistir em parte de uma mandíbula, em uma parte superior de um crânio - sem a face ou os dentes - ou em apenas parte dos

membros. A reconstituição das partes que faltam é necessariamente subjetiva. Desde o início da paleontologia humana, tem havido uma tendência para comparar todos os fósseis com o *Homo sapiens*. Um fóssil (ou partes específicas dele) era considerado “avançado” (parecido com o homem) ou “primitivo” (de aspecto simiesco). Essas comparações pareciam mostrar que a evolução dos hominídeos havia ocorrido “em mosaico”. Assim, por exemplo, dentes parecidos com os dentes humanos estavam associados a membros parecidos com os dos antropoides; outras combinações consideradas incongruentes também foram encontradas.

Uma obra geral como esta sobre evolução não pode apresentar os prós e contras de todas as interpretações propostas para os fósseis de hominídeos (e todas foram contestadas!). Isso deixaria os leitores leigos muito confusos. O que fiz, e que com certeza será objeto de críticas, foi escolher, dentre as várias interpretações, aquela que me parece a mais razoável. E preciso ficar bem claro que a classificação dos fósseis segundo esse modelo é provisória; novas descobertas podem mudar a situação de maneira drástica. Propostas como a inclusão do *Homo habilis* entre os australopitecíneos e a migração do *Homo* de outras regiões africanas para o leste da África são particularmente vulneráveis. Em uma situação confusa como esta, não se devem tirar conclusões apressadas. Tattersall e Schwartz (2000) fizeram um estudo bastante completo das variações encontradas nos fósseis de hominídeos. Os antropólogos com formação de anatomistas devem ter em mente que nomes taxonômicos de espécies como *afarensis*, *erectus* e *habilis* não se referem a tipos, mas a populações e grupos de populações que podem apresentar variações consideráveis.

Uma indicação de que nosso conhecimento dos hominídeos fósseis ainda é muito incompleto é o fato de que nada menos do que seis novas espécies de hominídeos fósseis foram descritas entre 1994 e 2001. Ninguém tentou, até agora, incluir essas espécies em uma nova árvore filogenética dos hominídeos. Os restos encontrados são insuficientes para que se possa determinar até que ponto as diferenças entre os vários fósseis se devem a variações geográficas.

ESTÁGIOS DA HOMINIZAÇÃO

Mesmo assim, do ponto de vista das tendências gerais da evolução humana, o registro fóssil fornece informações valiosas. Fazendo uso das interpretações de vários autores, mas baseando-me principalmente em Stanley (1996) e Wrangham (2001), procurei desenvolver uma sequência de narrativas históricas das várias etapas da transformação do antropoide em homem. O cenário resultante se baseia por completo em inferências e qualquer parte dele pode ser refutado a qualquer momento. Entretanto, tentar apresentar uma história coerente é muito mais instrutivo do que simplesmente compilar uma lista de fatos desconexos. A certeza mais importante que emergiu dos estudos recentes é a de que o *Homo sapiens* é o produto final de duas grandes mudanças ecológicas (preferência de hábitat) de nossos ancestrais hominídeos. Por conseguinte, podemos distinguir três estágios de hominização:

Estágio da floresta úmida	Chimpanzé
Estágio da savana arbórea	<i>Australopithecus</i>
Estágio da savana arbustiva	<i>Homo</i>

Estágio dos chimpanzés. Os antropoides das florestas úmidas se locomovem pulando de galho em galho, por braquiação. Alimentam-se principalmente de frutas e outras substâncias vegetais moles (folhas, caules etc.). O cérebro é pequeno e apresentam um dimorfismo sexual acentuado.

Como passam a maior parte do tempo nas árvores, não há uma pressão seletiva para a adoção do bipedalismo.

Estágio dos australopitecíneos. Mais ou menos entre cinco e oito milhões de anos atrás, algumas espécies de antropoides semelhantes ao chimpanzé conseguiram estabelecer populações fundadoras no cinturão de savanas arbóreas que cercava a floresta úmida. Naquela época, grandes extensões da África eram ocupadas por essas savanas. Os colonizadores evoluíram para os australopitecíneos e aparentemente tiveram um sucesso extraordinário. Devem ter habitado todas as savanas arbóreas africanas, embora seus fósseis tenham sido encontrados apenas no leste da África, da Etiópia até a Tanzânia, e na África do Sul. Um único fóssil foi descoberto no Chade (África central).

Os antropoides não tiveram que mudar muito para se adaptar ao novo hábitat. Nessa época, a distância entre as árvores era maior do que na floresta úmida e por isso tiveram que adotar a locomoção bípede, mas não deixaram de ser fundamentalmente arborícolas e quase sempre dormiam em ninhos construídos nos galhos das árvores, como os ancestrais. Para um primata, a mudança para a locomoção bípedal pode não ter sido tão difícil como se pensava. No jardim zoológico de Phoenix, no Arizona, vi alguns macacos-aranha da América do Sul percorrerem distâncias consideráveis apoiando-se nos membros inferiores. A única outra adaptação que os antropoides adotaram foram dentes mais fortes e compridos, já que tiveram que incluir alimentos vegetais mais duros em sua dieta, pois no ambiente mais árido havia uma escassez de frutas tropicais macias.

Alguns antropólogos acreditam que tenham descoberto uma nova fonte de alimento: os órgãos subterrâneos de armazenamento das plantas (tubérculos, rizomas, bulbos), que são relativamente frequentes em hábitats mais áridos. Leões, guepardos, cães selvagens e outros carnívoros velozes que perseguem suas presas não eram frequentadores habituais das savanas arbóreas, e as árvores estavam sempre disponíveis para escapar dos predadores. Em consequência, os australopitecíneos não tiveram necessidade de modificar a maioria de seus caracteres ancestrais semelhantes aos dos chimpanzés, como o tamanho pequeno, o dimorfismo sexual acentuado (com os machos 50% maiores do que as fêmeas), o cérebro pequeno, os braços compridos e as pernas curtas.

Existem duas espécies bem documentadas de australopitecíneos: o *Australopithecus afarensis*, encontrado no leste da África, da Etiópia à Tanzânia (3,9 a três milhões de anos), e o *Australopithecus africanus*, encontrado no sul da África (três a 2,4 milhões de anos) (Fig. 11.2). Ambos têm um cérebro pequeno, com um volume de 430 a 485 cm³. Embora não pertençam à mesma linhagem e sejam, portanto, aloespécies, o *A. africanus* é mais recente e mais parecido com o *Homo*, exceto nas proporções dos membros. Considerando que os chimpanzés já eram capazes de usar ferramentas com certa destreza, deveríamos esperar o mesmo dos australopitecíneos, mas até hoje não foram encontrados objetos de pedra lascada fabricados por eles. Se usavam ferramentas feitas de madeira, fibras vegetais e peles de animais, estas não sobreviveram à passagem do tempo. É provável que os australopitecíneos tenham habitado savanas arbóreas em toda a África.

O *Australopithecus* era basicamente um vegetariano. Tinha incisivos e molares maiores do que os dos humanos, embora os molares fossem bem menores do que os dos chimpanzés.

Embora fosse bípede, o *Australopithecus* aparentemente passava muito tempo nas árvores e algumas características do seu corpo, como o comprimento dos braços, eram bem diferentes das do homem moderno. De acordo com Stanley (1996), as fêmeas não podiam carregar os filhotes nos braços (pois precisavam deles para trepar nas árvores) e por isso os filhotes tinham que se pendurar nas mães, como fazem os bebês antropoides modernos. Isso significa também que os filhotes tinham que nascer tão desenvolvidos, digamos, quanto um filhote de chimpanzé.

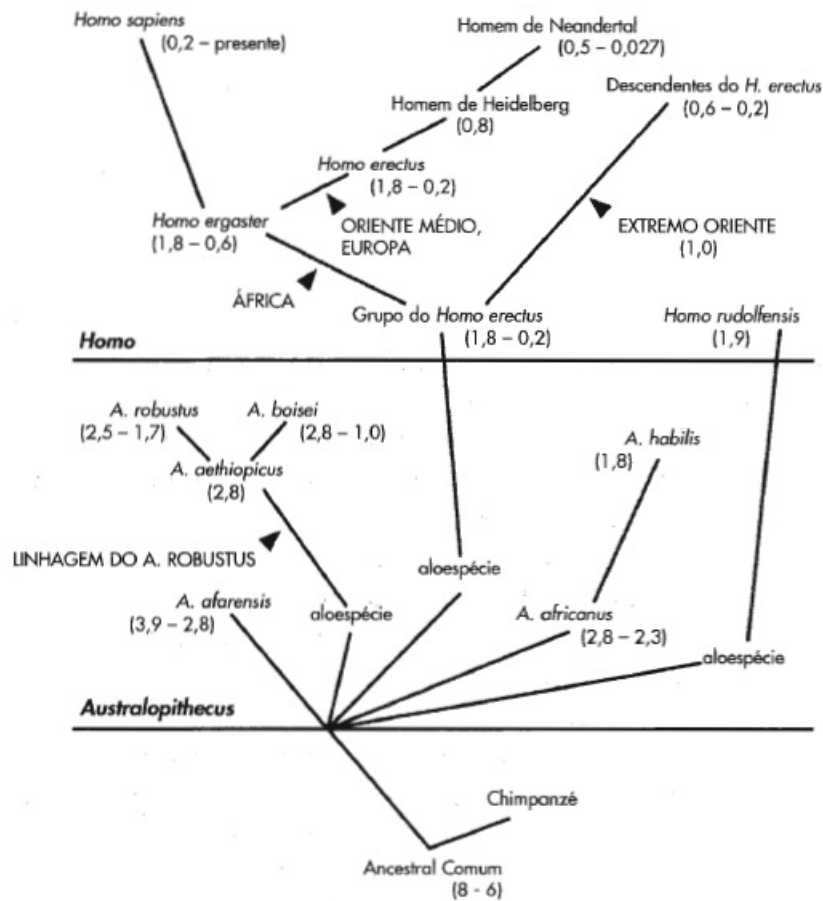


FIGURA 11.2
 Reconstituição bem provisória da filogenia homínida. As datas (em milhões de anos) estão particularmente sujeitas a revisões. Os homínidos descritos depois de 1990 não foram incluídos.

Tanto no Velho como no Novo Mundo, existem poucos gêneros de primatas (como o *Cercopithecus*) nos quais duas espécies diferentes coexistem na mesma região. Esse, porém, é exatamente o caso dos australopitecíneos. A mesma região do sul da África onde vivia a espécie esguia *A. africanus* também era habitada pelo *A. robustus*, um membro de uma linhagem robusta. No leste da África, o robusto *A. boisei* é encontrado em fósseis que têm entre 3,5 e três milhões de anos, juntamente com o esguio *A. afarensis*, e com o *Homo*, entre 2,4 e 1,9 milhões de anos. Uma espécie robusta ainda mais antiga, o *A. aethiopicus*, existiu há cerca de 3,8 milhões de anos, mas não pode ser separada com facilidade do *A. boisei*. Embora os australopitecíneos robustos pareçam ter sido muito fortes, tudo indica que se tratavam de pacíficos vegetarianos. Basicamente, tinham a mesma estrutura corporal que os australopitecíneos esguios, mas alguns autores incluem os australopitecíneos robustos no gênero *Paranthropus*.

Os australopitecíneos esguios viveram entre 3,8 e 2,4 milhões de anos atrás. A estrutura corporal e o pequeno tamanho do cérebro mostram que eram antropóides. O mais notável, porém, é que quase não sofreram qualquer mudança significativa em todo esse intervalo de 1,5 milhão de anos; foi um período de estase. E verdade que havia diferenças entre o *A. africanus* do sul da África e o *A. afarensis* do leste da África, que não viveram exatamente na mesma época, mas essas distinções podem ser atribuídas à influência do clima local e outras condições ambientais. Durante esse longo período, os caracteres dos australopitecíneos não mostram nenhuma tendência de se aproximar daqueles do *Homo*.

OS AUSTRALOPITECÍNEOS ERAM ANTROPOIDES OU HUMANOS?

Essa questão foi objeto de um grande debate quando o *A. africanus* foi descoberto em 1924. A resposta dependia, é claro, de uma comparação das diferenças entre o *Australopithecus* e o *Pan*, de um lado, com as diferenças entre os *Australopithecus* e o *Homo*, do outro. A postura ereta e o bipedalismo eram considerados propriedades humanas; como o *Australopithecus* possuía tais propriedades, foi incluído na linhagem dos humanos. Durante parte do século XIX e a maior parte do século XX, atribuiu-se grande importância ao bipedalismo. Argumentava-se que a postura ereta liberava os braços e as mãos para outras tarefas, em particular para a fabricação e uso de ferramentas. Isso, por sua vez, exigia maior atividade cerebral e teria sido a principal razão para o aumento do tamanho do cérebro nos humanos. O bipedalismo era considerado, portanto, o passo mais importante para a hominização.

Hoje em dia, tal raciocínio está sendo colocado em dúvida. Os australopitecíneos foram bípedes por mais de dois milhões de anos e no entanto, durante todo esse período, seu cérebro quase não aumentou de tamanho. O uso de ferramentas também não é considerado tão importante desde que se descobriu que os chimpanzés são perfeitamente capazes de manipular ferramentas. E mesmo animais de outras espécies, como os corvos, utilizam ferramentas rudimentares. Além disso, a não ser pelo bipedalismo e algumas características dos dentes, os australopitecíneos eram muito parecidos com os chimpanzés. Por fim, e o que é sem dúvida mais importante, não apresentavam nenhum dos caracteres típicos do homem. Não tinham um cérebro grande, não fabricavam ferramentas de pedra lascada, ainda apresentavam o dimorfismo sexual acentuado dos antropoi- des, tinham braços compridos e pernas curtas e eram de pequena estatura. Também devemos distinguir duas formas de bipedalismo, a dos australopitecíneos arborícolas e a dos humanos exclusivamente terrestres. É provável que esteja correto afirmar que, no conjunto de suas características, os australopitecíneos estavam mais próximos dos chimpanzés do que do *Homo*. Na verdade, a transição do estágio simiesco do *Australopithecus* para o do *Homo* com certeza foi o evento mais importante da história da hominização.

A CONQUISTA DA SAVANA ARBUSTIVA

Parece que a história do homem sempre foi profundamente afetada pelo ambiente. A partir de 2,5 milhões de anos atrás, o clima da África tropical começou a se deteriorar. Influenciado pela chegada da era glacial no Hemisfério Norte, tornou-se mais árido. As árvores típicas da savana arbórea definharam e morreram; aos poucos, as savanas arbóreas foram sendo substituídas por savanas arbustivas. Isso privou os australopitecíneos de seu refúgio principal. Em uma savana sem árvores, ficaram indefesos. Eram ameaçados por leões, leopardos, hienas e cães selvagens, animais muito mais velozes do que eles. Não tinham armas para se defender, como chifres ou caninos poderosos, nem a força muscular para vencer esses temíveis adversários em um combate corpo a corpo. Inevitavelmente, quase todos os australopitecíneos pereceram nas centenas de milhares de anos que durou essa mudança climática. Houve exceções. Algumas árvores das savanas sobreviveram em locais especialmente favoráveis, o que permitiu que alguns australopitecíneos escapassem por algum tempo da extinção, como o *A. habilis* e duas espécies de australopitecíneos robustos, *A. robustus* e *A. boisei*.

Mais importante para a história humana, porém, é o fato de que algumas populações de

australopitecíneos sobreviveram usando a inteligência para inventar mecanismos de defesa. Só podemos especular a respeito da natureza desses mecanismos. Os sobreviventes podem ter jogado pedras ou usado armas primitivas feitas de madeira ou de outros materiais vegetais. Podem ter usado varas compridas, como alguns chimpanzés da África ocidental, galhos espinhentos ou talvez até mesmo instrumentos ruidosos, como tambores. Com certeza, porém, o fogo era sua melhor defesa; na falta de árvores, provavelmente dormiam em acampamentos, protegidos por fogueiras. Foram também os primeiros humanos a fabricar ferramentas de pedra lascada, e é possível que usassem pedras mais afiadas para fazer lanças. O fato é que esses descendentes dos australopitecíneos, já em processo de transição evolutiva para o gênero *Homo*, sobreviveram e prosperaram. O bipedalismo arborícola do *Australopithecus* se tornou o bipedalismo terrestre do *Homo*.

Essa alteração foi a mais radical de toda a história dos homínidos, muito mais importante do que a mudança de hábitat da floresta úmida para a savana arbórea, e resultou na evolução de uma série de caracteres diagnósticos importantes do novo gênero *Homo*. O tamanho do cérebro aumentou com rapidez e mais do que dobrou no *H. erectus*. O dimorfismo sexual diminuiu de 50% para 15% a mais de peso para os machos. Os dentes, em particular os molares, se tornaram bem menores. Os braços ficaram mais curtos e as pernas, mais longas. O *Homo* primitivo parece ter usado o fogo não só para se proteger, mas para cozinhar. A redução no tamanho dos dentes é tradicionalmente atribuída à presença cada vez maior da carne na dieta; entretanto, Wrangham (et al., 2001) acredita que a substituição de alimentos vegetais crus por alimentos cozidos, mais macios, tenha sido um fator mais importante. Quase tudo nesse cenário é alvo de controvérsias e está sujeito a correções no futuro. A época em que o homem aprendeu a dominar o fogo é particularmente incerta; hoje se sabe que algumas das primeiras estimativas estavam incorretas por causa de erros de interpretação. Além disso, se o fogo foi tão importante como parece para a evolução do *Homo*, deve ter sido usado pelos primeiros representantes do gênero, mas isso ainda não foi documentado.

