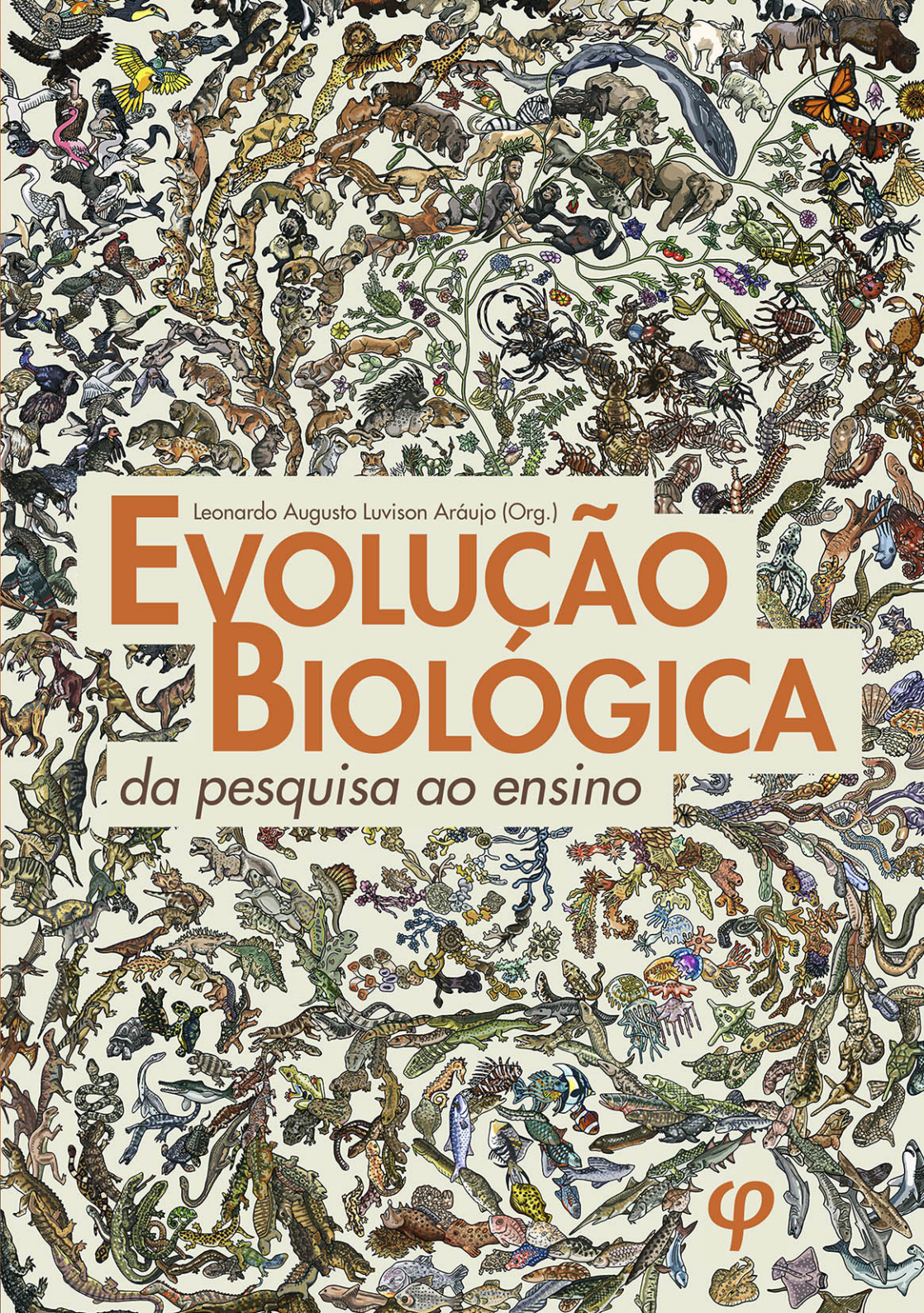




Leonardo Augusto Luvison Araújo (Org.)

EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

da pesquisa ao ensino

φ



Este é um livro que possui pelo menos três virtudes. 1) Antes desta edição, ele amadureceu por vários anos, através do Curso de Biologia Evolutiva, organizado e ministrado por um grupo de estudantes de pós-graduação da Universidade Federal do Rio Grande do Sul; alguns deles hoje são Mestres ou Doutores em suas respectivas áreas. 2) Cada capítulo foi cuidadosamente preparado por aqueles que ministraram o curso, sempre com um viés de pesquisa e ensino. Além disso, cada capítulo foi escrito por especialistas nas diferentes áreas abordadas, o que é uma garantia de alta qualidade e atualidade dos temas. 3) Ele é dedicado aos Professores de Ensino Fundamental e Médio; esta foi a ideia que prevaleceu desde o primeiro Curso de Biologia Evolutiva, em 2014. Portanto, o leitor tem em mãos uma obra de referência, onde poderá buscar os conhecimentos que lhe interessem e eventualmente, aprofundá-los, “garimpando” a bibliografia ao final de cada capítulo. O tema da Evolução Biológica é um dos mais apaixonantes, desde que Lamarck, Darwin e Wallace desenvolveram suas ideias iniciais no século XIX. Muitos outros os seguiram e hoje, nas primeiras décadas do século XXI, o tema não poderia ser mais espetacular.