A ORIGEM DO *HOMO*

Os fósseis revelam a evolução do *Homo*, ainda que de forma fragmentária. Por volta de dois milhões de anos atrás, um tipo muito diferente de homínideo surgiu de repente no leste da África. A princípio, os pesquisadores o chamaram de *Homo habilis*, mas logo ficou evidente que os espécimes descritos com esse nome variavam demais para pertencer a uma única espécie; os fósseis com crânios maiores foram separados e chamados de *H. rudolfensis*. Com a descoberta de novos espécimes, a interpretação mudou de maneira radical. O nome *habilis* ficou restrito aos espécimes menores. Os cérebros dos espécimes de “*Homo*” *habilis* mediam apenas 450, 500 e 600 cm³, um volume quase igual ao do cérebro do *Australopithecus*, enquanto os dos espécimes de *H. rudolfensis* eram bem maiores, tinham de 700 a 900 cm³ (Tabela 11.2). O *Homo rudolfensis* também diferia do *Australopithecus* em outros caracteres: tinha braços mais curtos e pernas mais compridas, os ossos da face eram menores e os incisivos eram maiores.

Hoje se acredita que as ferramentas de pedra a princípio atribuídas ao *habilis* tenham sido fabricadas pelo *H. rudolfensis*-, o “*Homo*” *habilis* passou a ser considerado um descendente direto do *Australopithecus*. O motivo pelo qual a situação inteira ainda está cercada de mistério é que o *H. rudolfensis* não parece descender de nenhuma espécie conhecida de *Australopithecus* no leste ou no sul da África.

TABELA 11.2 – Aumento do tamanho do cérebro na linhagem dos hominídeos

Espécie	Peso total (kg)	Peso do cérebro (g)
<i>Cercopithecus</i>	4,4	66
Gorila	126,5	506
Chimpanzé	36,4	410
<i>Australopithecus afarensis</i>	50,6	415
<i>Homo rudolfensis</i>	–	700-900
<i>Homo erectus</i>	58,60	826
<i>Homo sapiens</i>	44,0	1.250

A impressão que se tem é de que chegou ao leste da África vindo de outra região africana. É provável que tenham existido outras subespécies de australopitecíneos nas savanas arbóreas da África ocidental e setentrional, mas nenhum fóssil foi encontrado até hoje nessas regiões. Mesmo assim, acredita-se que o *Homo* tenha evoluído a partir de algumas dessas populações periféricas. Isso explicaria por que o *Homo*, um hominídeo muito mais adiantado, aparece tão subitamente no leste da África (Fig. 11.3). Para uma interpretação diferente dos movimentos dos primeiros hominídeos, veja Strait e Wood (1999). A interpretação deles se baseia na hipótese de que os hominídeos habitavam apenas as regiões da África onde foram encontrados fósseis de hominídeos.

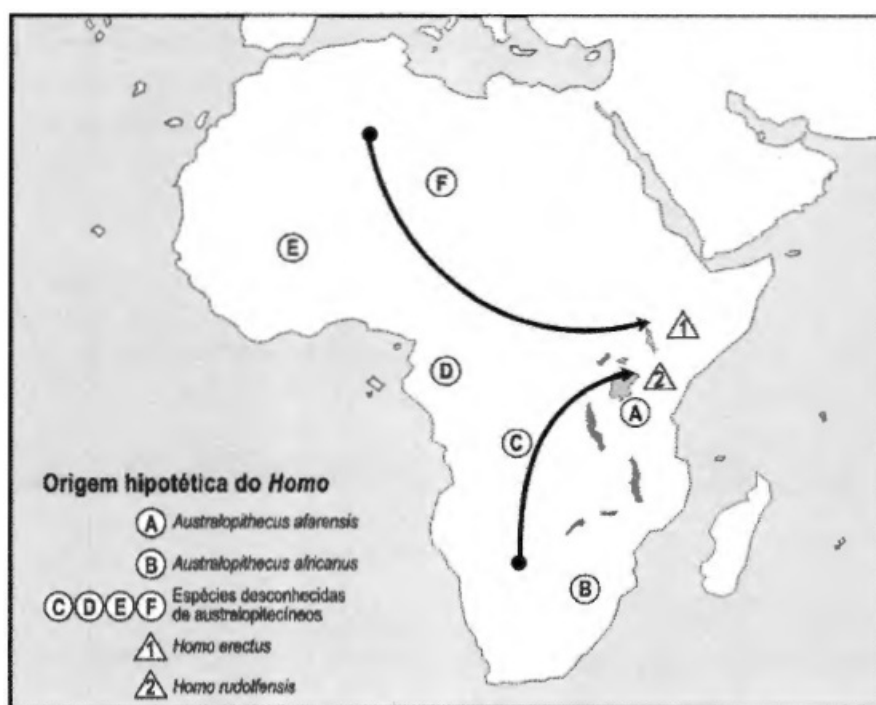


FIGURA 11.3
Possível origem do *Homo* a partir de aloespécies australopitecíneas.

Uma história semelhante pode ser inferida para o *Homo erectus*, que evidentemente teve origem na África mais ou menos na mesma época em que o *H. rudolfensis*, mas foi descoberto primeiro em Java (1892) e na China (1927), já que, a princípio, nenhum fóssil antigo foi encontrado na África. O primeiro representante da linhagem *erectus* na África é o *H. ergaster* (1,7 milhão de anos), que talvez seja melhor considerar uma subespécie do *H. erectus*. Foi essa população africana que migrou para a Ásia entre 1,9 e 1,7 milhão de anos atrás.

O *Homo erectus* parece ter sido muito bem-sucedido. Foi o primeiro hominídeo a se espalhar

para além da África. Fósseis atribuídos a essa espécie foram encontrados do leste da Ásia (Beijing) e de Java até a Geórgia (região do Cáucaso) (1,7 milhão de anos) e a África oriental e meridional. Além de ocupar uma extensa região, a espécie existiu durante pelo menos um milhão de anos sem grandes mudanças. Os fósseis mais recentes de *H. erectus* (com cerca de um milhão de anos), encontrados na África, já mostram uma tendência em direção ao *H. sapiens*. Isso é compatível com as observações de que o *H. sapiens* se originou na África. O *Homo erectus* é caracterizado pelo uso de um conjunto de ferramentas simples feitas de pedra, mas também aprendeu a usar o fogo, o que provavelmente representou o passo decisivo para a hominização.

O rápido aumento do tamanho do cérebro ocorreu durante a transição da savana arbórea para a arbustiva. Como os australopitecíneos não podiam mais escapar dos carnívoros subindo em árvores, tiveram que depender de sua engenhosidade; com isso, passou a haver uma poderosa pressão seletiva para favorecer cérebros maiores. Essa mudança no tamanho do cérebro já é visível no primeiro fóssil do gênero *Homo*. O cérebro do *H. rudolfensis* (1,9 milhão de anos) tinha entre 700 e 900 cm³, quase o dobro do volume do cérebro do *Australopithecus* (450 cm³ em média). Um aumento semelhante ocorreu na linhagem do *H. erectus*, com o volume do cérebro chegando a mais de 1.000 cm³.

O aumento do tamanho do cérebro tinha uma base genética e teve as mais variadas repercussões na estrutura dos neonatos e de suas mães. Um estilo de vida estritamente terrestre contribuiu positivamente para tal mudança, liberando os braços da mãe para outros usos além de meramente segurar galhos de árvores. Nisso, essas fêmeas em muito diferiam da mãe *Australopithecus*, cuja vida arborícola restringia o uso de seus braços a esse fim. Em consequência disso, o neonato australopitecíneo precisava ser tão avançado quanto o bebê chimpanzé, que sabe segurar-se no corpo da mãe. O tamanho do canal de parto através da pelve só permitia a passagem de uma cabeça pequena, e assim o pequeno cérebro tinha que ser grande o bastante para servir ao recém-nascido e às demandas limitadas da vida de um australopitecíneo.

O rápido aumento no tamanho do cérebro em toda a história dos ancestrais do homem se deu com o surgimento do gênero *Homo*. O *H. rudolfensis* e o *H. erectus* dependiam, para sua sobrevivência, de sua inventividade, para compensar sua posição indefesa no ambiente em que viviam. Deve ter havido uma tremenda pressão seletiva para o aumento do tamanho cerebral, mas esse crescimento impunha novos problemas. Para terem cérebros maiores, os filhotes tinham que ter cabeças maiores, mas, como revelam os estudos paleontológicos, o canal de parto nas fêmeas se manteve relativamente estreito. Assim, uma parte do desenvolvimento do cérebro teve que ser transferida para o período pós-natal. Em outras palavras, os filhotes tinham que nascer de maneira prematura. Felizmente as mães não precisavam mais usar os braços para subir nas árvores e podiam usá-los para carregar os filhotes nos primeiros meses de vida. Havia agora, por assim dizer, um prêmio para o nascimento prematuro. Essa mudança para um estilo de vida exclusivamente terrestre deve ter sido um período bem difícil na história humana. O que aconteceu durante esse período transicional envolveu tanto o bebê quanto a mãe, pois ambos tiveram que se adaptar à nova situação, às novas pressões seletivas. Se o bebê tivesse uma cabeça (cérebro) muito grande, morreria em decorrência de dificuldades no trabalho de parto; ele só tinha condições de sobreviver caso nascesse prematuramente, ficando o rápido crescimento do cérebro adiado para o período pós-parto. Ao nascer, o bebê humano é basicamente 17 meses prematuro.

As mães também foram afetadas de várias formas. Tiveram, por exemplo, que se tornar mais fortes para aguentar o peso dos filhotes durante esse período maior de desenvolvimento, o que levou a uma redução acentuada do dimorfismo sexual, em termos de massa corporal.

E apenas aos 17 meses de idade que um bebê humano atinge a mobilidade e a independência de um chimpanzé recém-nascido. Nossos bebês um tanto prematuros estão equipados para sobreviver? Por exemplo: a maior necessidade de um bebê humano que nasce prematuramente é a de se manter aquecido, de modo que, sem dúvida, essa foi uma das maiores dificuldades experimentada pelos primeiros filhotes do *Homo*. Em resposta à pressão seletiva, eles adquiriram uma camada subcutânea de gordura que constituía proteção muito eficiente contra o frio; em consequência, puderam dispensar o pelo. A mudança na idade de nascimento deve ter exigido muitos outros ajustes, principalmente nos ritmos de desenvolvimento, tanto na mãe como no bebê, mas permitiu um aumento do tamanho do cérebro em um período relativamente curto (alguns milhões de anos), sem necessidade de aumentar a largura do canal de parto. O adiamento do crescimento do cérebro exige que o cérebro de um bebê humano praticamente duplique de volume no primeiro ano de vida.

OS DESCENDENTES DO *HOMO ERECTUS*

Como ocorre com frequência na evolução das espécies, após sofrer um grande surto em um curto período de tempo, o *Homo erectus* experimentou um período de estase; a não ser por um novo aumento no tamanho do cérebro, pouca coisa mudou na evolução do *H. erectus* para o *H. sapiens*. O *H. erectus* foi o primeiro homínido dotado de um alto grau de mobilidade a se espalhar pelo planeta e deu origem a várias raças diferentes em sua extensa área de ocupação, que incluía o norte da China, o sudeste asiático, parte da Europa e toda a África. Um registro fóssil muito rico documenta a transição gradual do *H. erectus* para o homem de Neandertal, passando pelo *H. heidelbergensis*. Esses homínidos transicionais habitaram a Inglaterra (Swanscomb), a Alemanha (Steinheim), a Grécia (Petalona) e Java (Ngangdong).

Os fósseis que acabamos de citar talvez devam ser chamados de “neandertalenses arcaicos”. Eles mudaram de modo gradual do tipo *erectus* para o tipo Neandertal clássico. Hoje, poucos duvidam de que as populações de *H. erectus* que habitavam a Europa e o Oriente próximo tenham dado origem ao homem de Neandertal. Ainda não se sabe, porém, o que aconteceu às populações do *H. erectus* que habitavam a África e o sul da Ásia.

Os neandertais floresceram entre 250 mil e 30 mil anos atrás. Há cerca de 100 mil anos, o território ocupado pela espécie foi invadido por *Homo sapiens*, provavelmente provenientes do norte da África, onde surgiram há mais ou menos 150 ou 200 mil anos. O *Homo sapiens* derivou de populações africanas do *H. erectus*. Tudo indica que tenha permanecido isolado do *H. erectus* asiático durante pelo menos 500 mil anos; foi durante esse período que adquiriu as características de *sapiens*. O *H. sapiens* deixou a África e se espalhou rapidamente pelo mundo. Chegou à Austrália entre 50 e 60 mil anos, ao leste da Ásia há 30 mil anos e à América do Norte há pelo menos 12 mil anos (existem algumas indicações de que a chegada do *H. sapiens* à América pode ter ocorrido bem antes, há uns 50 mil anos).

A cronologia dos homínidos na Europa é complexa. Fósseis do homem de Neandertal foram encontrados no Turquestão, no norte do Irã, na Palestina, em todo o litoral norte do Mediterrâneo, na Europa central e na Europa ocidental até a Espanha e Portugal. O estudo dos dentes e de artefatos culturais encontrados nas proximidades de seus acampamentos sugere que o homem de Neandertal era carnívoro. Até hoje não foi possível comprovar que ele tenha sido responsável pela dizimação da megafauna e colocado em risco a sobrevivência da própria espécie. Há cerca de 35 mil anos, o *H. sapiens* chegou à Europa ocidental e, após alguns milhares de anos de coexistência, o homem de

Neandertal desapareceu. Ainda não se sabem as razões desse desaparecimento, que pode ter sido causado por fatores climáticos, inferioridade cultural ou genocídio perpetrado pelo *H. sapiens*. Uma análise do DNA mitocondrial deles revelou que as linhagens do homem de Neandertal e do *H. sapiens* se separaram há cerca de 465 mil anos.

Os *H. sapiens* que invadiram a Europa ocidental, conhecidos como Cro-Magnons, foram muito bem-sucedidos mas não apresentaram mudanças anatômicas consideráveis, especialmente no tamanho do cérebro (1.350 cm³), durante quase 100 mil anos de domínio. Possuíam uma cultura altamente desenvolvida, tendo sido os autores das famosas pinturas das cavernas de Lascaux e Chauvet.

Podemos resumir a história da evolução dos hominídeos, dos grandes antropóides ao homem moderno, enfatizando a drástica reconstrução da estrutura física do homem. A vida semiarbórea do *Australopithecus* mudou para a vida estritamente terrestre do *Homo*. O tamanho do cérebro mais do que triplicou em 4 milhões de anos, o que facilitou uma extraordinária revolução cultural. A taxa de aumento não foi regular, mas foi acelerada de forma considerável na mudança para *Homo*. Durante a fase dos australopitecíneos, não ocorreram grandes mudanças durante mais de 2 milhões de anos. Com o *Homo*, porém, algo de novo aconteceu, embora ainda existam algumas dúvidas quanto às relações entre o *H. habilis*, o *H. rudolfensis* e o *H. erectus*. O *Homo* era estritamente terrestre e tinha um cérebro maior do que o dos antropóides. No caso do *H. erectus*, porém, ocorreu um novo período de estase e as mudanças sofridas pela espécie nos seus 1,5 milhão de anos de existência foram relativamente pequenas.

As mudanças sofridas por diferentes componentes do fenótipo durante a transição de antropóide para homem foram bastante desiguais (um exemplo de evolução em mosaico). Muitas das enzimas básicas e outras macromoléculas, como a hemoglobina, permaneceram inalteradas. Além disso, a estrutura anatômica básica do homem é ainda muito parecida com a do chimpanzé; foi por isso que Lineu não hesitou em classificar o chimpanzé no gênero *Homo*.

Entretanto, existe uma estrutura, o cérebro, que mudou muito mais do que todas as outras, principalmente nos últimos 500 mil anos. O que há de tão especial no cérebro humano?

O cérebro

O cérebro humano é uma estrutura incrivelmente complexa. No adulto, contém cerca de 30 bilhões de células nervosas, ou neurônios. O córtex cerebral, que é muito desenvolvido na espécie humana, contém cerca de 10 bilhões de neurônios e um quatrilhão de ligações entre eles, as chamadas sinapses. Cada neurônio possui um prolongamento principal, o axônio, e diversas ramificações, conhecidas como dendritos, que, nas sinapses, fazem contato com outros neurônios. A eletrofisiologia dos neurônios é bem conhecida, mas pouco se sabe do seu papel no funcionamento do cérebro. As sinapses, por exemplo, parecem desempenhar papel importante na retenção da memória, mas o modo como isso acontece é quase totalmente desconhecido.

Há muito tempo se sabe que é o cérebro que nos torna humanos. Qualquer outra parte de nossa anatomia pode ser igualada ou superada por uma estrutura análoga em outro animal. Mesmo assim, em seus princípios básicos de funcionamento, o cérebro humano é muito semelhante aos de outros mamíferos. E possível que o que distinga nosso cérebro dos demais seja a existência de muitos tipos diferentes de neurônios (quarenta, talvez), alguns dos quais talvez sejam exclusivamente humanos.

O que talvez seja mais surpreendente é o fato de que o cérebro humano parece não ter sofrido qualquer mudança desde que o *Homo sapiens* surgiu, há cerca de 150 mil anos. O progresso cultural da espécie humana, dos caçadores-coletores primitivos à agricultura e às civilizações urbanas, não foi acompanhado por um aumento do tamanho do cérebro. Parece que, em uma sociedade mais avançada e complexa, a posse de um cérebro maior já não é recompensada por uma vantagem reprodutiva. O que é certo é que não existe nenhuma tendência teleológica no sentido de que a linhagem dos hominídeos possua um cérebro cada vez maior.

Costumava-se acreditar que a locomoção bípede e o uso de ferramentas fossem as etapas mais importantes da hominização.

As descobertas de que o *Australopithecus* era um bípede e de que os chimpanzés (e outros animais) usavam ferramentas fizeram com que essa ideia fosse abandonada. Por outro lado, o aumento do tamanho do cérebro parece estar relacionado a dois acontecimentos marcantes na evolução humana: a emancipação dos hominídeos da segurança da vida nas árvores e o desenvolvimento da linguagem falada, o sistema humano de comunicação. Como surgiram essas coisas?

A SINGULARIDADE DO HOMEM

Quando ficou provado que o homem descendia de ancestrais antropoides, alguns autores chegaram a afirmar que “o homem é um animal como os outros”. Mas não é bem assim. O homem é tão único e diferente de todos os outros animais quanto vem sendo proclamado há muitos séculos por teólogos e filósofos. Esse é nosso orgulho e também nosso fardo.

Já descrevi os estágios através dos quais o homem se distanciou de modo progressivo dos antepassados simiescos; agora tentarei descrever as características que são exclusivamente humanas. A maioria delas está relacionada ao enorme desenvolvimento do cérebro e ao prolongamento dos cuidados parentais. Na maioria dos invertebrados (em particular os insetos), os pais morrem antes que os filhotes saiam do ovo. No que diz respeito ao comportamento após o nascimento, o filhote recém-nascido só pode contar com as informações que estão contidas em seu DNA. O que aprende subsequentemente em sua curta vida é muito limitado e não é transmitido à prole. Apenas nas espécies em que os pais mantêm um contato prolongado com os filhos, como acontece com certas aves e mamíferos, é que os jovens têm a oportunidade de acrescentar à herança genética o que aprendem com os pais, com seus irmãos de ninhada e com outros membros de seu grupo social. Essas informações podem ser passadas pela espécie de uma geração para outra sem que estejam contidas no programa genético. Entretanto, na maioria das espécies animais, a quantidade de informações não genéticas que pode ser transmitida por esse sistema é bastante limitada. No homem, porém, a transmissão de informações culturais se tornou um aspecto importante da vida. Tal capacidade também favoreceu o desenvolvimento da linguagem falada; na verdade, podemos dizer que tornou necessário o desenvolvimento dessa linguagem.

Embora com frequência a palavra “linguagem” seja usada para designar o sistema que os animais usam para trocar informações, como na expressão “a linguagem das abelhas”, na verdade, tudo de que os animais dispõem é de um sistema para enviar e receber sinais. Para ser uma linguagem, um sistema de comunicação deve possuir uma sintaxe e uma gramática. Há mais de cinquenta anos os psicólogos vêm tentando ensinar linguagem aos chimpanzés, mas os resultados sempre foram negativos. Aparentemente, o sistema nervoso dos chimpanzés não tem a capacidade de usar a sintaxe. Assim, eles não podem se referir ao passado ou ao futuro. Depois de criar a linguagem

falada, nossos antepassados puderam desenvolver uma rica tradição oral, muito antes que a escrita fosse inventada. O desenvolvimento da fala, por sua vez, fez com que a seleção natural favorecesse o aumento do cérebro e especialmente das partes do cérebro envolvidas no armazenamento de informações (memória). Foi esse crescimento do cérebro que tornou possível o surgimento da arte, da literatura, da matemática e da ciência.

O pensamento e a inteligência estão presentes em todos os vertebrados de sangue quente (aves e mamíferos). Contudo, a inteligência humana parece suplantar em ordens de grandeza a de qualquer outro animal. A história da evolução do cérebro revelada pelo registro fóssil tem alguns aspectos curiosos. Antigamente, acreditava-se que a postura ereta ao caminhar havia sido um fator importante para o aumento do cérebro, pois deixava as mãos livres para outras atividades, como o uso de ferramentas. Porém, os australopitecíneos bipedais tinham um cérebro pequeno (menos de 500 cm³ em média), apenas ligeiramente maior do que o do chimpanzé. Nesse caso, o que teria provocado o aumento do tamanho do cérebro observado no *Homo*? Como costuma acontecer com as questões controversas, está se tornando óbvio que existe mais de um fator envolvido e que eles podem ter sido importantes em períodos diferentes de nossa história.

A expectativa de que haja uma série contínua de estágios transicionais no processo de hominização está baseada no pensamento tipológico. Os naturalistas haviam mostrado, mesmo antes de Darwin, que os organismos superiores não existem como tipos, mas como populações variáveis. Existem na forma de espécies geograficamente variáveis, em geral com um conjunto central de populações contíguas, cercado de espécies periféricas incipientes isoladas e aloespécies. Os estudos mostram (veja o Capítulo 9) que as espécies que ocupam uma grande extensão geográfica tendem a ficar estagnadas; as grandes mudanças evolutivas ocorrem nas espécies incipientes periféricas. Tudo leva a crer que a evolução e a especiação dos homínídeos tenham seguido o mesmo padrão que o da maioria dos vertebrados terrestres.

Com frequência, as populações periféricas isoladas são tão bem-sucedidas que passam a competir com a espécie parental e às vezes chegam a exterminá-la. No registro fóssil, esse tipo de evento se manifesta como uma descontinuidade, um “salto” entre a espécie parental e a espécie filha. Na verdade, trata-se apenas de um deslocamento geográfico. Suponha, por exemplo, que a aloespécie do *Australopithecus africanus* que habitava a África ocidental ou setentrional tenha adquirido de modo gradual as características do *Homo* e em seguida tenha migrado para o leste da África na forma do *Homo rudolfensis*. Não existe nenhum conflito entre esse cenário e a explicação darwinista, já que ao longo de todo esse processo de especiação geográfica do *H. rudolfensis* houve continuidade populacional. A lição que devemos tirar do exemplo é que a evolução dos homínídeos não deve ser encarada como um processo tipológico linear na dimensão do tempo, restrito a uma única região geográfica, mas sim como uma série de eventos de especiação geográfica em uma sequência multidimensional. O reconhecimento desse fato remove muitos dos mistérios do processo de hominização.

Submetidos a uma severa pressão seletiva, os cérebros dos australopitecíneos aumentou de menos de 500 cm³ para mais de 700 cm³, dando origem ao *Homo*. Neste estágio da história dos homínídeos, nada contribuía mais para a sobrevivência do que a inteligência. O *Homo rudolfensis* e o *H. erectus* foram as primeiras espécies registradas nesse novo estágio de hominização. Curiosamente, porém, depois desse primeiro surto, que já se manifestava no *H. rudolfensis*, o tamanho do cérebro aumentou de maneira muito mais lenta no *H. erectus* durante um milhão de anos. Em seguida, houve um novo surto no qual o tamanho do cérebro aumentou para entre 800 e 1.000 cm³

nos últimos representantes do *H. erectus* e por fim chegou a 1.350 cm³ no *H. sapiens*. No homem de Neandertal, mais alto e mais robusto, o tamanho do cérebro chegou a 1.600 cm³, mas o tamanho relativo do cérebro era um pouco menor do que o do *H. sapiens*.

O uso de ferramentas

Os diferentes tipos de *Homo* são classificados, ao menos em parte, pelas ferramentas que fabricavam. As primeiras ferramentas de pedra descobertas na África, as da chamada cultura olduviana, foram, a princípio, atribuídas ao *Homo habilis*, mas hoje, que o *H. rudolfensis* foi separado do *H. habilis*, são atribuídas ao *H. rudolfensis*. O *Homo erectus* fabricava ferramentas mais elaboradas, as da chamada cultura acheuliana, que mudou muito pouco nos 1,5 milhão de anos de existência do *H. erectus*, embora tenha havido alguma variação geográfica. O homem de Neandertal produziu as ferramentas mais sofisticadas da chamada cultura mousteriana e, quando o *Homo sapiens* (Cro-Magnon) chegou à Europa, suas ferramentas, da chamada cultura de Aurignac, eram bem superiores. Ainda não se sabe por que ferramentas da cultura de Aurignac foram encontradas em algumas cavernas com fósseis de neandertais. Será que o homem de Neandertal costumava fazer negócios com o homem de Cro-Magnon?

O QUE É O HOMO?

As primeiras espécies de *Homo*, *Homo rudolfensis* e *H. erectus*, não tinham a mesma capacidade cerebral que o homem de Neandertal (1.600 cm³) e o *H. sapiens* (1.350 cm³), mas o aumento de volume do cérebro dos australopitecíneos (450 cm³) para o do *H. rudolfensis* (700-900 cm³) representou um crescimento de quase 100% e foi relativamente maior do que o aumento de 900 para 1.350 cm³, que não considero especialmente importante. A um novo gênero em geral está associada uma inovação em termos ecológicos, uma nova forma de explorar o ambiente. No gênero *Homo*, tal inovação consistiu em não depender mais das árvores para sobreviver. Uma vez alcançada essa independência, a seleção natural passou a favorecer a inteligência. O processo foi interrompido quando novos aumentos do tamanho do cérebro deixaram de contribuir para o crescimento da probabilidade de sobrevivência.

Quando a nossa compreensão da capacidade mental e das emoções dos vertebrados de sangue quente aumentou, em meados do século XX, foram descobertas semelhanças surpreendentes com a espécie humana. No passado, porém, quando quase todos acreditavam na singularidade absoluta do “Homem”, a visão de qualquer um que chamasse atenção para essas semelhanças era rotulada de *antropomorfismo*. Hoje estamos começando a compreender que, dada a nossa ancestralidade, tais semelhanças nada têm de surpreendentes.

A similaridade com os membros de sangue quente de nossa linhagem de vertebrados é observada em muitos traços não físicos. O fato de muitos tipos de mamíferos e aves (corvos, papagaios, golfinhos) possuírem a inteligência bastante desenvolvida já não é mais questionado pelos psicólogos. Apenas recentemente, porém, foi descoberto que os animais podem sentir medo, alegria, tristeza e quase todas as outras emoções humanas. Nem todas as histórias a respeito de observações desse tipo merecem crédito, mas existem vários casos confirmados com base em observações e testes (Griffin, 1981, 1984, 1994; Kaufmann, 1981; Masson e McCarthy, 1995). Obviamente, essas características humanas não poderiam ter vindo do nada quando surgiu a espécie

Homo sapiens; é natural que encontremos antecedentes em muitas espécies de animais.

A EVOLUÇÃO DA ÉTICA HUMANA

Poucos aspectos da evolução têm sido mais controversos do que a explicação da origem da ética humana. Desde 1859, muitas vezes se levantaram para declarar que o comportamento altruísta era incompatível com a seleção natural. Os estudiosos da evolução se perguntavam: o egoísmo não é o único comportamento que pode ser favo-

recido pela seleção natural? O que é o altruísmo e como pode ser definido? Ele se deve a uma disposição genética ou é fruto exclusivo da educação e do aprendizado?

Talvez seja legítimo afirmar que só se tornou possível responder a essas perguntas quando comportamentos análogos foram estudados em várias espécies de animais. As observações mostraram que é preciso distinguir vários tipos de altruísmo e diferentes classes de indivíduos que são beneficiados pelo comportamento altruísta.

Segundo a definição tradicional, um ato é considerado altruísta quando beneficia quem o recebe, mas custa algo para quem o pratica. A definição exclui todos os atos de bondade e solidariedade que nada custam ao praticante. Acontece que, nos grupos sociais, uma boa parte do comportamento consiste precisamente em atos de generosidade e atenção que não implicam um custo significativo. Esse tipo de comportamento é importante não só para manter o grupo social coeso, como também constitui uma ponte para o verdadeiro altruísmo.

Os três tipos de altruísmo

Quando comparamos vários atos de "altruísmo", podemos distinguir três classes que diferem no que diz respeito ao objeto e ao significado do ato de altruísmo em termos evolutivos.

Altruísmo em benefício da prole. Não é necessário explicar por que esse tipo de altruísmo é favorecido pela seleção natural; qualquer ação de um indivíduo em prol de um aumento do bem-estar e das chances de sobrevivência de sua prole favorece seu próprio genótipo.

Tratamento preferencial dos parentes próximos (seleção de parentesco). A maioria dos membros de um grupo social pertence a uma mesma família extensa, e esses membros compartilham parcialmente seu genótipo. Assim, os atos de altruísmo praticados por parentes são favorecidos pela seleção natural. Esse tipo de altruísmo é muito comum entre irmãos, que se conhecem desde a infância e crescem juntos. Como **J. B. S. Haldane** observou, qualquer coisa que você faça para ajudar um parente próximo contribui para a sua própria inclusão adaptativa, já que eles possuem parte do seu genótipo (seleção por inclusão adaptativa). Hamilton (1964) usou esse argumento para explicar a existência de castas entre os himenópteros sociais. Ainda não se sabe até que grau de parentesco o mecanismo se aplica.

Altruísmo entre membros do mesmo grupo social. Os grupos sociais geralmente não são constituídos apenas por membros de uma família extensa, mas também por "imigrantes", indivíduos que se transferiram de outros grupos em busca de vínculos. Os membros dos grupos sociais parecem reconhecer que novos colaboradores ou reprodutores em potencial reforçam o grupo e por isso permitem que eles sejam incorporados. É provável que os sentimentos de amizade e cooperação entre membros do mesmo grupo sejam favorecidos pela seleção natural. Ainda não se sabe ao certo se o grau de altruísmo entre os membros de um grupo social é diretamente proporcional ao grau de parentesco.

Ajuda mútua

A coesão de um grupo social é reforçada pela ajuda mútua. Observa-se com frequência nos animais sociais que um indivíduo ajuda outro na expectativa de que em uma ocasião futura o beneficiário retribua o favor. Esse tipo de comportamento às vezes é chamado de altruísmo recíproco, embora, por causa da expectativa de reciprocidade, a motivação seja claramente egoísta. A ajuda mútua não é observada só entre membros do mesmo grupo, mas entre indivíduos de grupos diferentes ou mesmo entre membros de espécies diferentes. Os “peixes lixeiros” que mantêm os grandes peixes predadores livres de parasitas externos (presume-se que em troca de comida e proteção) constituem um bom exemplo dessa ajuda interespecífica. Talvez todas as relações simbióticas possam ser incluídas nessa categoria.

Comportamento em relação a estranhos

O altruísmo praticado entre os membros de um grupo social raras vezes é oferecido a estranhos. Em geral, grupos sociais distintos competem entre si, o que faz com que as lutas entre eles sejam relativamente frequentes. Não há dúvida de que a história dos homínidos é uma história de genocídios; o mesmo se pode dizer da história dos chimpanzés. Como, então, a tendência para o comportamento altruísta dos membros de um grupo social pode ser redirecionada de modo a incluir indivíduos que não são membros do grupo? Como fomentar o altruísmo em relação a estranhos? É evidente que a ética genuína só existe quando esse altruísmo global é praticado em substituição ao altruísmo “egoísta” dos grupos sociais.

De que modo o altruísmo em relação a estranhos pode ter surgido na espécie humana? Trata-se de um comportamento que pode ser explicado pela seleção natural? O progresso no sentido de explicar esse tipo de altruísmo tem sido lento. É difícil imaginar um cenário em que o comportamento benevolente em relação a competidores e inimigos seja recompensado pela seleção natural. É interessante notar que no Antigo Testamento existe uma grande diferença entre o comportamento em relação aos membros do mesmo grupo e o comportamento em relação a estranhos, mas a ética promovida no Novo Testamento é diferente. Ao propor a parábola do bom samaritano, Jesus se afastou por completo da tradição. O altruísmo para com estranhos não é favorecido pela seleção natural.

O comportamento altruísta em relação a estranhos é um componente importante de uma ética genuína. Tal comportamento não é produzido automaticamente pela evolução, requer um fator cultural, como a pregação de um filósofo ou líder religioso. A ética genuína é o resultado do pensamento de nossos líderes culturais. Não nascemos com um sentimento de altruísmo em relação a estranhos, mas o adquirimos durante nosso aprendizado cultural. Para isso, temos que redirecionar nossas tendências altruístas inatas para um novo objeto: os estranhos.