Aldo Mellender de Araújo

Departamento de Genética, UFRGS

Presidente da Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia (ABFHiB)



Φ editora fi

www.editorafi.org



Evolução Biológica:

da pesquisa ao ensino

Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino

Leonardo Augusto Luvison Araújo (Org.)

***φ** editora fi*

Diagramação e capa: Lucas Fontella Margoni

Ilustração de capa: Internet

Revisão Ortográfica e Textual: Letícia Santos Rodrigues.



Todos os livros publicados pela Editora Fi estão sob os direitos da Creative Commons 4.0
https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.pt_BR



Associação Brasileira de Editores Científicos

<http://www.abecbrasil.org.br>

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

ARÁUJO, Leonardo Augusto Luvison (Org.).

Evolução Biológica: da pesquisa ao ensino [recurso eletrônico] / Leonardo Augusto Luvison Araújo (Org.) - Porto Alegre, RS: Editora Fi, 2017.

520 p.

ISBN - 978-85-5696-240-9

Disponível em: <http://www.editorafi.org>

1. Evolução Biológica; 2. Ensino; 3. Divulgação Científica. 4. História da Ciência. I: Curso de Biologia Evolutiva da UFRGS. I. Título.

CDD-570

Índices para catálogo sistemático:

1. Biologia 570

SUMÁRIO

PREFÁCIO	11
Russel Teresinha Dutra da Rosa	

INTRODUÇÃO	23
A COMPREENSÃO DE EVOLUÇÃO BIOLÓGICA NO BRASIL: O TRIPLO PROBLEMA	
Leonardo Augusto Luvison Araújo	

SEÇÃO 1 EVOLUÇÃO BIOLÓGICA: CONCEITOS, DISCIPLINAS E DEBATES

1	35
PALEONTOLOGIA E EVOLUÇÃO NO TEMPO PROFUNDO	
Voltaire Dutra Paes Neto; Marcel Baêta Lacerda Santos; Tomaz Panzeri Melo	

2	61
A HISTÓRIA EVOLUTIVA DOS HOMINÍNEOS: DO BIPEDALISMO AO SIMBOLISMO	
Lucas Henriques Viscardi	

3	85
PSICOLOGIA EVOLUTIVA E GENÉTICA: ASPECTOS EVOLUTIVOS DA DEPRESSÃO, ESQUIZOFRENIA E SEXUALIDADE	
Lucas Henriques Viscardi	

4	103
SELEÇÃO SEXUAL: OUTRO MECANISMO EVOLUTIVO?	
André Luis Klein	

5	139
EVOLUÇÃO DA FOSSORIALIDADE EM UMA LINHAGEM DE LAGARTOS DAS CAATINGAS BRASILEIRAS: ESPECIAÇÃO, ADAPTAÇÃO, ÓRGÃOS VESTIGIAIS E DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO	
Miguel Trefaut Rodrigues	

6	147
AS FRONTEIRAS DA DIVERSIDADE: ESPECIAÇÃO E HIBRIDAÇÃO	
André Luis Klein	

7	177
ADMIRÁVEL MUNDO NOVO: A EPIGENÉTICA	
Gilberto Cavalheiro Vieira	

EVO-DEVO E A EXPANSÃO DAS FRONTEIRAS DA BIOLOGIA EVOLUTIVA

Gilberto Cavalheiro Vieira

SEÇÃO 2
ENSINO DE EVOLUÇÃO, HISTÓRIA E FILOSOFIA

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: ABORDANDO A EVOLUÇÃO EM SALA DE AULA

Voltaire Dutra Paes Neto; Ronaldo Antonio Paesi

UM CONTO DA CAROCHINHA: POR QUE DARWIN NÃO É PAI SOLTEIRO DA EVOLUÇÃO?

Carolina de Souza Diegues

A IMPORTÂNCIA DO TRIBUTO A ALFRED WALLACE PARA O ENSINO DE CIÊNCIAS

Marco Antonio Corrêa Varella; Josmael Corso

FRITZ MÜLLER, O NATURALISTA DO SÉCULO XIX E POSSÍVEIS RELAÇÕES COM A EDUCAÇÃO NA CONTEMPORANEIDADE

Flavia Pacheco Alves de Souza; Andrea Paula dos Santos Oliveira Kamensky

FILOSOFIA, CIÊNCIA E BIOLOGIA: ONDE MORA A RACIONALIDADE?

Claudio Ricardo Martins dos Reis

TENTATIVA E ERRO: DA PRÁTICA CIENTÍFICA À PRÁTICA PEDAGÓGICA

Daniel Longo Rockenbach; André Luis Klein; Leonardo Augusto Luvison Araújo

ECOLOGIA E EVOLUÇÃO: A ABORDAGEM EVOLUTIVA EM LIVROS DE ECOLOGIA

Claudio Ricardo Martins dos Reis

A TEORIA DA EVOLUÇÃO É UM FIO CONDUTOR NOS LIVROS DIDÁTICOS DE BIOLOGIA DO ENSINO MÉDIO?