Existe uma grande variabilidade individual nas tendências altruístas. De vez em quando, encontramos indivíduos com uma capacidade extraordinária para a bondade, o altruísmo, a generosidade e a cooperação. As famílias dessas pessoas sempre garantem que elas eram assim desde a infância. Sabemos que existe também o extremo oposto, a sociopatia. Muitos criminosos odeiam os semelhantes; os esforços para reeducar tais indivíduos raramente obtêm êxito. A maioria das pessoas, porém, está entre os dois extremos e aprende no convívio com outras pessoas a verdadeira ética (inclusive em relação a estranhos). O baixo índice de criminalidade em Utah, um

estado norte-americano onde os princípios altruístas dos mórmons são ensinados à grande maioria das crianças, mostra a importância do aprendizado.

Os cidadãos que promovem os princípios éticos para a humanidade têm que enfrentar grandes obstáculos, como a desconfiança e a hostilidade em relação a estranhos, que parecem ser tão naturais nos seres humanos e difíceis de superar. Entretanto, é possível apresentar alguns elementos facilitadores do altruísmo universal. A ajuda mútua funciona tão bem com estranhos como com membros do grupo. Mais importante, porém, é a diversidade existente no interior das populações humanas. Toda população contém indivíduos com uma disposição particularmente amistosa, que funcionam como uma espécie de ponte entre grupos e populações. Essa diversidade, e o reconhecimento de que ela existe, vem ajudando a refutar a interpretação tipológica rígida de termos como “raça”.

A discriminação contra estranhos, que talvez seja a razão principal para a resistência à adoção de um código universal de ética, está sendo superada aos poucos por alguns princípios sociais básicos, como a igualdade, a democracia, a tolerância e os direitos humanos. A educação moral vem sendo praticada com grande sucesso por muitas das principais religiões do mundo. Mesmo nos casos em que as religiões falharam, como na eclosão de duas lamentáveis guerras mundiais, esperamos que o mundo tenha aprendido com seus erros. Além disso, precisamos reconhecer que as culturas do mundo cristão possuem princípios éticos que são, em seu conjunto, extremamente louváveis, embora com frequência sejam desrespeitados na prática.

O HOMEM E O AMBIENTE

Nosso magnífico cérebro nos permitiu criar invenções que nos tornaram cada vez mais independentes do ambiente. Nenhum outro animal até hoje conseguiu sobreviver em todos os continentes e em todos os climas ou foi capaz de exercer um controle tão grande sobre a natureza. Nos últimos cinquenta anos, porém, tornou-se evidente que ainda dependemos do meio ambiente e que nossos esforços para dominar a natureza têm um custo alto. Parte desse preço crescente está na exploração excessiva de recursos não renováveis e na destruição progressiva das fontes de recursos renováveis. Alguns exemplos são a poluição do ar e da água e a destruição da fauna e da flora, acompanhadas pela deterioração das condições sociais, com o aumento dos índices de pobreza (Ehrlich, 2000).

O FUTURO DA HUMANIDADE

Dois perguntas a respeito do futuro da humanidade são feitas com muita frequência: qual é a probabilidade de que a espécie humana se divida em várias espécies? A resposta é evidente: absolutamente nula. O ser humano ocupa todos os nichos concebíveis, do Ártico aos trópicos, que um animal semelhante ao homem poderia ocupar. Além disso, as populações humanas não estão isoladas em termos geográficos. Sempre que uma raça humana se viu temporariamente isolada nos últimos 100 mil anos, o acasalamento com outras raças recomeçou assim que o contato foi restabelecido. Hoje em dia, a interação entre as várias populações humanas são tão comuns que não existe a possibilidade de um isolamento a longo prazo ser capaz de levar à especiação.

A segunda pergunta é: a espécie humana que existe hoje poderia evoluir para uma espécie “melhor”? O homem poderia se transformar em um super-homem? Mais uma vez, a resposta é negativa. É verdade que existe variabilidade suficiente no genótipo humano para que a seleção

natural continue a operar, mas as condições atuais são muito diferentes das que existiam quando algumas populações do *Homo erectus* evoluíram para o *Homo sapiens*. Naquela época, nossa espécie era constituída por pequenos bandos, cada um deles sujeito a uma rigorosa seleção natural, que favorecia as características que por fim resultaram no surgimento do *Homo sapiens*. Além disso, como acontece com a maioria dos animais sociais, houve a ação de uma forte seleção de grupo sobre os indivíduos.

O homem moderno, por outro lado, forma uma sociedade massificada e não existe nenhuma indicação de que a seleção natural esteja favorecendo genótipos superiores que permitiriam que a espécie humana evoluísse. Como a seleção para o aperfeiçoamento não está mais atuando, não existe a menor possibilidade de que o *Homo sapiens* evolua para uma espécie humana superior. Na verdade, alguns estudiosos do assunto temem que a deterioração da nossa espécie seja inevitável, dadas as condições de uma sociedade de massas. Entretanto, a deterioração genética não é considerada um perigo imediato, já que o *pool* gênico humano ainda apresenta uma variabilidade considerável.

Existem raças humanas?

Quando comparamos um esquimó, um negro da região do Nilo, um aborígine australiano, um asiático e um europeu, não podemos deixar de reconhecer as chamadas diferenças raciais. Isso contraria nossa crença na igualdade dos homens? Acredito que não, contanto que usemos as definições corretas dos termos “igualdade” e “raça”.

Igualdade quer dizer igualdade cívica. Significa igualdade de oportunidades e perante a lei, mas não há uma identidade total, pois hoje sabemos que, dos seis bilhões de seres humanos que habitam a Terra, não existem dois que possuam o mesmo genoma. Nem todos os seres humanos têm a capacidade matemática de um Einstein, a velocidade de um corredor olímpico, a imaginação de um bom escritor ou o senso estético de um pintor de renome. Todos os pais sabem que cada um de seus filhos é um ser único. Chegou a hora de admitirmos honestamente as diferenças. É importante perceber que elas também estão presentes entre indivíduos da mesma raça.

A principal razão para a existência de um problema racial é que muitas pessoas não compreendem o que significa uma raça. Essas pessoas são tipologistas; para elas, os membros de uma raça possuem todas as características, reais e imaginárias, daquela raça. Para traduzir esse preconceito em um exemplo absurdo, tais pessoas tendem a imaginar que qualquer afro-americano é capaz de vencer qualquer euro-americano em uma corrida de cem metros rasos. No entanto, se em uma sala de aula com representantes de várias raças os alunos recebessem notas de acordo com seu desempenho em várias tarefas mentais, físicas, manuais e artísticas, todas as notas seriam diferentes e a distribuição de notas dos representantes de cada raça seria muito semelhante à distribuição geral. Em outras palavras, rejeitando a abordagem tipológica, que considera todos os membros de cada raça como um tipo, e substituindo-a pela abordagem populacional, na qual cada indivíduo é considerado com base em suas aptidões pessoais, podemos ter uma visão melhor da realidade e evitar qualquer classificação hierárquica tipológica, assim como qualquer discriminação baseada nesse tipo de classificação.

Os humanos estão sós?

Outra pergunta relativamente comum é: somos os únicos seres inteligentes neste vasto

universo? Para encontrar uma resposta, precisamos dividi-la em várias partes. Onde poderia existir vida? Apenas nos planetas, pois as estrelas são excessivamente quentes. É claro que muitas estrelas podem ter planetas, mas foi apenas nos últimos vinte anos que foram descobertos planetas fora do sistema solar. Até agora, porém, todos se revelaram inadequados para o surgimento e manutenção da vida. O conjunto de condições existentes na Terra (e que talvez tenham existido um dia em Marte e Vênus), que torna a vida possível, parece ser muito especial. Mesmo assim, imaginando que exista um grande número de planetas, é provável que alguns deles possuam condições favoráveis ao surgimento de vida.

Qual é a probabilidade de que a vida se origine em um planeta em que as condições são favoráveis? Aparentemente a probabilidade é muito elevada. Muitos dos tipos de moléculas necessárias para o surgimento da vida, como as purinas, as pirimidinas e os aminoácidos, são encontrados em várias regiões do universo. Foi demonstrado em laboratório que, sob certas condições de atmosfera anóxica, moléculas orgânicas complexas podem se formar espontaneamente a partir de moléculas mais simples. Assim, é bem possível que algumas formas primitivas de vida tenham surgido repetidas vezes em outros planetas. Nos casos em que tais formas de vida conseguiram crescer e se reproduzir, podem ter dado origem a organismos semelhantes a bactérias.

Por outro lado, a estrada que leva da bactéria ao homem é longa e difícil. Depois que a vida se originou na Terra, durante um bilhão de anos existiram apenas procariontes. A vida altamente inteligente surgiu só há 300 mil anos, em uma única espécie das mais de um bilhão que já existiram na Terra. O aparecimento do homem pode ser considerado, portanto, um acontecimento muito raro.

Mesmo que outra raça com inteligência igual ou maior do que a do homem surgisse em algum local do universo, a probabilidade de que venha a se comunicar conosco é insignificante. Sim, para todos os efeitos práticos, o homem está só.

FIM

Muitas vezes a evolução é considerada algo inesperado. Não seria mais natural, perguntam alguns antievolucionistas, se tudo permanecesse sempre igual? Talvez a pergunta fosse justificada antes de sabermos como funciona a genética, mas hoje em dia ela perdeu o sentido. Na verdade, dada a forma como os organismos são estruturados, a evolução é inevitável. Todo organismo, mesmo a bactéria mais simples, possui um genoma formado por milhares ou milhões de pares de nucleotídeos. As observações mostram que cada um desses pares de base está sujeito a mutações ocasionais. Populações diferentes sofrem mutações variadas; se forem mantidas isoladas, tais populações inevitavelmente se tornarão mais diferentes à medida que as mutações forem se acumulando de geração em geração. Mesmo neste, que é o mais simples de todos os cenários possíveis, a evolução está presente. Quando acrescentamos outros processos biológicos, como a recombinação e a seleção, a velocidade da evolução aumenta de maneira exponencial. Assim, a mera existência dos programas genéticos torna impossível a existência de um mundo estacionário. A evolução não é uma hipótese, é um fato.

É bastante questionável se o termo “teoria da evolução” deveria ser mantido. O fato de que a evolução ocorreu e continua a ocorrer se tornou tão óbvio que não é adequado chamá-la de teoria. É claro que existem teorias evolutivas específicas, como as da origem comum, da origem da vida, do gradualismo, da especiação e da seleção natural, mas isso não afeta de nenhuma forma a conclusão básica de que a evolução existe. Ela vem acontecendo desde que a vida começou.

CAPÍTULO 12 - AS FRONTEIRAS DA BIOLOGIA EVOLUTIVA

Todos sabem que, apesar dos maravilhosos avanços da ciência, nosso conhecimento do mundo em que vivemos ainda é incompleto. Precisamos nos perguntar, portanto, até que ponto isso também é verdade no caso específico da biologia evolutiva.

Devo chamar a atenção para o fato de que grande parte do interesse atual pelo estudo da evolução se deve às descobertas da biologia molecular. Na verdade, mais de um terço dos artigos publicados hoje em dia sobre biologia molecular lida com questões ligadas à evolução. As técnicas moleculares permitiram resolver questões que desafiavam os cientistas havia muito tempo. Isso se aplica principalmente a problemas filogenéticos, a questões relativas à cronologia da evolução e ao papel do desenvolvimento na evolução.

Quando examinamos as controvérsias que surgiram no campo da evolução nos últimos 140 anos, o que mais impressiona é a robustez do paradigma darwiniano original. As três principais teorias rivais - transmutacionismo, lamarckismo e ortogênese - foram refutadas em definitivo na década de 1940 e nenhuma alternativa viável para o darwinismo foi proposta nos últimos sessenta anos. Isso não significa, porém, que todos os aspectos da evolução estejam bem compreendidos. Vou agora relacionar alguns fenômenos evolutivos que ainda precisam ser investigados e explicados.

Para começar, nosso conhecimento da biodiversidade é bastante incompleto. Embora quase dois milhões de espécies animais já tenham sido descritas, alguns estudiosos acreditam que existam mais de 30 milhões ainda por descrever. Os fungos, as plantas inferiores, os protistas e os procariontes estão entre os táxons menos conhecidos. As relações filogenéticas em muitos desses táxons são pouco conhecidas ou totalmente desconhecidas, ainda que os métodos moleculares estejam contribuindo para o aumento desse conhecimento. O registro fóssil da evolução ainda é muito insatisfatório, como bem ilustra o caso dos homínídeos. Quase todo mês, em algum lugar do mundo, é descoberto um fóssil novo que resolve um antigo problema ou cria um novo. As fases de expansão e decadência das antigas biotas levantam muitas questões a respeito das causas de extinções em massa e do destino das diferentes linhagens filéticas e táxons superiores. Mesmo nesse nível puramente descritivo, nossa ignorância ainda é enorme. Entretanto, existem também incertezas acerca de alguns aspectos da teoria da evolução.

Embora não haja a menor dúvida de que a especiação geográfica (alopátrica) e a poliploidia (nas plantas) são as principais formas de especiação, ainda não temos ideia da importância relativa de outras formas de especiação, como a simpátrica. Ainda não se sabe exatamente quais foram os fatores que contribuíram para a extraordinária rapidez da especiação em certos grupos de menos de 10 mil ou até mesmo menos de mil anos. A extrema lentidão ou estase de certas linhagens evolutivas (“fósseis vivos”) é ainda mais difícil de explicar, considerando que todos os outros membros da mesma biota evoluíram em velocidade normal. O extremo oposto, a rapidez com que determinados genótipos foram reestruturados em populações fundadoras, também é surpreendente.

Todos esses problemas parecem estar relacionados à estrutura do genótipo. A biologia molecular revelou que existem vários tipos de genes, alguns deles encarregados da produção de moléculas (enzimas), enquanto outros regulam a atividade de outros genes. Ao que parece, muitos genes só estão ativos em certas células (tecidos) e em alguns instantes do ciclo celular. Outros genes parecem ser neutros, sem nenhuma função conhecida, enquanto uma porcentagem surpreendentemente elevada do DNA parece estar inativa. Os genes que compõem um genótipo integram um complexo

sistema de interações e, devido a estas múltiplas alterações, esse sistema apresenta fortes restrições. Ele pode responder a algumas influências ou pressões ambientais, mas a maioria das alterações sofridas tende a promover desequilíbrios nesse sistema e, portanto, a fazer com que ele seja eliminado pelo processo seletivo.

Tudo leva a crer que os genótipos eram mais flexíveis na época em que surgiram os metazoários. Em um período entre 200 e 300 milhões de anos no final do Pré-Cambriano ou início do Cambriano, nada menos do que setenta ou oitenta novos tipos estruturais evoluíram. Destes, restam apenas cerca de 35, cujos planos corporais básicos quase não mudaram nos 500 milhões de anos que se passaram desde então. Como explicar uma mudança tão drástica na velocidade da evolução? Nesses tipos estruturais sobreviventes, por outro lado, ocorreram radiações notáveis, como entre os insetos e os vertebrados.

A UTILIDADE DO PENSAMENTO EVOLUTIVO

O pensamento evolutivo, e em particular o entendimento dos novos conceitos da biologia evolutiva, como os de população, espécie, coevolução, adaptação e competição, é indispensável para a maioria das atividades humanas. Aplicamos o pensamento evolutivo e os modelos de evolução para lidar com questões como a resistência das bactérias a antibióticos, a resistência das pragas a pesticidas, o controle dos vetores de doenças (o mosquito da malária, por exemplo), as epidemias humanas, a produção de novas plantas de valor agrícola por meio da engenharia genética e muitos outros desafios (Futuyma, 1998: 6-9).

O principal objetivo dos cientistas que estudam a evolução é conhecer melhor esse fenômeno que afeta todos os aspectos do mundo orgânico. Contudo, os estudos evolutivos também foram responsáveis por importantes contribuições para o bem-estar da humanidade em geral. O pensamento evolutivo enriqueceu muito todos os outros ramos da biologia. Como já dissemos, mais de um terço dos artigos publicados atualmente sobre biologia molecular lida com questões ligadas à evolução. A biologia do desenvolvimento foi revitalizada por completo pelo estudo de questões relativas à evolução e pelo estabelecimento de diferentes categorias de genes e sua elaboração no curso da filogenia. A abordagem evolucionista também nos proporcionou um maravilhoso *insight* a respeito da história da humanidade. Além disso, nada contribuiu mais para nosso entendimento de características humanas como a mente, a consciência, o altruísmo, os traços de caráter e as emoções do que os estudos comparativos do comportamento de animais.

Não devemos jamais esquecer que o genótipo é um sistema complexo e harmonioso de interações, que é exposto como um todo à seleção natural. O efeito da seleção natural é diminuir a probabilidade de sobrevivência dos genótipos inferiores, o que pode resultar na extinção dos mesmos.

A biologia também procura explicar três outros sistemas complexos: o sistema de desenvolvimento, o sistema nervoso e o ecossistema. Três grandes disciplinas se incumbem dessas tarefas. O sistema de desenvolvimento é estudado pela biologia do desenvolvimento; o sistema nervoso, pela neurobiologia; o ecossistema, pela ecologia. Em todos esses casos, porém, é a estrutura do genótipo que é responsável pelo modo como os organismos encaram os desafios impostos pelos três sistemas. Nosso conhecimento dos blocos construtivos básicos deles já é razoável; o que nos falta é conhecer melhor as interações entre os componentes. A biologia evolutiva com certeza tem uma grande contribuição para dar nesse sentido.

APÊNDICE A - QUE CRÍTICAS TÊM SIDO FEITAS À TEORIA DA EVOLUÇÃO?

A teoria da evolução continua a ser questionada até hoje. Alguns críticos, como os criacionistas, defendem uma ideologia diferente; outros, simplesmente não compreendem o paradigma de Darwin. Um autor que afirma algo como “Não posso acreditar que o olho tenha surgido através de uma série de acidentes” demonstra um completo desconhecimento do funcionamento em duas etapas da seleção natural. Um tipologista, pouco familiarizado com o pensamento populacional, pode ter dificuldade para entender a importância da variabilidade genética para a evolução em populações naturais.

Todas as teorias propostas por Darwin estão sujeitas à rejeição, caso sejam refutadas. Não são verdades imutáveis, como dogmas religiosos revelados. A história da biologia evolutiva contém inúmeros casos de teorias evolucionistas que caíram em descrédito. Uma delas foi a tese de que o gene pode ser o objeto direto da seleção natural; outra foi a da herança dos caracteres adquiridos.

Neste livro, procurei apresentar a história dos fenômenos e processos da evolução da forma como são vistos pelos evolucionistas contemporâneos. Como nem todos concordam com essa visão, penso que seria interessante discutir brevemente algumas das críticas e as respostas oferecidas pelos evolucionistas. Também discuto alguns fenômenos biológicos que, na opinião de certos autores, estão em conflito com o darwinismo.

Criacionistas

As alegações dos criacionistas têm sido refutadas com tanta frequência e de forma tão cabal que não há necessidade de voltar ao assunto. O leitor interessado poderá consultar os trabalhos de Alters, Eldredge, Futuyma, Kitcher, Montagu, Newell, Peacocke, Ruse e Young que aparecem no Quadro 1.

Equilíbrios pontuados

Alguns autores afirmam (Gould, 1977) que a existência de equilíbrios pontuados está em conflito com a teoria de Darwin, que propõe uma evolução gradual. Isso não é verdade. Os equilíbrios pontuados, que à primeira vista parecem apoiar o saltacionismo e a descontinuidade, são, na verdade, fenômenos estritamente populacionais e, portanto, graduais (Mayr, 1963). Não existe nenhum conflito entre os equilíbrios pontuados e as conclusões da síntese evolucionista (veja o Capítulo 10).

Evolução neutra

Kimura (1983) e alguns outros estudiosos dizem que a evolução neutra está em conflito com o darwinismo. Não é verdade, pois a premissa da teoria da evolução neutra é que é o gene, e não o indivíduo, o objeto da seleção. Sob tais circunstâncias, não pode haver conflito com o darwinismo quando, na seleção de certos indivíduos mais aptos, alguns genes neutros são transmitidos para a

geração seguinte como componentes incidentais do genótipo favorecido (veja o Capítulo 10).

Morfogênese

Alguns autores afirmam que os fenômenos da morfogênese, em particular os processos do desenvolvimento, também conflitam com o darwinismo. Embora muitos aspectos do desenvolvimento ainda não estejam bem compreendidos, tudo que se conhece concorda perfeitamente com a explicação darwiniana. Parece que alguns desses críticos partem da premissa de que a seleção natural age apenas sobre o fenótipo adulto, o último estágio do desenvolvimento. Na verdade, todos os estágios de um organismo em desenvolvimento, desde o óvulo fecundado (zigoto) até a velhice, estão permanentemente sujeitos à seleção natural, ainda que o destino dos indivíduos que passaram da idade fértil não seja relevante para a evolução (veja o Capítulo 6).

Existem várias razões pelas quais o processo de evolução não tem sido bem compreendido por alguns autores. Vamos examinar algumas delas.

Causas múltiplas simultâneas. Alguns críticos da evolução tendem a considerar apenas um tipo de causa de certo fenômeno evolutivo, sejam as causas próximas ou as últimas evolutivas. Isso pode levar a conclusões erradas, pois todo fenômeno evolutivo é resultado da associação de causas imediatas e remotas. A ocorrência de causas múltiplas está ligada ao fato de os processos de seleção envolverem fenômenos aleatórios. Assim, por exemplo, a especiação jamais pode ser considerada apenas uma questão de genes ou cromossomos, depende também de fatores geográficos da natureza das populações nas quais ocorrem as mudanças genéticas.

Soluções múltiplas. Quase todos os desafios da evolução podem ser enfrentados de várias formas pelos seres vivos. Durante a especiação, por exemplo, os mecanismos de isolamento que precedem o acasalamento aparecem primeiro em alguns grupos de organismos, enquanto os mecanismos de isolamento que agem após o acasalamento são os primeiros a aparecer em outros grupos. Duas raças geográficas podem possuir fenótipos muito diferentes e preservar a compatibilidade genética, ao passo que duas espécies com quase o mesmo fenótipo (espécies irmãs) podem ser incompatíveis em termos genéticos. A poliploidia e a reprodução assexuada são importantes em alguns grupos de organismos e estão totalmente ausentes em outros. A reestruturação dos cromossomos parece ser um componente importante do processo de especiação em alguns grupos de organismos, mas não ocorre em outros. Há grupos que geram outras espécies com facilidade, enquanto em outros a especiação é um evento raro. O fluxo genético é abundante em determinadas espécies e muito restrito em outras. Uma linhagem filética pode evoluir com rapidez, enquanto espécies geograficamente isoladas podem permanecer em completa estase durante milhões de anos. Existem, em suma, muitas soluções possíveis para a maioria dos desafios da evolução, embora todas sejam compatíveis com o paradigma darwiniano. A lição a tirar de tal multiplicidade de causas é que, no caso da biologia evolutiva, devemos tomar muito cuidado com as generalizações. Mesmo quando algo “costuma” acontecer, isso não quer dizer que aconteça sempre (veja o Capítulo 10).

Evolução em mosaico. Neste livro, chamei atenção várias vezes para o fato de que a rapidez com que a evolução se processa pode variar muito de um caso para outro. Isso se aplica não só a diferentes linhagens, mas aos componentes de um mesmo genótipo. Como exemplo, discuti a divergência entre o chimpanzé e o homem a partir de um ancestral comum. Neste caso, os genes de algumas proteínas não sofreram nenhuma modificação, enquanto, no caso da linhagem humana, todos os genes que contribuem para o desenvolvimento do sistema nervoso central evoluíram de forma bastante rápida. Ainda não se sabe por que algumas linhagens parecem ser capazes de entrar numa

estase total (“fósseis vivos”) durante milhões e milhões de anos (ver Capítulo 10).

As descobertas da biologia molecular

Alguns autores afirmam que as descobertas da biologia molecular tornaram necessária uma completa revisão da teoria de Darwin. Isso não é verdade. Todas as descobertas da biologia molecular que são relevantes para a evolução se referem à natureza e à origem das variações genéticas. Mesmo que as descobertas incluam alguns fenômenos inesperados, como a existência de transposons (genes que podem “pular” de um cromossomo para outro ou de uma posição para outra dentro do mesmo cromossomo), elas afetam apenas a natureza e a quantidade das variações disponíveis, que são expostas à seleção natural e, portanto, fazem parte do processo darwiniano. As descobertas mais importantes da biologia molecular para a evolução são:

1. O programa genético (DNA) não constitui em si mesmo o material usado para construir um novo organismo, contém apenas instruções (informações) para a fabricação das proteínas responsáveis pelo fenótipo.
2. O caminho dos ácidos nucleicos para as proteínas é uma via de mão única. As proteínas e as informações nelas contidas não podem ser traduzidas de volta em ácidos nucleicos.
3. Não só o código genético, mas quase todos os mecanismos moleculares básicos são os mesmos em todos os organismos, dos procariontes ao homem (veja o Capítulo 5).

Perguntas sem resposta

Os evolucionistas darwinianos têm razão para ficar orgulhosos do paradigma da biologia evolutiva que criaram. Todas as tentativas de refutar as premissas básicas do darwinismo foram invalidadas. Além disso, nenhuma teoria evolutiva rival foi proposta nos últimos cinquenta anos, ou pelo menos nenhuma que tenha sido bem-sucedida em qualquer aspecto. Isso significa que compreendemos o processo de evolução em todos os detalhes? Não.

Existe algum problema em particular que ainda não foi resolvido. Quando examinamos o que acontece ao genótipo durante a mudança evolutiva, especialmente em casos extremos como a evolução rápida e a estase completa, precisamos admitir que muita coisa nos escapa. A razão para isso é que a evolução não é apenas uma questão de introduzir mudanças em genes isolados; ela envolve a transformação de um genótipo inteiro. Há muito se sabe que quase todos os genes são pleiotrópicos, ou seja, um único gene pode ter efeitos simultâneos em vários aspectos do fenótipo. Também se descobriu que quase todos os componentes do fenótipo são poligenicamente determinados, ou seja, são afetados por vários genes. Essas interações frequentes entre os genes, embora muito importantes para a aptidão dos indivíduos e para os efeitos da seleção natural, são bastante difíceis de ser analisadas. A maioria dos estudos de genética de populações ainda se concentra em efeitos aditivos dos genes e na análise de *loci* gênicos isolados. E por isso que o estudo de fenômenos como a estase evolutiva e a conservação dos planos corporais é tão difícil. Existem muitos indícios de que o genótipo é feito de domínios relativamente independentes e de que certos complexos de genes possuem uma coesão interna que resiste à recombinação. Até o momento, porém, são apenas ideias; sua análise genética reside ainda no futuro. A estrutura do genótipo é talvez o mais desafiante dos problemas remanescentes da biologia evolutiva.

APÊNDICE B - RESPOSTAS SUCINTAS PARA AS DÚVIDAS MAIS FREQUENTES SOBRE A EVOLUÇÃO

Ao ler a respeito de algo tão complexo como a evolução, é natural que um leigo fique com muitas dúvidas. Embora eu tenha procurado, nos 12 capítulos deste livro, esclarecer com detalhes os pontos principais, apresento aqui respostas resumidas para as dúvidas mais comuns.

1. **A evolução é um fato?**

A resposta é “sim”. A evolução não é apenas uma ideia, uma teoria ou um conceito, mas o nome de um processo que ocorre na natureza. Sua existência é demonstrada por inúmeras evidências que ninguém foi capaz de refutar, algumas das quais aparecem nos Capítulos 1, 2 e 3. Hoje em dia, não faz mais sentido falar em teoria da evolução; a evolução não é mais uma teoria, mas um fato.

2. **Algum processo evolutivo exige uma explicação teleológica?**

A resposta a esta pergunta é um enfático “não”. No passado, muitos autores acreditavam que a evolução se devesse a uma tendência natural para a perfeição. Antes da descoberta do princípio da seleção natural, não se imaginava que um processo não teleológico fosse capaz de gerar um órgão tão perfeito como o olho ou um comportamento tão complexo quanto as migrações anuais das aves. Contudo, hoje se sabe que a ortogênese e outras explicações teleológicas da evolução não têm o menor fundamento e que a seleção natural é perfeitamente capaz de produzir todas as adaptações que antes eram atribuídas à ortogênese (veja os Capítulos 6 e 7).

3. **O que diz a teoria de Darwin?**

Esta pergunta está mal formulada. Em *A origem das espécies* e em outras publicações posteriores, Darwin propôs várias teorias, das quais cinco podem ser consideradas mais importantes (veja o Quadro 5.1). Duas delas, a da evolução como um fato e a teoria da origem comum, foram quase de imediato aceitas pelos biólogos. Essa foi a primeira revolução darwiniana. As outras três teorias, relativas ao gradualismo, à especiação e à seleção natural, só foram aceitas muito mais tarde, durante a época da síntese evolucionista na década de 1940. Foi a segunda revolução darwiniana.

4. **Os “fatos” da biologia evolutiva não são um pouco diferentes dos apresentados pela astronomia, que mostram, por exemplo, que é a Terra que gira em torno do Sol e não o contrário?**

A resposta a esta pergunta é afirmativa. O movimento dos planetas pode ser observado diretamente, enquanto a evolução é um processo histórico. Os estágios passados da evolução não podem ser observados de modo direto, são inferidos a partir dos dados disponíveis. Entretanto, podemos confiar nessas inferências, já que (1) as respostas podem ser previstas, e as descobertas factuais as confirmam; (2) as respostas podem ser confirmadas com base em diversas linhas de evidência; (3) na maioria dos casos, nenhuma explicação racional alternativa foi apresentada.

Quando, por exemplo, descobrimos fósseis de répteis terapsídeos em uma série cronológica de estratos geológicos e observamos que os répteis se tornam cada vez mais parecidos com os mamíferos à medida que examinamos estratos mais recentes, até chegarmos a um espécime que os especialistas têm dificuldade de classificar como réptil ou mamífero, não consigo imaginar nenhuma explicação razoável a não ser a de que os mamíferos evoluíram a partir dos répteis terapsídeos. Na verdade, existem milhares dessas séries no registro fóssil, embora a maioria apresente descontinuidades originadas da imperfeição inerente à estratigrafia relacionada aos fósseis.

Não consigo entender por que inferências bem fundamentadas não podem ser consideradas

tão convincentes quanto observações diretas. Muitas teorias em outras ciências históricas, como a geologia e a cosmologia, também se baseiam em inferências. A insistência de certos filósofos em traçar uma linha divisória entre os dois tipos de evidências me parece descabida.

5. Como podemos estabelecer teorias a respeito das causas de processos evolutivos históricos, se não podemos usar o método mais comum da ciência, que é o método experimental?

É óbvio que não podemos, por exemplo, testar experimentalmente nossas hipóteses acerca da causa da extinção dos dinossauros. Entretanto, o método das “narrativas históricas” pode ser usado para explicar qualquer processo histórico (incluindo os processos evolutivos). Neste método, propomos um determinado cenário como uma possível explicação e determinamos a probabilidade de que ele tenha de fato ocorrido. No caso da extinção dos dinossauros, vários cenários foram testados (como uma epidemia devastadora causada por um vírus ou um desastre climático), mas todos foram rejeitados porque estavam em conflito com outros fatos conhecidos. Por outro lado, a teoria de Alvarez (de que a extinção dos dinossauros foi causada pelo impacto de um asteroide) concordou tão bem com os fatos conhecidos (e com os que foram descobertos mais tarde) que hoje é a tese universalmente aceita para explicar esse fenômeno (veja o Capítulo 10).

6. O darwinismo é um dogma imutável?

Todas as teorias científicas, incluindo o darwinismo, são vulneráveis à rejeição caso sejam falseadas. Ao contrário dos dogmas religiosos, não são imutáveis. A história da biologia evolutiva contém muitos casos de teorias evolucionistas que mais tarde foram refutadas, como a tese de que o gene pode ser objeto da seleção natural. As teorias do transmutacionismo e do transformacionismo também foram abandonadas.

7. Por que a evolução é imprevisível?

A evolução está sujeita a um grande número de interações. Dentro da mesma população, diferentes genótipos podem responder de forma variada à mesma mudança ambiental. Além disso, as próprias mudanças, como alterações no clima ou a competição de novos predadores ou competidores, são imprevisíveis. Afinal, de vez em quando ocorrem mudanças drásticas no ambiente, em nível global, que produzem as chamadas extinções em massa. Nesses eventos em massa, o acaso pode desempenhar um grande papel na determinação de quais organismos sobrevivem e quais não. Devido à imprevisibilidade de todas essas situações, a natureza da mudança evolutiva através da qual uma dada população vai responder também é imprevisível. Mesmo assim, o conhecimento do genótipo e da natureza das restrições existentes permite, na maioria dos casos, fazer previsões razoavelmente precisas.

8. Quais foram as principais realizações da síntese evolucionista?

Três realizações da síntese evolucionista são particularmente importantes. Em primeiro lugar, ela refutou em definitivo as três teorias da evolução que competiam com o darwinismo: a ortogênese (finalismo), o transmutacionismo (baseada em saltos) e a da herança dos caracteres adquiridos. Em segundo lugar, foi responsável por uma síntese entre as ideias dos estudiosos da adaptação (anagênese) e os da diversidade orgânica (cladogênese). Por fim, confirmou o paradigma darwiniano original da evolução através da variação e da seleção natural, ao mesmo tempo que refutou todas as críticas a esse paradigma.

9. As descobertas da biologia molecular tornaram necessária uma revisão do paradigma darwiniano?

A biologia molecular foi responsável por grandes contribuições para o nosso entendimento do processo da evolução. Porém, os conceitos darwinianos básicos de variação e seleção não foram afetados. A substituição das proteínas por ácidos nucleicos no papel de portadores das informações

genéticas também não implicou nenhuma modificação na teoria da evolução. Na verdade, uma compreensão maior da natureza das variações genéticas serviu apenas para reforçar as teses do darwinismo. Assim, por exemplo, ficou provado que a herança de caracteres adquiridos é impossível. A combinação das evidências moleculares com as morfológicas também ajudou a resolver muitos enigmas filogenéticos.

10. Os termos “evolução” e “filogenia” são sinônimos?

Não, evolução é um conceito muito mais abrangente. O termo filogenia é aplicado apenas a um dos muitos fenômenos associados à evolução, o padrão da ancestralidade compartilhada. Entretanto, quando devidamente considerada, a filogenia significa não apenas o padrão dos pontos da ramificação, mas também as mudanças entre esses nós.