Douglas Senna Engelke

A VISÃO ANTROPOCÊNTRICA EM UMA REVISTA DE DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA PARA CRIANÇAS

Camila Leão

18	445
UM MISTÉRIO REVELADO: COMO OS CONHECIMENTOS EVOLUTIVOS VÊM SENDO EXPLORADOS NAS AULAS DE BIOLOGIA DO ENSINO MÉDIO?	
Carolina de Souza Diegues	
19	455
APRENDENDO EVOLUÇÃO BIOLÓGICA A PARTIR DAS ÁRVORES EVOLUTIVAS	
Leonardo Augusto Luvison Araújo	
20	473
SIMULAÇÃO DE MECANISMOS EVOLUTIVOS NO POPG: UM ROTEIRO DE AULA	
André Luis Klein	
21	481
A BIOLOGIA EVOLUTIVA E A COMPREENSÃO DO MUNDO MICROBIANO	
Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga	
SOBRE OS AUTORES E AUTORAS	
AGRADECIMENTOS	

PREFÁCIO

Russel Teresinha Dutra da Rosa

O livro **Evolução Biológica: da Pesquisa ao Ensino** foi nascendo aos poucos a partir do encontro de um grupo de jovens biólogos, pós-graduandos, professores em suas primeiras incursões por instituições da Educação Básica e do Ensino Superior. Esse grupo interessado em Biologia Evolutiva, Ecologia, Filosofia e História da Ciência, realizou estudos independentes ao longo de toda a sua formação inicial, indo muito além das leituras propostas em disciplinas da graduação. Realizaram as suas pesquisas e produziram trabalhos de conclusão de curso, dissertações e teses, sobre temas relevantes, sendo os resultados disseminados em publicações dirigidas aos pares, mas inacessíveis a um público mais amplo. Das discussões deste grupo nasceu a inquietação e o desejo em contribuir para a inclusão qualificada, nos currículos da Educação Básica, destas pesquisas produzidas no meio acadêmico.

O primeiro movimento bem-sucedido foi a organização do curso de extensão sobre Biologia Evolutiva, o qual já se encontra na sua sexta edição, sendo oferecido nas férias escolares de inverno e de verão. O curso é procurado por professores das redes pública e privada de Educação Básica, estudantes de pós-graduação e de cursos de graduação, oriundos de diversas instituições do Rio Grande do Sul e também de outros estados brasileiros. São oferecidas 100 vagas, a cada edição, número insuficiente para atender à demanda crescente de pessoas interessadas. O livro, portanto, busca atingir um maior número de pessoas do que o atendido pelo curso de extensão, colocando-se o desafio de aproximar a escrita técnico-científica da linguagem cotidiana, do relato jornalístico e do texto didático, intenções que levaram à produção dos capítulos.

A obra chega em boa hora, como uma homenagem à cultura em um país que ainda não aprendeu a valorizar a própria

diversidade, a educação, a arte e a ciência. Estamos vivendo um momento de crise, em que projetos inovadores como os Programas de Transferência de Renda, as Políticas de Ações Afirmativas e o Programa de Iniciação à Docência (PIBID) perdem o pequeno espaço que ocupavam no orçamento público. Esses programas estimularam o acesso à escolarização de populações historicamente excluídas de direitos sociais, possibilitando a realização de aprendizagens em todos os níveis de ensino.

Nesse contexto de desvalorização da educação e da ciência, observa-se um maior espaço para visões de mundo obscurantistas de censura à arte e ao conhecimento, de assédio a intelectuais, professores e estudantes que tentam expressar e debater democraticamente diferentes formas de compreender o mundo e as relações sociais. Os conhecimentos das ciências humanas e das ciências da natureza, acumulados pela humanidade, não podem ser confundidos com meras opiniões. E entre esses conhecimentos ainda precisam ser incluídos os saberes tradicionais de populações que têm a sua força de trabalho explorada e seus símbolos culturais invisibilizados, em uma estrutura social desigual que viola cotidianamente os direitos humanos.

Com relação especificamente à aprendizagem da evolução biológica, diversas investigações têm demonstrado a resistência de estudantes do Ensino Médio (Falcão, Santos e Luiz, 2008; Oliveira e Bizzo, 2011; Almeida, 2012; Vieira e Falcão, 2012), de alunos de cursos de Biologia (Correa et al., 2010) e até de professores (Oleques, Bartholomei-Santos e Boer, 2011) às explicações evolutivas, lançando mão de doutrinações bíblicas para interpretar fenômenos naturais. Muito dessa resistência aos conhecimentos científicos advém da ausência da perspectiva evolutiva nos currículos ou do tratamento superficial e, por vezes, equivocado de conceitos e de processos biológicos (Correa et al., 2010; Dalapicolla, Silva e Garcia, 2015; Da Silva e Ramos, 2012). O pouco contato com o assunto leva o senso comum a confundir, por exemplo, a teoria do *big bang*, que se refere à origem do universo, com explicações

sobre a origem da vida; a interpretar o mecanismo da seleção natural em uma lógica finalista e progressista (Almeida, 2012); e a não entender a dimensão do tempo geológico, necessário para a ocorrência de grandes modificações nos ambientes e nos seres vivos (Bizzo e El-Hani, 2009).

É preciso lembrar que a maioria da população brasileira vive nas periferias urbanas, onde faltam espaços e equipamentos públicos para a cultura, o lazer e a prática de esportes, como “livrarias, cinemas, teatros, bancas de jornal, além de parques, praças (...)” (Falcão, Santos e Luiz, 2008, p. 426) e, nesses territórios, frequentemente as representações sociais compartilhadas costumam ser fortemente influenciadas por pregações religiosas propagadas pelos inúmeros templos cristãos. Entendem-se representações sociais como visões de mundo, interpretações aplicadas em situações cotidianas, sem precisão conceitual ou evidência empírica.

Conforme Falcão, Santos e Luiz (2008), não se trata de opção dos estudantes o emprego de explicações religiosas para fenômenos da natureza, pois suas formas de ver o mundo são sustentadas por uma rede de relações cotidianas que conformam suas identidades, enquanto o contato com as explicações científicas, de um modo geral, é restrito e descontextualizado. Na maioria das escolas das redes públicas, observa-se a ausência ou a existência precária de laboratórios de ciências e de informática, bem como de bibliotecas com acervos de livros, periódicos e acesso à internet, de modo a possibilitar o desenvolvimento de práticas pedagógicas estimulantes. Também são raras as oportunidades de participação em eventos científicos e exposições, ou de realização de visitas a museus, instituições de pesquisa e jardins botânicos.

As conquistas técnico-científicas são inacessíveis para a maioria dos estudantes, que não se beneficiam dos avanços da ciência e têm poucas oportunidades de entender os seus significados, sendo essa uma das razões pelas quais o discurso científico não encontra apoio social nas vivências de grande parte

da população. Dessa forma, professores de ciências tornam-se vozes isoladas, sem respaldo social, também em decorrência da desvalorização da profissão (Falcão, Santos e Luiz, 2008).

Diante de um cenário educacional em que muito ainda precisa ser construído e em que energia precisa ser dispendida para tentar resistir aos retrocessos, os conhecimentos acerca da Biologia Evolutiva, que ainda encontram pouco espaço e tempo de estudo nos currículos escolares, estão ameaçados. Embora no inciso IX do artigo quinto da Constituição Federal da República conste ser “livre a expressão da atividade intelectual, artística, científica e de comunicação, independentemente de censura ou licença” (Brasil, 1988) e o inciso II do artigo 206 afirme a “liberdade de aprender, ensinar, pesquisar e divulgar o pensamento, a arte e o saber”, existe um conjunto de mais de sessenta projetos de lei, tramitando nas esferas federal, estadual e municipal que pretendem impor, nas instituições, a censura ao estudo de temas que possam entrar em conflito com as convicções morais, ideológicas e religiosas dos estudantes e de seus pais.

No caso da aprovação de tais projetos de lei, famílias com visões de mundo criacionistas poderiam denunciar anonimamente professores que discutem as origens do universo, da vida e da diversidade de seres vivos, incluindo os humanos, a partir de perspectivas científicas evolutivas. Ativistas criacionistas norte-americanos, nos anos 1920, chegaram a propor uma legislação anti-evolucionista em 20 estados, conseguindo a sua aprovação em Arkansas, Florida, Mississippi, Oklahoma e Tennessee. Essa legislação foi considerada inconstitucional e, então, na década de 1970, os criacionistas tentaram garantir espaço no ensino de Ciências para visões criacionistas, tendo sucesso, em 1981, novamente no Arkansas e em Louisiana (Branch, Scott e Rosenau, 2010).

Contudo, em 1987, uma nova decisão judicial determinou a inconstitucionalidade dessa prática. Tentando driblar a laicidade, na década de 1990, procuraram impor o **Design Inteligente**, uma

pseudociência, e sem poder recorrer à autoridade divina do registro bíblico, lançaram mão de exemplos e de analogias inapropriados, obtidos em publicações irrelevantes. Mais recentemente, a estratégia dos criacionistas tem sido a de deturpar a aceitação científica de teoria, não como um conjunto robusto de explicações que organiza e unifica um amplo espectro de evidências empíricas, mas sim como conjecturas especulativas, recomendando que os estudantes examinem criticamente a Biologia Evolutiva, as origens químicas da vida, o tempo geológico, o *Big Bang*, o aquecimento global e a clonagem humana (Branch, Scott e Rosenau, 2010).

Seguindo a longa história norte-americana de ativismo criacionista, o estado do Rio de Janeiro, em 2002, implantou o ensino religioso confessional nas escolas públicas, juntamente com o criacionismo, para explicar a origem das espécies de seres vivos, desqualificando o conhecimento científico (Almeida, 2012). Buscando interpretar esse conjunto de medidas conservadoras, Cunha (2016) afirma estar em curso um movimento reacionário em relação às pequenas conquistas na legislação brasileira por movimentos sociais que buscam maior inclusão social e acesso à educação, direito que habilita à conquista de outros direitos sociais.

Em um país que ainda tem um longo caminho a trilhar nos campos social e educacional, os direitos e acordos internacionais vem sendo violados, como o Artigo 19 do Pacto Internacional sobre os Direitos Civis e Políticos, ratificado pelo Brasil em 1992, e que protege a todos o direito à opinião, sem interferências, e o direito a buscar, receber, e partilhar informações e ideias de todos os tipos, independentemente de fronteiras ou meios. Destaca-se também a Convenção dos Direitos da Criança, ratificada pelo Brasil em 1990, a qual prevê a proibição de discriminação ou incitação de violência.

Nessas circunstâncias, a obra em tela busca apresentar os conhecimentos científicos em uma perspectiva processual, tratando teorias, fatos e resultados de observações não como verdades absolutas, mas como explicações provisórias, sujeitas à

crítica e à modificação, a partir de mais estudos científicos e não de perspectivas religiosas. A compreensão do conhecimento científico, sujeito à revisão permanente, exige também a atualização de currículos, e pode ser qualificada recorrendo-se à filosofia e à história da ciência, como fazem Bizzo e El-Hani (2009) ao problematizar a necessidade de o ensino de genética preceder o ensino de evolução, a partir da análise da produção científica de Mendel e de Darwin. A história da ciência pode contribuir para a formação da cidadania e precisa ser contextualizada do ponto de vista sociocultural. As produções científicas devem ser entendidas como empreendimentos humanos que se apoiam em estudos precedentes e não como descobertas geniais de grandes personalidades. Por conseguinte, a história da ciência, nesta obra, aparece em sua complexidade, evitando idealizações e reconstruções de rotas lineares e inevitáveis, pela omissão de rupturas e de perspectivas concorrentes em controvérsias (Correa et al., 2010).