11. A evolução é progressiva?

Os organismos filogeneticamente mais recentes são “superiores” aos seus ancestrais? E verdade que estão em um nível mais alto da árvore filogenética, mas são “melhores” do que os ancestrais? Os que defendem essa tese enumeram várias características dos organismos “superiores” que supostamente demonstram que os mesmos são mais avançados, como a divisão de trabalho entre os órgãos, a maior diferenciação e complexidade, a melhor utilização dos recursos do ambiente e uma adaptação geral melhor. Essas chamadas medidas do “progresso” de fato constituem uma evidência válida de superioridade?

Aqueles que negam sinais de progresso em toda a evolução tendem a ter uma interpretação determinista ou teleológica da ideia do processo. E verdade que a evolução parece ser altamente progressiva quando analisamos a linhagem que vai da bactéria ao homem, passando pelos protistas, as plantas, os animais e os primatas. Contudo, os mais antigos desses organismos, as bactérias, estão entre os mais bem-sucedidos, com uma biomassa total maior do que a de todos os outros organismos juntos. Além disso, entre os animais superiores existem linhagens, como as dos parasitas, dos habitantes das cavernas, dos animais subterrâneos e de outros especialistas, que exibem tendências regressivas e simplificadoras. Podem estar em níveis relativamente elevados da árvore filogenética, mas não exibem as características consideradas evidências do progresso evolutivo. O que não se pode negar, porém, é que, em cada geração do processo evolutivo, os sobreviventes são, em média, mais aptos do que a média dos que não sobreviveram. Sob esse aspecto, a evolução realmente é progressiva. Além disso, durante toda a história da evolução foram introduzidas inovações que tornam os processos funcionais mais eficientes.

12. Como é possível explicar uma estase de longa duração?

Depois que uma espécie adquire mecanismos eficazes de isolamento, ela pode permanecer inalterada durante milhões de anos. Os chamados “fósseis vivos” não sofreram nenhuma mudança em centenas de milhões de anos. Como isso pode ser explicado? Alguns alegam que a estase se deve ao efeito da seleção normalizadora, que elimina qualquer variação em relação ao genótipo ótimo. Acontece que a seleção normalizadora também está presente nas linhagens que evoluem com rapidez. Aparentemente, a estase indica a existência de um genótipo que é capaz de se ajustar a todas as mudanças do ambiente sem necessidade de mudar o fenótipo básico. Explicar de que forma isso acontece é missão para a genética do desenvolvimento.

13. Como o darwinismo explica os dois grandes mistérios da filogenia dos animais?

O primeiro mistério é o súbito aparecimento de sessenta a oitenta diferentes tipos estruturais (planos corporais) de animais no Cambriano Inferior. O segundo é: por que não apareceram tipos novos nos 500 milhões de anos que se seguiram ao Cambriano?

Hoje sabemos que o aparecimento aparentemente súbito de novos tipos de animais é um

artefato de preservação. Antigamente, acreditava-se que todos esses tipos haviam aparecido em um intervalo de 10 a 20 milhões de anos, a partir de cerca de 544 milhões de anos atrás. O método do relógio molecular mostrou que os animais apareceram pela primeira vez há 670 milhões de anos, mas os animais que viveram entre 670 e 544 milhões de anos atrás não deixaram fósseis porque eram muito pequenos e não tinham esqueleto.

A razão pela qual não apareceram novos tipos nos 500 milhões de anos seguintes ainda não foi de todo esclarecida; entretanto, a genética molecular apresentou uma explicação plausível. Hoje em dia, o desenvolvimento é controlado com precisão por “grupos de trabalho” constituídos por genes reguladores. No Pré-Cambriano, é provável que o número de genes como esses fosse bem menor e que eles não controlassem o desenvolvimento de forma tão rígida, o que facilitava o aparecimento de novos tipos estruturais. No final do Cambriano, os genes reguladores já estavam operando como hoje e o surgimento de novos tipos estruturais se tornou difícil, se não impossível. É preciso não esquecer que as mudanças ocorridas antes do Cambriano não foram súbitas. Aconteceram, como já dissemos, em um intervalo de centenas de milhões de anos, embora não tenham ficado documentadas no registro fóssil.

14. A hipótese de Gaia é incompatível com o darwinismo?

Embora a maioria dos darwinistas não aceite a hipótese de Gaia, os proponentes mais conhecidos da mesma, como Lynn Margulis, aceitam o darwinismo sem reservas. Não existe nenhum conflito.

15. Qual é o papel das mutações na evolução?

As mutações são a principal fonte de variabilidade genética em uma população. A maioria das mutações se deve a erros no processo de replicação, ocorridos durante a meiose, que não são corrigidos pelos mecanismos de reparo. A seleção natural não favorece as mutações; a grande maioria dos genótipos disponíveis em uma população para a ação da seleção natural resulta de recombinações, e não de novas mutações.

16. A seleção de espécies é um conceito válido?

Darwin já havia observado que a introdução de plantas e animais ingleses na Nova Zelândia resultou na extinção de muitas espécies nativas. Tem sido observado com frequência em outras partes do mundo que o sucesso de uma espécie pode resultar no declínio de outra. Em casos como esses, alguns autores se referem à seleção de espécies, mas o termo não está bem empregado. Na verdade, a seleção age sobre os indivíduos das duas espécies como se pertencessem à mesma população. Assim, a “luta pela sobrevivência” é travada entre indivíduos de ambas as espécies, embora na média os indivíduos de uma delas sejam mais bem-sucedidos do que os indivíduos da outra. Trata-se, portanto, de um caso típico de seleção darwiniana dos indivíduos. O objeto da seleção jamais é a espécie como um todo. É necessário admitir, porém, que o sucesso dos indivíduos que pertencem a uma espécie pode levar ao sucesso coletivo. Nesse caso, para evitar mal-entendidos, é melhor falar em substituição de espécies (*Species turnover*) em vez de seleção de espécies.

17. A afirmação de que o objeto da seleção é geralmente o indivíduo também se aplica a organismos assexuados?

No caso dos organismos que se reproduzem de forma assexuada, o objeto da seleção é o clone como um todo, ou seja, a totalidade dos indivíduos geneticamente idênticos. Um clone é substituído pela seleção natural no momento em que seu último membro morre. Do ponto de vista da evolução, a eliminação de um clone pela seleção natural é equivalente à eliminação de um indivíduo no caso dos organismos sexuais.

18. Qual é o objeto da seleção natural?

Por que tem havido tantas discussões a respeito do objeto da seleção natural? Na época da síntese evolucionista, os geneticistas acreditavam que fosse o gene, enquanto os naturalistas sustentavam que era o indivíduo, como Darwin sempre afirmara. Quarenta anos de estudos deixaram bem claro que o gene em si não pode ser o objeto direto da seleção. Entretanto, além do indivíduo, um grupo também pode ser objeto da seleção caso seja um grupo social, se a cooperação entre os membros do grupo aumentar sua probabilidade de sobrevivência. Os gametas também estão diretamente expostos à seleção e diferentes gametas produzidos pelo mesmo indivíduo podem diferir quanto à capacidade de fecundar um óvulo.

19. Em que estágios do desenvolvimento um indivíduo é objeto da seleção?

Em todos os estágios a partir do zigoto. Alguns evolucionistas se esquecem de levar em consideração o estágio embrionário ou larval, que muitas vezes está mais sujeito à pressão seletiva do que o estágio adulto. Por outro lado, a eficácia evolutiva da seleção deixa de ter efeito sobre a evolução quando o indivíduo chega ao final da sua vida reprodutiva. Na espécie humana, por exemplo, as doenças da velhice não são diretamente afetadas pela seleção natural. Nesse caso, porém (como em outras espécies sociais), pode haver um efeito indireto, já que a presença de avós saudáveis favorece a sobrevivência dos descendentes.

20. A expressão “luta pela sobrevivência” deve ser interpretada de forma literal?

E claro que não! Como o próprio Darwin enfatizou, a expressão é apenas uma metáfora. Dizemos que as plantas na borda de um deserto lutam pela existência no sentido de que poucas sobrevivem à falta de água, enquanto a maioria sucumbe às condições climáticas. As lutas de verdade, porém, são muito raras; ocorrem apenas em algumas espécies de animais polígamos em que os machos lutam entre si, em embates territoriais, nas lutas por espaço entre organismos marinhos bentônicos e em situações semelhantes. Essa luta é mais óbvia quando envolve a competição por espaço. Nas espécies sociais, os indivíduos de categorias inferiores podem lutar por recursos com indivíduos de categorias superiores.

21. A seleção é uma força ou uma pressão?

Nas discussões sobre evolução, é frequente alguém dizer que a “pressão da seletiva” foi responsável pela perpetuação ou eliminação de certas características. Os evolucionistas retiraram essa expressão da terminologia das ciências físicas. O que isso quer dizer, naturalmente, é que as mudanças observadas foram causadas pelo sucesso ou fracasso de certos fenótipos. Neste caso, o uso de expressões como “força” e “pressão” é estritamente metafórico; na verdade, não existe nenhuma força ou pressão, no sentido em que essas palavras são usadas na física e ciências afins.

22. Onde entra o acaso (processos estocásticos) no processo de seleção natural?

O primeiro estágio do processo de seleção natural, a produção de variabilidade genética, é aleatório, a não ser pelo fato de que a natureza da mudança em um determinado locus gênico está submetida a fortes restrições. O acaso também participa do segundo estágio, o de eliminação dos indivíduos menos aptos. E é particularmente importante durante os períodos de extinção em massa, em que a sobrevivência muitas vezes depende mais da sorte do que da aptidão.

23. A seleção natural gera a perfeição?

Darwin já chamava a atenção para o fato de que a seleção natural nunca produz a perfeição, mas apenas uma melhor adaptação às condições existentes. Assim, por exemplo, os animais e plantas da Nova Zelândia estavam bem adaptados uns aos outros. Quando animais e plantas da Inglaterra foram introduzidos na Nova Zelândia, muitas das espécies nativas foram extintas, pois eram menos “perfeitas” na presença das espécies invasoras. A espécie humana foi bem-sucedida, embora ainda não tenha completado a transição da postura quadrúpede para a bípede em todas as suas estruturas.

Nesse aspecto, ainda está longe da perfeição.

24. **Como evoluiu a consciência humana?**

Esta é uma pergunta que os psicólogos adoram fazer. A resposta é simples: a partir da consciência dos animais! Não existe nenhuma justificativa para a crença generalizada de que a consciência é uma característica exclusiva dos seres humanos. Os estudiosos do comportamento animal já reuniram muitas evidências de que os animais possuem consciência. Quase todos os donos de cães já tiveram oportunidade de observar o “sentimento de culpa” que um cachorro exhibe quando, na ausência do dono, faz alguma coisa que não devia. É difícil dizer o quão “superior” deve ser um animal para possuir consciência; ela pode estar envolvida até mesmo na reação de evitação de alguns invertebrados e protozoários. O que é certo, porém, é que a consciência humana não emergiu de maneira repentina na espécie humana. É fruto de uma longa história evolutiva.

GLOSSÁRIO

Acelomado - Animal que não possui celoma. Os platelmintos são acelomados.

Adaptação - Qualquer propriedade de um organismo que, acredita-se, aumenta sua aptidão.

Alelo - Uma das formas alternativas (sequências de nucleotídeos) de um gene. Em geral, diferentes alelos de um gene produzem diferentes efeitos sobre o fenótipo.

Alopátrico (a) - Relativo a populações ou espécies que ocupam diferentes regiões geográficas, sem sobreposição.

Aloespécies -- Espécies que compõem juntas uma superespécie, mas que estão geograficamente separadas das demais aloespécies daquela superespécie.

Aloenzima - A sequência particular de aminoácidos de uma enzima produzida por um alelo de um gene que também tem outros alelos produzindo enzimas com sequências diferentes de aminoácidos.

Anagênese - A chamada evolução progressiva (“para cima”).

Anemia falciforme - Doença genética que afeta as hemácias. A homozigose para o gene da anemia falciforme resulta em morte precoce, enquanto os heterozigotos apresentam uma aptidão superior em regiões nas quais a malária é endêmica.

Anóxia - Deficiência ou ausência de oxigênio.

Antropomorfismo - Atribuição indevida de características humanas a outros organismos ou objetos.

Australopithecíneos - Hominídeos africanos remotos, que viveram entre 4,4 e dois milhões de anos atrás. Tinham o cérebro pequeno (menos de 500 cm³), eram bípedes mas ainda em grande parte, arborícolas; não usavam ferramentas de pedra.

Bauplan (plano corporal) - Tipo estrutural, como o de um vertebrado ou do artrópode.

Biota - O conjunto de fauna e flora de uma região.

Brotamento - Formação de um novo ramo lateral de uma linhagem filética por especiação e subsequente entrada da espécie e seus descendentes em um novo nicho ou zona adaptativa, resultando na formação de um táxon superior, distinto dos previamente existentes.

Categoria - Uma categoria taxonômica designa a posição de um táxon em uma hierarquia de níveis; uma classe cujos membros são todos colocados na mesma posição.

Causação próxima (causas próximas) - Causação em decorrência de fatores biológicos, químicos ou físicos ativos **no** momento atual.

Cinodontes - Um grupo extinto de répteis, ancestrais dos mamíferos.

Ciado - Trecho de uma árvore filogenética entre dois pontos de ramificação ou entre um ponto de ramificação e o final do ramo.

Cladogênese - O componente de ramificação (divergência) da evolução.

Cline - Variação gradual de um caráter em uma espécie. Em geral, acompanha as variações de um gradiente climático ou ambiental.

Clivagem - Uma de uma série de divisões mitóticas do óvulo fecundado (zigoto) que dá origem aos primeiros tecidos embrionários.

Clone - Indivíduo geneticamente idêntico produzido por qualquer processo de reprodução assexuada (uniparental). O termo também se aplica a gêmeos monozigóticos.

Códon - Um trio de nucleotídeos no programa genético (genoma), designando um aminoácido particular.

Coevolução - Evolução paralela de dois tipos de organismos interdependentes, como as plantas floríferas e seus polinizadores, ou na qual pelo menos um deles depende do outro, como um predador de uma presa, ou um parasita de seu hospedeiro. Qualquer mudança sofrida por uma das espécies envolvidas resulta em uma resposta adaptativa da outra espécie.

Contingência - Uma ocorrência imprevisível.

Convergência - Semelhança fenotípica entre dois táxons que é adquirida de forma independente e não é produzida por um genótipo herdado de um ancestral comum.

Criacionismo - Crença na verdade literal da Criação, conforme registrada no Gênesis.

Cromossomos - Elementos estruturais, em geral de forma cilíndrica, encontrados no núcleo celular, que contêm a maior parte do material hereditário (os genes). Os cromossomos são compostos de DNA e proteínas.

Crossing over - O intercâmbio de segmentos correspondentes entre os cromossomos maternos e paternos. Ocorre quando os cromossomos homólogos maternos e paternos são pareados durante o estágio da prófase da primeira divisão meiótica.

Daphnia - Crustáceo planctônico da ordem Cladocera.

Darwinismo - Conceitos e teorias propostos por Darwin e nos quais seus seguidores baseiam a explicação da evolução.

Darwinismo social - Uma teoria política que postula que o egoísmo impiedoso é a política mais bem-sucedida.

Deme - Uma população local de indivíduos potencialmente capazes de intercruzamento.

Deriva continental - O movimento dos continentes no tempo geológico em decorrência da deriva das placas do manto da Terra causada pela tectônica de placas.

Dendrograma - Um diagrama na forma de uma árvore cheia de ramos, concebido para indicar os graus de relacionamento entre os táxons.

Derivação gênica - Ocorrência de mudanças na frequência gênica em decorrência não da seleção, mas do acaso. Ocorre especialmente em pequenas populações.

Descontinuidade fenética - Descontinuidade (hiato) no espectro de variação dos fenótipos em uma população.

Descontinuidade táxica - Descontinuidade (hiato) no espectro de variação entre táxons aparentados, como as espécies de um mesmo gênero ou os gêneros de uma mesma família.

Diploide - Diz-se da célula que possui dois conjuntos de cromossomos, um derivado da mãe e outro, do pai.

Dispersão - Movimento de indivíduos para longe do seu local de nascimento; em um sentido mais amplo, o espalhamento dos indivíduos de uma espécie para longe da região ocupada por essa espécie até então.

Efeito Baldwin - Seleção de genes que reforçam a base genética de uma variante do fenótipo.

Eliminação não aleatória - A eliminação dos indivíduos menos aptos de uma população durante o processo da assim chamada seleção natural.

Elo perdido — Fóssil que preenche uma lacuna entre dois grupos de organismos, um ancestral e outro derivado deste. Um exemplo é o *Archaeopteryx*, que representa um elo perdido entre os répteis e as aves.

Entropia - Degradação da matéria e energia no universo até chegar a um estado derradeiro de uniformidade inerte. A entropia pode ser alcançada apenas em sistemas fechados.

Epistasia - Interações entre dois ou mais genes.

Equilíbrios pontuados - Alternância entre fases de mudança evolutiva extremamente rápidas e fases lentas, em consequência da evolução especiacional, na evolução de uma linhagem filética.