Considerando o exposto, este livro pode subsidiar o trabalho de professores de ciências e de biologia nas escolas das redes de Educação Básica, de modo que a Biologia Evolutiva possa desempenhar o seu papel integrador de conhecimentos, ao longo de toda a escolarização, deixando de ser relegada ao último capítulo do livro didático de Biologia do terceiro ano do Ensino Médio. A perspectiva evolutiva tem o potencial de aumentar a complexidade cognitiva no trabalho pedagógico do campo da Biologia, cuja abordagem predominante, em livros didáticos, é a descritiva, empregando um excesso de nomenclatura técnico-científica (Dalapicolla, Silva e Garcia, 2015). Essa abordagem exige a memorização de conceitos e não a compreensão de processos biológicos como, por exemplo, a seleção natural, as mutações, a especiação, a deriva genética, a evolução de sistemas de desenvolvimento embriológico, os processos epigenéticos e as respectivas interações com o ambiente (Müller, 2007).

A abordagem evolutiva também favorece o emprego de narrativas nas aulas de Biologia, gênero discursivo predominante em nosso cotidiano, mas que é raro em textos didáticos (Bernstein, 1996). A narrativa histórica necessária à compreensão das modificações ambientais e das formas de vida favorece o interesse e a participação dos estudantes nas aulas, além de conferir coerência e sentido para um conjunto de informações que, de outra forma, são fragmentadas. A narrativa ainda possibilita o emprego de abordagens interdisciplinares e a contextualização dos temas de estudo (Dalapicolla, Silva e Garcia, 2015), complexificando temas importantes, como a conservação da biodiversidade e dos ecossistemas, a tomada de decisões no campo da saúde, o entendimento dos riscos do uso indiscriminado de antibióticos em razão da seleção artificial de cepas resistentes de microrganismos, entre outros (Oliveira e Bizzo, 2011). Da mesma forma, as controvérsias e o desenvolvimento da capacidade argumentativa e persuasiva são modalidades de comunicação próprias à comunidade científica e necessárias ao pleno exercício da cidadania (Dalapicolla, Silva e Garcia, 2015; Da Silva e Ramos, 2012).

Diante do exposto, o livro **Evolução Biológica: da Pesquisa ao Ensino** está organizado em duas seções: (1) Evolução Biológica: conceitos, disciplinas e debates; e (2) Ensino de Evolução, história e filosofia. A introdução da obra aponta os diversos campos de conhecimento em que a evolução biológica sustenta programas de investigação, bem como a sua importância no ensino. O primeiro capítulo oferece as bases para a compreensão das evidências evolutivas sob a forma de registros fósseis. O segundo e o terceiro capítulos enfrentam a temática que encontra maior resistência no ambiente escolar - a evolução humana. O quarto capítulo aborda a seleção sexual, um mecanismo evolutivo pouco explorado na Educação Básica. O quinto capítulo discute a evolução de uma espécie nativa do território brasileiro. O sexto capítulo explora os processos de especiação e de hibridação; o sétimo capítulo aponta a relevância

de processos epigenéticos que controlam a expressão dos genes e são herdáveis, com importância na evolução das espécies. O oitavo capítulo relaciona processos de desenvolvimento biológico, plasticidade fenotípica e processos evolutivos, abordagem que expande a Síntese Evolutiva, ainda pouco discutida na Educação Básica e mesmo Superior.

A segunda seção da obra é constituída por treze capítulos. O capítulo nove discute os desafios do ensino da biodiversidade em uma perspectiva evolutiva. Os capítulos dez, onze e doze mostram a construção da teoria evolutiva como um empreendimento coletivo, sendo, no capítulo onze, destacada a colaboração entre Wallace e Darwin e, no capítulo doze, o trabalho de Fritz Müller - naturalista radicado no estado de Santa Catarina, no século XIX, que reuniu evidências empíricas da evolução biológica, elaborando importantes conceitos evolutivos. O capítulo treze discute filosofia com foco nas Ciências Biológicas e o capítulo catorze apresenta uma proposta pedagógica que possibilita aos estudantes a vivência de aspectos da prática científica, como a elaboração de hipóteses e o planejamento de desenhos experimentais, bem como o relato científico. O capítulo quinze examina a abordagem evolutiva em manuais didáticos da graduação, enquanto o capítulo dezesseis analisa livros didáticos de biologia, dirigidos ao Ensino Médio, verificando que a perspectiva evolutiva não chega a ser suficientemente explorada em seu aspecto integrador. O capítulo dezessete analisa uma revista de divulgação científica, dirigida ao público infanto-juvenil, quanto à presença de concepções antropocêntricas em relação aos seres vivos. O capítulo dezoito discute a prática pedagógica, quanto ao Ensino de Evolução, de professores de Biologia do Ensino Médio, e o capítulo dezenove apresenta uma proposta pedagógica para o estudo filogenético na Educação Básica. O capítulo vinte apresenta um roteiro de aulas práticas para a simulação de mecanismos evolutivos pelo uso de um software e, finalmente, o capítulo vinte e um discute a

perspectiva evolutiva no estudo microbiológico, superando a tendência antropocêntrica centrada em doenças humanas.

A organização desta obra não segue a lógica geralmente adotada nos livros didáticos dirigidos ao Ensino Médio e mesmo do Ensino Superior, que costumam incluir os capítulos de evolução humana na seção final das publicações, organizando o estudo em uma sequência que representa o processo evolutivo em uma linha de progresso em direção ao ser humano. Esse livro subverte essa lógica, antecipando as discussões acerca da evolução humana para os primeiros capítulos e deixando para o final a abordagem da evolução dos microrganismos, essas ubíquas criaturas da história da vida.

Este é um livro que aborda a Biologia Evolutiva a partir de múltiplas perspectivas, propiciando atualização e inspiração para professores em formação e em exercício, assim como a todos interessados em Evolução Biológica. Boa leitura!

Porto Alegre, 12 de setembro de 2017.

Referências

- ALMEIDA, David Figueiredo de. Concepções de alunos do ensino médio sobre a origem das espécies. *Ciênc. educ. (Bauru)*, v. 18, n. 1, p. 143-154, 2012.
- BERNSTEIN, Basil. *A estruturação do discurso pedagógico: classe, códigos e controle*. Tradução de Tomaz Tadeu da Silva e Luís Fernando Gonçalves Pereira. Petrópolis: Vozes, 1996.
- BIZZO, Nelio; EL-HANI, Charbel Niño. O arranjo curricular do ensino de evolução e as relações entre os trabalhos de Charles Darwin e Gregor Mendel. *Filosofia e História da Biologia*, v. 4, p. 235-257, 2009.
- BRANCH, Glenn; SCOTT, Eugenie; ROSENAU, Joshua. Dispatches from the evolution wars: shifting tactics and expanding battlefields. *Annual review of genomics and human genetics*, v. 11, 2010.
- BRASIL. Presidência da República. Casa Civil, Subchefia para Assuntos Jurídicos. Constituição da República Federativa do Brasil de 1988. Disponível em:

http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/constituicao/constituicaocompilado.htm. Acesso em 30 de maio de 2016.

CORRÊA, André Luis; DE ARAUJO, Elaine Nicolini Nabuco; MEGLHIORATTI, Fernanda Aparecida; DE ANDRADE CALDEIRA, Ana Maria. História e Filosofia da Biologia como ferramenta no Ensino de Evolução na formação inicial de professores de Biologia. *Filosofia e História da Biologia*, v. 5, n. 2, p. 217-237, 2010.

CUNHA, Luiz Antônio. *O projeto reacionário de educação*. 2016. Disponível em: <http://luizantoniocunha.pro.br/uploads/independente/1-EduReacionaria.pdf>. Acesso em 01 dez 2016.

DALAPICOLLA, Jeronymo; SILVA, Victor de Almeida; GARCIA, Junia Freguglia Machado. Evolução Biológica como eixo integrador da biologia em livros didáticos do ensino médio. *Ens. Pesqui. Educ. Ciênc*, Belo Horizonte, v. 17, n. 1, p. 150-173, Abr. 2015.

OLIVEIRA, Graciela; BIZZO, Nelio. Aceitação da evolução biológica: atitudes de estudantes do ensino médio de duas regiões brasileiras. *Revista Brasileira de Pesquisa em Educação em Ciências*, v. 11, n. 1, p. 57-79, 2011. Disponível em: <https://seer.ufmg.br/index.php/rbpec/article/view/2327>. Acesso em: 25 ago. 2017.

DA SILVA, Luiz Antônio; RAMOS, Rosana Ribeiro. Retórica, Argumentação e Cortesia - semelhanças históricas. *Linha D'Água*, v. 25, n. 1, p. 131-145, 2012.

FALCÃO, Eliane Brígida Moraes; SANTOS, Alessandra Guida dos; LUIZ, Ronir Raggio. Conhecendo o mundo social dos estudantes: encontrando a ciência e a religião. *Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias*, v. 7, n. 2, p. 420-438, 2008.

KEMPER, Alessandra; ZIMMERMANN, Erika. Textos populares de divulgação científica como ferramenta didático-pedagógica: o caso da evolução biológica. *Revista Brasileira de Pesquisa em Educação em Ciências*, v. 10, n. 3, 2011.

MÜLLER, Gerd B. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature reviews Genetics*, v. 8, n. 12, p. 943, 2007.

OLEQUES, Luciane Carvalho; BARTHOLOMEI-SANTOS, Marlise Ladvoat; BOER, Noemi. Evolução biológica: percepções de professores de biologia.

Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias, v. 10, n. 2, p. 243-263, 2011.

VIEIRA, Viviane; FALCÃO, Eliane Brígida Moraes. Laicidade e ensino de ciências: a necessária reflexão na escola privada. *Alexandria: Revista de Educação em Ciência e Tecnologia*, Florianópolis, v. 5, n. 3, p. 83-100, 2012.