Erro de replicação - Fracasso de um gene em se replicar com precisão durante a mitose ou meiose, resultando em uma mutação.

Especiação alopátrica - Origem de uma nova espécie através da aquisição de mecanismos de isolamento por parte uma população geograficamente isolada da espécie parental.

Especiação vicariante - Origem de uma nova espécie a partir da divisão da espécie parental devido a uma barreira geográfica, de vegetação ou alguma outra barreira extrínseca.

Especiação peripátrica - Origem de uma nova espécie através da modificação das populações fundadoras periféricas. Ver *brotamento*.

Especiação simpátrica - Especiação sem isolamento geográfico; a origem de um novo conjunto de mecanismos de isolamento dentro de um deme.

Espécie biológica - Grupos de populações naturais que se entrecruzam de fato ou potencialmente e são isoladas reprodutivamente de outros grupos.

Espécie, conceito de - O significado ou definição biológica da palavra “espécie”; os critérios com base nos quais um táxon espécie é delimitado.

Espécie, conceito tipológico de - O reconhecimento de uma espécie com base no grau de diferença fenotípica.

Espécie, táxon - Um táxon qualificado como uma espécie de acordo com o conceito de espécie atualmente aceito.

Essencialismo - Crença de que a natureza da variação pode ser reduzida a um número limitado de classes básicas, as quais representariam tipos constantes e bem delimitados; pensamento tipológico.

Estase - Período na história de um táxon durante o qual a evolução parece ter ficado em suspensão.

Evento de Alvarez - Choque de um asteroide com a Terra bem no final do Cretáceo, há 65 milhões de anos, que causou a extinção em massa dos dinossauros e de outros animais e plantas, conforme postulado pelo físico Walter Alvarez.

Evolução - Processo gradual, por meio do qual o mundo orgânico vai se desenvolvendo desde a origem da vida.

Evolução em mosaico - Tipo de evolução em que as modificações sofridas por diferentes estruturas, órgãos ou outros componentes do fenótipo ocorrem com velocidades variadas.

Evolução especiacional - Evolução acelerada na direção do status de espécie em uma população fundadora ou relicto, por vezes levando ao surgimento de um novo táxon superior.

Evolução filética - Mudança evolutiva de uma linhagem filética na dimensão temporal.

Extinção de fundo - A extinção permanente, presente em todos os períodos geológicos, de determinadas espécies individuais.

Extinção em massa - Extermínio de uma grande porcentagem da biota planetária em decorrência de um evento climático, geológico, cósmico ou algum outro evento ambiental.

Fauna - Conjunto de espécies animais que vivem em uma certa região geográfica num determinado momento.

- Fecundação** - Fusão dos gametas masculino (espermatozóide) e feminino (óvulo), resultando na união de um conjunto haplóide de cromossomos maternos com um conjunto haplóide de cromossomos paternos no zigoto recém-formado, que assim se torna diploide.
- Fenótipo** - Conjunto de todas as características observáveis de um indivíduo desenvolvido ou em desenvolvimento, incluindo as anatômicas, fisiológicas, bioquímicas e comportamentais. O fenótipo é o resultado da interação do genótipo com o ambiente.
- Filogenia** - Linhas inferidas de ascendência de um grupo de organismos, incluindo a reconstrução do ancestral comum e a quantidade de divergência entre os diversos ramos.
- Filopatria** - O impulso (tendência) de um indivíduo a retornar a (ou permanecer na) sua área de origem (local de nascimento ou outra área adotada).
- Finalismo** - Crença em uma tendência intrínseca do mundo natural em direção a alguma meta ou propósito preestabelecido, como o de atingir a perfeição. Veja *teleologia*.
- Flora** - As espécies de plantas que vivem em determinada região geográfica em um dado momento.
- Fluxo gênico** - Movimento dos genes de uma espécie de uma população para outra.
- Fóssil vivo** - Espécie atual que sobreviveu depois que todos os seus parentes se extinguiram mais de 100-50 milhões de anos atrás.
- Gameta** - Célula reprodutiva masculina ou feminina; espermatozóide ou óvulo.
- Gene** - Unidade genética (conjunto de pares de bases) situada em um locus específico de um cromossomo.
- Gene recessivo** — Gene que não é capaz de expressar seus efeitos quando presente no estado heterozigoto (em dose única). Precisa estar no estado homozigoto (dose dupla) para expressar seu efeito.
- Genes ortólogos** - Genes em diferentes espécies cujas sequências de nucleotídeos são suficientemente semelhantes para indicar que eles derivam de um ancestral comum.
- Genótipo** - O conjunto de genes de um indivíduo.
- Geração espontânea** - Antiga concepção atualmente refutada segundo a qual organismos complexos poderiam ser produzidos espontaneamente a partir de matéria inanimada.
- Haploide** - Diz-se da célula que possui um conjunto único de cromossomos, como os gametas.
- Heliocentrismo** - Teoria de que o Sol está no centro do sistema solar e todos os planetas giram em torno dele.
- Herança ligada ao sexo** - O tipo de herança genética ligada a um gene localizado no cromossomo X ou no cromossomo Y.
- Heterozigoto** - Diz-se do indivíduo que possui dois alelos diferentes de um determinado gene em um par de cromossomos homólogos.
- Hipótese de Gaia** - Hipótese segundo a qual as interações - particularmente as químicas - dos mundos orgânico e inorgânico (incluindo a atmosfera) da Terra são reguladas por um programa de controle, chamado Gaia.
- Homeostase genética** - Capacidade de um genótipo compensar as influências perturbadoras do ambiente.
- Homólogo** - Refere-se a estrutura, comportamento ou qualquer outro tipo de caráter comum a dois táxons e que deriva de uma mesma característica - ou a esta equivalente - de seu ancestral comum.
- Homoplasia** - Similaridade de caracteres em dois táxons devido a esses dois caracteres derivarem

do ancestral comum mais próximo. Veja *paralelofilia e convergência*.

Homozigoto - Diz-se do indivíduo que possui dois alelos idênticos de um determinado gene em um par de cromossomos homólogos.

Infusórios - Termo obsoleto usado para designar pequenos organismos aquáticos (principalmente protozoários, crustáceos, rotíferos e algas unicelulares).

Lineano - Relativo ao naturalista sueco Carolus Linnaeus, ou Lineu (1707-1778), que inventou o sistema de classificação binomial.

Linha de Wallace - Na biogeografia, diz-se da linha no arquipélago indo-malaio que indica a extremidade oriental da plataforma continental das Grandes Ilhas Sonda, funcionando como limite oriental da distribuição geográfica da maior parte da fauna terrestre asiática, principalmente a de mamíferos.

Linhagem filética - Um dos ramos da árvore filogenética; todos os descendentes lineares de uma espécie ancestral.

Lócus - A posição de um determinado gene em um cromossomo.

Macroevolução - Evolução acima do nível de espécie; evolução dos táxons superiores e a produção de novidades evolutivas, como novas estruturas.

Mecanismos de isolamento - Propriedades genéticas (incluindo as comportamentais) que impedem que populações de espécies diferentes se entrecruzem nas áreas onde as espécies em questão coexistem.

Meiose - Uma forma especial de divisão nuclear que ocorre durante a formação dos gametas (espermatozoides e óvulos) em organismos de reprodução sexuada. O *Crossing over* e a divisão reducional dos cromossomos ocorrem durante a meiose.

Método da coalescência - Método baseado no relógio molecular para inferir em que época dois dados táxons aparentados começaram a divergir da linhagem de seu ancestral comum.

Microevolução - Evolução no nível da espécie ou abaixo.

Mimetismo batesiano - Semelhança de uma espécie palatável com uma espécie impalatável ou tóxica.

Mimetismo mülleriano - Semelhança de uma espécie impalatável ou tóxica com outra igualmente impalatável.

Mitose - Forma de divisão celular na qual cada cromossomo se “divide” no sentido de seu comprimento, cada célula recebendo um cromossomo filho. A mitose é a divisão típica das células somáticas.

Mutação - Qualquer alteração herdável do material genético, mais comumente um erro de replicação durante a divisão celular, resultando na substituição de um alelo por outro diferente. Além dessas mutações nos genes também há mutações cromossômicas, i.e., mudanças cromossômicas de maior porte, incluindo a poliploidia.

Mutação somática - A ocorrência de uma mutação em uma célula somática.

Necessidade - A força inevitável das circunstâncias.

Nicho - Uma constelação de propriedades do ambiente que o tornam apropriado à ocupação por uma espécie.

Organizador - Tecido capaz de induzir um tipo específico de desenvolvimento em outros tecidos indiferenciados.

Ortogênese - Hipótese refutada segundo a qual haveria tendências retilíneas da evolução em

decorrência de um princípio finalístico intrínseco.

Papel ecológico - A contribuição de uma determinada característica de um organismo à sobrevivência deste.

Pan-mítico(a) - Relativo a populações e espécies cuja capacidade de dispersão é tão grande que resulta em um intercruzamento completo das populações em todas as partes de sua área de distribuição.

Paralelofilia - Ocorrência múltipla independente do mesmo caráter em diferentes espécies derivadas do ancestral comum mais próximo que possui a disposição genética para aquele caráter, mas não o manifesta em seu fenótipo.

Parapátrico - Relativo a populações ou espécies que vivem em regiões contíguas, mas que não se superpõem.

Placa - Um pedaço da crosta terrestre que se move devido à tectônica de placas.

Pleiotrópico - Refere-se a como um gene pode afetar vários aspectos do fenótipo.

Polifilia - Derivação de um táxon a partir de duas ou mais fontes ancestrais.

Poligênica, herança - Herança de um traço (a altura, por exemplo) governado por vários genes (poligenes ou fatores múltiplos). Seu efeito é cumulativo.

Polimorfismo - Ocorrência simultânea, em uma população, de vários alelos diferentes ou fenótipos descontínuos, onde até mesmo o tipo mais raro tem a frequência mais alta do que aquela que poderia ser mantida através de mutações recorrentes.

Polimorfismo balanceado - Condição na qual dois diferentes alelos coexistentes na mesma população produzem um heterozigoto cuja aptidão é maior do que qualquer dos dois homozigotos possíveis.

População fundadora - População gerada a partir dos descendentes de uma única fêmea fecundada (ou de uns poucos indivíduos coespecíficos) fora da região normalmente ocupada por uma espécie.

Pré-adaptado(a) - Relativo a um caráter capaz de adotar uma nova função ou papel ecológico sem implicar perda de aptidão; a posse das propriedades requeridas para permitir uma mudança para um novo nicho ou hábitat, sem que isso interfira nas funções originais.

Primórdio - Na biologia do desenvolvimento, tendência de um tecido para dar origem a determinado órgão ou estrutura.

Princípio da exclusão competitiva - Princípio segundo o qual duas espécies não podem existir na mesma região se apresentarem demandas ecológicas idênticas.

Programa adaptacionista - Investigação do possível valor adaptativo de uma estrutura ou de outro atributo de um táxon.

Programa genético - As informações contidas no DNA de um organismo.

Programa somático - No desenvolvimento de um organismo, são as informações contidas em tecidos vizinhos que podem influenciar ou controlar o desenvolvimento de um tecido ou estrutura embrionária.

Protistas - Nome coletivo atribuído a uma ampla variedade de eucariontes unicelulares.

Radiação adaptativa - Divergência evolutiva dos membros de uma única linhagem filética em diferentes nichos ou zonas adaptativas.

Recapitulação - Aparecimento, em um indivíduo larvar ou imaturo de uma espécie, de uma estrutura que se assemelha a alguma estrutura presente nos adultos de uma espécie ancestral; a

recapitulação é interpretada como uma evidência da origem a partir daquele ancestral.

Recombinação - Um rearranjo dos genes em um novo zigoto como resultado do *Crossing over* e da redistribuição dos cromossomos durante a meiose. Um novo conjunto de genótipos é assim produzido a cada geração.

Reduccionismo - A crença de que os níveis mais altos de integração de um sistema complexo podem ser totalmente explicados através do conhecimento dos menores componentes.

Relógio molecular - Regularidade semelhante à de um relógio, observada nas mudanças de uma molécula (gene) de um genótipo inteiro ao longo do tempo geológico.

Revolução científica - Período dos séculos XVI e XVII em que cientistas como Galileu e Newton estabeleceram os fundamentos da ciência moderna.

Saltacionismo - A crença de que a mudança evolutiva é o resultado do surgimento súbito de um novo tipo de indivíduo que se torna o progenitor de um novo tipo de organismo.

Salto - Evento súbito que resulta em uma descontinuidade (hiato), como no caso da produção repentina de uma nova espécie ou táxon superior.

Scala naturae - Arranjo linear de todas as formas de vida, da mais primitiva - quase inanimada - até a mais perfeita; a “Grande Cadeia do Ser”.

Seleção de grupo, teoria da - Teoria segundo a qual um grupo social pode ser objeto da seleção natural se as interações cooperativas entre os membros do grupo aumentarem a aptidão do grupo como um todo.

Seleção de parentesco - Vantagem seletiva conferida por interações altruístas de indivíduos que compartilham parte do mesmo genótipo, como é o caso de irmãos.

Seleção natural - Processo através do qual a cada geração os indivíduos menos aptos de uma população são eliminados.

Seleção normalizadora (estabilizadora) - Eliminação, via seleção, de todos os variantes que se afastam do espectro normal de variação de uma população.

Seleção sexual - Seleção com base em atributos que aumentam o sucesso reprodutivo.

Simbiose - A interação, em geral mutuamente benéfica, entre indivíduos de duas espécies diferentes.

Simpátrico - Relativo a espécies cujas áreas de ocupação se sobrepõem; espécies que coexistem na mesma região.

Síntese evolucionista - A aquisição de um consenso entre escolas evolucionistas até então divergentes, como os geneticistas experimentais, os naturalistas e os paleontólogos, ocorrida particularmente no período de 1937 a 1947. A unificação de vários campos da biologia evolutiva, tais como os que estudam a anagênese e os que estudam a cladogênese.

Táxon - Grupo monofilético de organismos (ou táxons inferiores) que podem ser reconhecidos por compartilhar um conjunto definido de caracteres.

Tectônica de placas - Teoria segundo a qual a crosta terrestre consiste em placas móveis que podem se unir ou separar em diferentes períodos geológicos.

Teleologia - Estudo das causas finais; a crença na existência de forças direcionadoras.

Therapsida (terapsídeos) - Uma ordem dos répteis fósseis sinapsídeos que deu origem aos mamíferos.

Tipologista - Pessoa que não atribui importância à variação e considera os membros de uma população como réplicas do tipo; um essencialista.

Transformacionismo - As teorias refutadas que atribuíam a evolução a uma mudança da essência da

espécie causada pela herança de caracteres adquiridos, por uma influência direta do ambiente ou por causas finais.

Transmutacionismo - A teoria que sustenta que a mudança evolutiva é causada por novas mutações, ou saltos, produzindo instantaneamente uma nova espécie. Veja *saltacionismo*.

Uniformitarismo - Teoria de alguns geólogos pré-darwinianos, em particular Charles Lyell, que acreditavam que todas as mudanças na história da Terra eram graduais e não em decorrência de saltos. Por serem graduais, essas mudanças não poderiam ser consideradas atos especiais de Criação.

Vestigial, caractere - Uma característica desconstruída, não funcional, que já foi plenamente funcional em um ancestral da espécie que a possui atualmente, como são os casos dos olhos nos animais cavernícolas e do apêndice nos humanos.

Zigoto - Óvulo fertilizado; o indivíduo que resulta da união de dois gametas e seus núcleos.

BIBLIOGRAFIA

- Alters, B. J. e S. M. Alters. 2001. *Defending Evolution in the Classroom*. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnold, Michael L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Avery, O. T., C. M. MacLeod e M. McCarthy. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. I. Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *Journal of Experimental Medicine* 79: 137-158.
- Avisé, John. 2000. *Phylogeography*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Baer, K. E. von. 1828. *Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Königsberg: Bornträger.
- Bartolomeus, T. 1997/1998. Chaetogenesis in polychaetous Annelida. *Zoology* 100: 348-364.
- Bates, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. *Trans. Linn. Soc. London* 23: 495-566.
- Bekoff, M. 2000. Animal emotions: Exploring passionate natures. *Bioscience* 50: 861-870.
- Bell, G. 1996. *Selection. The Mechanisms of Evolution*. Nova York: Chapman and Hall.
- Berra, Tim M. 1990. *Evolution and the Myth of Creationism*. Stanford: Stanford University Press.
- Bock, G. R. e G. Cardew (eds.). 1999. *Homology. Novartis Symposium*. Nova York: John Wiley & Sons.
- Bodmer, W e R. McKie. 1995. *The Book of Man: The Quest to Discover Our Genetic Heritage*. Londres: Abacus.
- Bonner, J. T. 1998. *The origins of multicellularity*. Integrative Biology, pp. 27-36.
- Bowler, Peter J. 1996. *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brack, André (ed.). 1999. *The Molecular Origins of Life: Assembling Pieces of the Puzzle*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brandon, R. N. 1995. *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bush, G. L. 1994. Sympatric spéciation in animals. *TREE* 9: 285-288.
- Butler, A. B. e W. M. Saidel. 2000. Defining sameness: Historical, biological, and generative homology. *Bioessays* 22: 846-853.
- Cain, A. J. e P. M. Sheppard. 1954. Natural selection in *Capaea*. *Genetics* 39: 89-116.
- Campbell, Neil A. et al. 1999. *Biology*, 5ª ed. Menlo Park, Calif.: Benjamin Cummings.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Chatterjee, Sankar. 1997. *The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Cheetham, A. H. 1987. Tempo of evolution in a neogene bryozoan. *Paleobiology* 13: 286-296.
- Corliss, J. O. 1998. Classification of protozoa and protists: The current status. Em G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleight e A. Warren (eds.), *Evolutionary Relationships Among Protozoa*, pp.