INTRODUÇÃO

A COMPREENSÃO DE EVOLUÇÃO BIOLÓGICA NO BRASIL: O TRIPLO PROBLEMA

Leonardo Augusto Luvison Araújo

A evolução da vida não versa apenas sobre a biodiversidade contemporânea e os organismos pretéritos, mas também sobre moléculas, genes, mutações, desenvolvimento biológico, sexo, saúde e sobre uma dimensão importante da espécie humana: a cultura. É por isso que os métodos de investigação, os conceitos e as perspectivas teóricas da Biologia Evolutiva não contribuem apenas para as Ciências Biológicas, mas também para outras ciências básicas e aplicadas. Psicologia, Medicina, Antropologia e Filosofia, apenas para citar algumas áreas, têm muitos pontos de contato com a Biologia Evolutiva, e determinadas necessidades sociais, em áreas como as Ciências da Saúde, Agricultura e Ciências Ambientais, também inserem o conhecimento evolutivo em suas práticas (Futuyma, 2002).

As numerosas pesquisas da Biologia Evolutiva forneceram incontáveis contribuições para necessidades sociais, embasando o conhecimento sobre doenças (desde pesquisas relacionadas ao câncer até o HIV), levando ao melhoramento de plantas e animais, oferecendo subsídios para ações de conservação do ambiente, além de também ser uma perspectiva importante no esforço de compreensão da história da humanidade. A Biologia Evolutiva tem uma capacidade singular de percolar os recantos das Ciências da Vida porque grande parte do conhecimento dessa área leva em conta os mecanismos que fazem os organismos funcionar. Muitos desses mecanismos são adaptações e a diversidade das características adaptativas dos organismos é uma consequência da história da vida, só podendo ser plenamente compreendida em uma perspectiva evolutiva.

Essa compreensão se amplia mais ainda quando consideramos a vida no tempo profundo, ou seja, nos períodos de

tempo enormes que abrangem a história da Terra. Em nosso planeta, existiu uma infinidade de espécies, formas de funcionamentos biológicos e diferentes ambientes ao longo da história. Quando estendemos o *insight* evolutivo para a nossa linhagem, ainda acrescentamos à complexidade da evolução biológica as questões de ordem cultural e existencial que permeiam a condição humana. Você já parou para pensar sobre o que isso significa? Há mais de 150 anos, Charles Darwin impactou o mundo ao incluir a espécie humana como parte da natureza. Hoje em dia, não há mais dúvidas sobre o parentesco evolutivo entre a nossa espécie e os outros seres vivos.

O ensino da teoria evolutiva, dessa forma, assume grande importância na educação básica e superior, tanto por ser a única explicação científica para a origem e a diversidade da vida quanto por expandir seus saberes para áreas correlatas. Além disso, um olhar crítico para o pensamento evolutivo se faz necessário, uma vez que o conhecimento biológico legitimou práticas de discriminação social. Gênero e sexualidade, determinismo genético e diferenças étnico-raciais são algumas delas, apenas para citar as mais conhecidas. A compreensão do conhecimento científico desarticulada da reflexão ética e política pode ter consequências desastrosas, como a história da ciência nos mostrou em numerosos casos. É por isso que uma compreensão crítica da evolução exerce um importante papel na educação para o exercício da cidadania, sobretudo na tomada de decisões frente a dilemas sociocientíficos.

Apesar dessa conhecida importância da evolução biológica – ao menos entre os biólogos e sociólogos mais afeitos ao tema –, inúmeras pesquisas têm mostrado que a compreensão, a crítica e a aceitação do pensamento evolutivo ainda enfrentam muitos desafios. Isso não está restrito aos alunos de educação básica ou ao cenário brasileiro. Em outros países, a evolução biológica é uma das principais temáticas em que são detectadas dificuldades de compreensão conceitual quando o assunto é ensino de ciências (Gregory, 2009; Rutledge e Mitchell, 2002). Essa dificuldade tem

sido apontada em pesquisas desde a década de 1980, as quais constata a presença de equívocos por parte de alunos e mesmo de professores para resolver problemas e interpretar fenômenos biológicos em termos evolutivos (Clough e Wood-Robinson, 1985; Bishop e Anderson, 1990).

Há muito tempo se sabe da falta de compreensão sobre evolução biológica no Brasil e no mundo. Na procura de um responsável, se colocou a culpa na religião para a falta de aceitação e, por extensão, de compreensão da teoria evolutiva. No entanto, como deve ser feito ao delimitar todo problema científico, as conclusões mais robustas somente podem ser obtidas a partir de diferentes estudos empíricos. Uma série de pesquisas dessa ordem, nos últimos 30 anos, tem mostrado que o cenário é muito mais complexo do que imaginávamos e envolve não apenas aspectos metafísicos e conceituais, mas também políticas educacionais, produção de livros didáticos, currículo e formação de professores.

No contexto brasileiro, alguns estudos vêm discutindo que os professores e licenciandos se consideram despreparados para trabalhar os conteúdos de Biologia Evolutiva, bem como em lidar com os seus múltiplos desafios de ensino-aprendizagem (Oleques et al., 2011; Meglioratti, Caldeira e Bortholuzi, 2005). Além de apontar a falta de domínio conceitual como um problema, os licenciandos e professores demandam também o enfrentamento de questões filosóficas, éticas, ideológicas, religiosas e políticas, as quais não se sentem preparados para tratar com os estudantes de educação básica (Sepúlveda e El-Hani, 2009). Tal cenário amplia em muito a necessidade de a Biologia Evolutiva ser tratada não apenas no contexto das Ciências Biológicas, mas também em perspectivas das Ciências Sociais e Humanas, sobretudo na formação dos biólogos.