409-447. Londres: Chapman and Hall.

Cracraft, Joel. 1984. The terminology of allopatric speciation. *Syst. Zool.* 33: 115-116.

Cronin, H. 1991. *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.

Cuvier, G. 1812. *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*. 4 vols. Paris: Déterville.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. Londres: John Murray.

. 1871. *The Descent of Man*. Londres: John Murray.

Dawkins, Richard. 1982. *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*. Oxford: Freeman.

. 1986. *The Blind Watchmaker*. Nova York: W W Norton.

. 1995. *River Out of Eden: A Darwinian View of Life*. Nova York: Basic Books.

. 1996. *Climbing Mount Improbable*. Nova York: W W Norton.

de Waal, Frans. 1997. *Good Natured: The Origins of Right and Wrong in Human and Other Animals*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Dobzhansky, R. e O. Pavlovsky. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11: 311-319.

Ehrlich, E 2000. *Human Natures*. Washington, D.C.: Island Press.

Ehrlich, P. e D. H. Raven. 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

Eldredge, N. e S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. Em T. J. M. Schopf e J. M. Thomas (eds.), *Models in Paleobiology*, pp. 82-115. San Francisco: Freeman, Cooper.

Endler, John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.

Erwin, D., J. Valentine e D. Jabionski. 1997. The origin of animal body plans. *American Scientist* 85: 126-137.

Fauchald, K. e G. W. Rouse. 1997. Polychaete systematics: Past and Present. *Zool. Scripte*. 26: 71-138.

Feduccia, Alan. 1999. *The Origin and Evolution of Birds*, 2- ed. New Haven: Yale University Press.

Freeman, Scott e John C. Herron. 2000. *Evolutionary Analysis*. Nova York: Prentice Hall.

Futuyma, Douglas J. 1983. *Science on Trial. The Case for Evolution*. Nova York: Pantheon Books.

. 1998. *Evolutionary Biology*, 3- ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Gehring, W J. 1999. *Master Control Genes in Development and Evolution*. New Haven: Yale University Press.

Geoffroy St. Hilaire, Etienne. 1822. *La Loi de Balancement*. Paris.

Gesteland, R., T. Cech e J. Atkins. 1999. *The RNA World*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Ghiselin, Michael T. 1996. Charles Darwin, Fritz Müller, Anton Dohrn, and the origins of evolutionary physiological anatomy. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 27: 49-58.

Giribet, G., D. L. Distel, M. Polz, W. Sterner e W C. Wheeler. 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha. *Syst. Biol.* 49: 539-562.

Givnish, T. J. e K. J. Sytsma (eds.). 1997. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge:

Cambridge University Press.

Goldschmidt, R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale University Press.

Gould, S. J. 1977. The return of hopeful monsters. *Natural History* 86 (junho/julho): 22-30.

. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Nova York: W W Norton.

Gould, S. J. e R. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series R* 205: 581-598.

Gram, D. e W. H. Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2- ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Grant, Verne. 1963. *The Origin of Adaptations*. Nova York: Columbia University Press.

. 1981. *Plant Spéciation*, 2- ed. Nova York: Columbia University Press.

. 1985. *The Evolutionary Process*. Nova York: Columbia University Press.

Graur, Dan, e Wen-Hsiung Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2- ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Gray, Asa. 1963 [1876]. *Darwiniana* (nova edição, A.H. Dupree, ed.), pp. 181-186. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Griffin, Donald R. 1981. *The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience*, ed. rev. Los Altos, Calif.: Kaufmann.

. 1984. *Animal Thinking*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

. 1992. *Animal Minds*. Chicago: University of Chicago Press.

Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlim: Georg Reimer.

Haldane, J. B. S. 1929. The origin of life. *Rationalist Ann.*, p. 3.

. 1932. *The Causes of Evolution*. Nova York: Longman, Green.

Hall, B. K. 1998. *Evolutionary Developmental Biology*, 2- ed. Norwell, Mass.: Kluwer Academic Publishers.

. 2001. *Phylogenetic Trees Made Easy*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

Hamilton, W. D. 1964. The genetic evolution of social behavior. *J. Theoretical Biology* 7: 1-52.

Hard, Daniel L. e Elizabeth W. Jones. 1999. *Essential Genetics*, 2- ed. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Hatfield, T. e D. Schlüter. 1999. Ecological spéciation in sticklebacks: Environment dependent fitness. *Evolution* 53: 866-879.

Hines, P. e E. Culotta. 1998. The evolution of sex. *Science* 281: 1.9792.008.

Hopson, J. A. e H. R. Barghusen. 1986. An analysis of therapsid relationships. Em N. Hotton III et al. (eds.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, pp. 83-106. Washington-Londres: Smithsonian Institution Press.

Howard, D. J. e S. H. Berlocher (eds.). 1998. *Endless Forms: Species a?td Spéciation*. Nova York: Oxford University Press.

Huxley, T. H. 1863. *Evidence as to Man's Place in Nature*.

. 1868. On the animals which are most closely intermediate between the birds and the reptiles. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2: 66-75.

- Jacob, F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196: 1.161-1.166.
- Kay, Lily E. 2000. *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*. Stanford: Stanford University Press.
- Keller, E. F. e E. A. Lloyd. 1992. *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Keller, L. (ed.). 1999. *Levels of Selection in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Kimura, Motoo, 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kirschner, M. e J. Gerhart. 1998. Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 8.420-8.427.
- Kitcher, Philip. 1982. Abusing Science. *The Case Against Creationism*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Lack, David. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lamarck, Jean-Baptiste. 1809. *Philosophie Zoologique*. Paris.
- Lawrence, P. A. 1992. *The Making of a Fly*. Londres: Blackwell.
- Li, W H. 1997. *Molecular Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Lovejoy, A. B. 1936. *The Great Chain of Being*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Magurran, Ann E. e Robert M. May (eds.). 1999. *Evolution of Biological Diversity*. Oxford/Nova York: Oxford University Press.
- Margulis, L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.
- . 1996. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya. Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 1.071-1.076.
- Margulis, Lynn, e Rene Fester (eds.). 1991. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Margulis, L. e K. V Schwartz. 1998. *Five Kingdoms*, 3- ed. Nova York: W. H. Freeman.
- Margulis, Lynn, Dorion Sagan e Lewis Thomas. 1997. *Microcosmos: Four Billion Years of Evolution from Our Microbial Ancestors*. Berkeley: University of California Press.
- Margulis, Lynn, Michael F. Dolan e Ricardo Guerrero. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amito- chondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 6.954-6.959.
- Marshall, Charles e J. W Schopf (eds.). 1996. *Evolution and the Molecular Revolution*. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Martin, W. e M. Muller. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Masson, V J. e Susan McCarthy. 1995. *When Elephants Weep: The Emotional Lives of Animals*. Nova York: Delacorte Press.
- May, R. 1990. How many species? *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 330: 293-301; (1994) 345: 13-20.
- . 1998. The dimensions of life on earth. Em *Nature and Human Society*. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- . 1989. *Evolutionary Genetics*. Oxford: Oxford University Press.

- Maynard Smith, J. e E. Szathmary. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Freeman/Spektrum.
- Mayr, Ernst. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Nova York: Columbia University Press.
- . 1944. Wallace's line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology* 19: 1-14.
- . 1954. Change of genetic environment and evolution. Em J. Huxley, A. C. Hardy e E. B. Ford (eds.). *Evolution as a Process*, pp. 157-180. Londres: Allen and Unwin.
- . 1959. Darwin and the evolutionary theory in biology. Em *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal*, pp. 1-10. Washington, D.C.: Anthropological Society of America.
- . 1960. The emergence of evolutionary novelties. Em Sol Tax (ed.). *Evolution after Darwin. I. The Evolution of Life*, pp. 349-380. Chicago: University of Chicago Press.
- . 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- . 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Nova York: McGrawHill.
- . 1974. Behavior programs and evolutionary strategies. *American Scientist* 62: 650-659.
- . 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- . 1983. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist* 121: 324-334.
- . 1986. The philosopher and the biologist. Resenha de *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*, de Elliot Sober (MIT Press, 1984). *Paleobiology* 12: 233-239.
- . 1991. *Principles of Systematic Zoology*, ed. rev. com Peter Ashlock. Nova York: McGraw-Hill.
- . 1992. Darwin's principle of divergence. *Hist. Biol.* 25: 343-359.
- . 1994. Recapitulation reinterpreted: The somatic program. *Onart. Rev. Biol.* 64: 223-232.
- . 1997. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 2.091-2.094.
- Mayr, Ernst e J. Diamond. 2001. *The Birds of Northern Melanesia*. Nova York: Oxford University Press.
- Mayr, Ernst e W. Provine (eds.). 1980. *The Evolutionary Synthesis* (2- ed. com novo prefácio publicada em 1999). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- McHugh, D. 1997. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 8.006-8.009.
- Michod, Richard E. e Bruce R. Levin. 1988. *The Evolution of Sex*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Midgley, M. 1994. *The Ethical Primate*. Londres: Routledge.
- Milkman, R. 1982. *Perspectives on Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Montagu, Ashley (ed.). 1983. *Science and Creationism*. Nova York: Oxford University Press.
- Moore, J. A. 2001. *From Genesis to Genetics*. Berkeley: University of California Press.
- Morgan, T. H. 1910. Chromosomes and heredity. *American Naturalist* 44: 449-496.

- Morris, S. Conway. 2000. The Cambrian "explosion": Slow fuse or megatonnage? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 4.4264.429.
- Müller, Fritz. 1864. *Für Darwin*. Em A. Möller (ed.). *Fritz Müller, Werke, Briefe, und Leben*. Jena: Gustav Fischer.
- Nevo, Eviatar. 1995. Evolution and extinction. Em *W. A. Nierenberg* (ed.). *Encyclopedia of Environmental Biology*, vol. 1, pp. 717-745. San Diego, Calif.: Academic Press.
- . 1999. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression, and Global Convergence*. Nova York: Oxford University Press.
- Newell, Norman D. 1982. *Creation and Evolution: Myth or Reality*. Nova York: Columbia University Press.
- Nitecki, Matthew H. (ed.). 1984. *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press.
- . 1988. *Evolutionary Progress*. Chicago: University of Chicago Press.
- Oparin, A. I. 1938. *The Origin of Life*. Nova York: Macmillan.
- Page, R. D. M. e E. C. Holmes. 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Oxford: Blackwell Science.
- Paley, William. 1802. *Natural Theology: On Evidences of the Existence and the Attributes of the Deity*. Londres: R. Fauldner.
- Paterson, Hugh E.H. 1985. The recognition concept of species. Em E.S. Verba (ed.), *Species and Speciation*, Transvaal Museum Monograph n- 4, pp. 21-29. Pretoria, Africa do Sul: Transvaal Museum.
- Peacocke, A. R. 1979. *Creation and the World of Science*. Oxford: Clarendon Press.
- Pickford, M. e B. Senut. 2001. *Comptes Rend. Acad. Sci.*
- Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life. Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ray, John. 1691. *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creator*.
- Rensch, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Enke.
- Rice, W R. 1987. Speciation via habitat specialization: The evolution of reproductive isolation as correlated character. *Evolution and Ecology* 1: 301-314.
- Ridley, Mark. 1996. *Evolution*, 2- ed. Cambridge, Mass.: Blackwell Science.
- Rieseberg, Loren H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359-389.
- Ristan, Carolyn A. (ed.). 1991. *Cognitive Ethology: The Minds of Other Animals*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Rizzotti, M. 1996. *Defining Life*. Padova: University of Padova.
- . 2000. *Early Evolution: From the Appearance of the First Cell to the First Modern Organisms*. Boston: Birkhauser.
- Rose, Michael R. e G. V. Lander (eds.). 1996. *Adaptation*. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Ruber, L., E. Verheyen e Axel Meyer. 1999. Replicated evolution of trophic especializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 10.23010.235.
- Ruse, Michael. 1982. *Darwinism Defended*. Reading, Mass.: Addison & Wesley.
- . 1998 [1986], *Taking Darwin Seriously*. Amherst, N. Y.: Prometheus Books.
- Sagan, Dorion e Lynn Margulis. 2001. Origin of eukaryotes. Em S. A. Levin (ed.), *Encyclopedia of*

Biodiversity, vol. 2, pp. 623-633. San Diego, Calif.: Academic Press.

Sanderson, Michael e Larry Hufford (eds.). 1996. *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution*. San Diego, Calif.: Academic Press.

Sapp, J. 1994. *Evolution by Association: A History of Symbiosis*. Nova York/Oxford: Oxford University Press.

Schindewolf, H. O. 1950. *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart: Schwizerbart.

Schopf, J. W 1999. *Cradle of Life*. Princeton: Princeton University Press.

Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. Nova York: Columbia University Press.

Singh, R. S. e C. B. Kimbas (eds.). 2000. *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*. Cambridge/Nova York: Cambridge University Press.

Sober, E. e D. S. Wilson. 1998. *Unto Others*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Stanley, Steven M. 1998. *Children of the Ice Age: How a Global Catastrophe Allowed Humans to Evolve*. Nova York: W. H. Freeman.

Starr, Cecie e Ralph Taggart. 1992. *Diversity of Life*. Pacific Grove, Calif.: Brooks/Cole.

Stewart, W N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*, Cambridge: Cambridge University Press.

Strait, D. S. e B. A. Wood. 1999. Early hominid biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 9.196-9.200.

Strickberger, Monroe W 1985. *Genetics*, 3- ed. Nova York: Prentice Hall.

. 1996. *Evolution*, 2- ed. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.

Sussmen, Robert, 1997. *Biological Basis of Human Behavior*. Nova York: Simon and Schuster Custom Publishing.

Tattersall, Í. e J. H. Schwartz. 2000. *Extinct Humans*. Nova York: Westview Press.

Taylor, T. e E. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Nova York: Prentice Hall.

Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.

Vanosi, S. M. e D. Schlüter. 1999. Sexual selection against hybrids between sympatric stickleback species. Evidence from a field experiment. *Evolution* 53: 874-879.

Vernadsky, Vladimir I. 1926 [1998]. *Biosfera [The Biosphere]*, Prefácio de Lynn Margulis et al.; introdução de Jacques Grinevald; tradução de David B. Langmuir; revisto e comentado por Mark A. S. McMenamin. Nova York: Copernicus.

Wake, D. B. 1997. Incipient species formation in salamanders of the *Ensatina* complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 7.761-7.767.

Wakeford, T. 2001. *Liaisons of Life: How the Unassuming Microbe Has Driven Evolution*. Nova York: John Wiley & Sons.

Watson, James D. e F. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acid. *Nature* 171: 737-738.

West-Eberhard, W. J. 1992. Adaptation. Current usages. Em E. F. Keller e E. A. Lloyd (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*, pp. 13-18. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.

Westoll, T. Stanley. 1949. On the evolution of the Dipnoi. Em Glenn L. Jepsen, Ernst Mayr e George Gaylord Simpson (eds.). *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

Wheeler, Quentin D. e Rudolf Meier (eds.). 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. Nova York: Columbia University Press.

Willis, J. C. 1940. *The Course of Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Wills, C. e Jeffrey Bada. 2000. *The Spark of Life*. Boulder: Perseus Books.
- Wilson, James Q. 1993. *The Moral Sense*. Nova York: The Free Press.
- Wolf, J. B., E. D. Bradie e M. J. Wade. 2000. *Epistasis atid the Evolutionary Process*. Nova York: Oxford University Press.
- Wrangham, Richard W 2001. Out of the pan and into the fire: From ape to human. Em F. de Waal (ed.). *Tree of Origins*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wright, R. 1994. *The Moral Animal: Evolutionary Psychology and Everyday Life*. Nova York: Pantheon Books.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97159.
- Young, Willard. 1985. *Fallacies of Creationism*. Calgary, Alberta, Canadá: Detreliq Enterprises.
- Zahavi, Amotz. 1997. *The Handicap Principle: A Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Nova York/Oxford: Oxford University Press.
- Zimmer, Carl. 1998. *At the Water's Edge: Macroevolution and the Transformation of Life*. Nova York: Free Press.
- Zubbay, G. 2000. *Origins of Life on Earth and in the Cosmos*. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Zuckerandl, E. e L. Pauling. 1962. Em M. Kasha e B. Pullmann (eds.). *Horizons in Biochemistry*, pp. 189-225. Nova York: Academic Press.

Este livro foi impresso na Editora JPA Ltda.,
Av. Brasil, 10.600 - Rio de Janeiro - RJ,
para a Editora Rocco Ltda.