São múltiplos os fatores que contribuem para o estado atual de compreensão em Biologia Evolutiva. Os autores supracitados apontam alguns elementos que compõem esse cenário, como a oposição de grupos religiosos, abordagens

inadequadas de livros didáticos, formação insuficiente de professores e dificuldades conceituais básicas. Uma possível alternativa apontada pelos pesquisadores seria adotar a evolução biológica como um eixo integrador da Biologia como um todo. É nesse sentido que as orientações curriculares para o Ensino Médio recomendam a contextualização dos conteúdos biológicos com explicações evolutivas e ecológicas (Brasil, 2006). A evolução não deve ser compreendida como uma teoria específica, mas como um princípio organizador da Biologia como um todo (Zamberlan e Silva, 2009).

Contudo, tanto na análise de livros didáticos de Biologia quanto nos currículos efetivamente adotados na educação básica e superior, verifica-se que a utilização da evolução como eixo integrador ainda é incipiente ou mesmo ilusória. A evolução, muitas vezes, é tratada como apenas mais um conteúdo que está usualmente colocado nos últimos capítulos dos livros didáticos destinados aos terceiros anos do Ensino Médio (Silva-Porto, Luz e Waizbort, 2007; Zamberlan e Silva, 2012).

Esse mesmo problema também é encontrado no ensino superior, onde, mesmo no curso de Ciências Biológicas, a evolução não é tratada como um eixo central (Goedert, 2004). A articulação com a Evolução Biológica é preponderante com a Genética, sendo menos visível ou mesmo inexistente com outras disciplinas da Biologia. Isso sugere a necessidade de rever a estrutura curricular dos cursos de Ciências Biológicas, especialmente quanto às relações estabelecidas com a Evolução Biológica.

No contexto brasileiro, portanto, encontramos um **triplo problema**: a) os livros didáticos de Biologia costumam tratar a evolução biológica apenas nos volumes ou nos capítulos destinados ao final do ensino médio e, muitas vezes, apresentam problemas conceituais (Bizzo e El-Hani, 2009); b) os professores, de modo geral, não se sentem preparados para uma abordagem integrada da evolução ao longo da educação básica, nem em tratar as questões de ordem ética e social da Biologia Evolutiva (Oleques et

al., 2011); e c) no ensino superior, as áreas das Ciências da Vida praticamente não apresentam uma abordagem evolutiva, comprometendo, assim, a formação docente em um enfoque mais integrado (Goedert, 2004). Essa negligência do pensamento evolutivo em múltiplos níveis acarreta em uma baixa compreensão por parte dos estudantes tanto da educação básica quanto de nível superior, os quais, muitas vezes, interpretam os princípios evolutivos de forma equivocada (Futuyma, 1999; Bellini, 2006).

Diante da importância do ensino de evolução e das dificuldades de promover a compreensão do pensamento evolutivo em suas múltiplas facetas, como amplamente documentadas na literatura, justifica-se a pertinência da oferta do curso de extensão de Biologia Evolutiva na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). No ano de 2014, formou-se uma equipe multidisciplinar de estudantes de pós-graduação para a elaboração do projeto desse curso.

Reconhecendo desde o início a tradição de que apenas a Genética tem uma relação próxima com a Biologia Evolutiva, ficou muito clara a necessidade de a equipe contar com estudantes de diversas áreas, sendo composta por mestrandos e doutorandos de programas de pós-graduação em Paleontologia, Genética, Zoologia, Microbiologia, Neurociências, Ecologia, Sociologia, Educação, Filosofia, entre outros. O entendimento de que a evolução lida com uma série de problemas que vão além da Biologia levou à necessidade de privilegiar também perspectivas oriundas das Ciências Humanas para a evolução biológica.

O curso buscou explorar conceitos e pesquisas sobre Biologia Evolutiva na formação de professores e alunos de diferentes áreas do ensino superior, incluindo as implicações de tais pesquisas na educação de uma cidadania cientificamente informada. Inspirado em uma série de recomendações, como de Futuyma e colaboradores (2002)¹, buscamos elaborar o curso para:

¹ Essa obra está disponível na íntegra no site da Sociedade Brasileira de Genética (<https://www.sbg.org.br/e-books>).

a) incorporar perspectivas evolutivas como fundamento de pesquisa e ensino interdisciplinar, voltados para problemas científicos e sociais complexos; b) incentivar esforços para reforçar os currículos das escolas, bem como das faculdades e universidades, através da formação suplementar de professores de Ciências, Biologia e de estudantes de pós-graduação; c) enfatizar abordagens evolutivas para estudantes não apenas da área biológica, mas também das áreas médicas, psicológica, agrônômica, ambiental e social.

Esses objetivos não estavam claros desde o início do curso e foram sendo explorados conforme recebemos públicos de muitas áreas do conhecimento. A estrutura do curso também foi mudando ao longo do tempo, levando à formulação de duas edições por ano, uma delas voltada para discussões gerais de evolução e outra voltada especificamente para a discussão de ensino de evolução (edição de verão e inverno, respectivamente). Desde a primeira edição do curso, a principal plataforma de divulgação foi a internet, através de um *blog*², de uma página do Facebook³, assim como da página de notícia da UFRGS e de e-mails enviados para secretarias de educação do Rio Grande do Sul. Aos poucos, constituímos um banco de dados com informações de participantes do curso, os quais também são informados das novas edições, colaborando na sua divulgação.

Contamos com a média de 300 inscritos em cada edição do curso, selecionando 100 pessoas desse total. Estudantes de Ciências Biológicas compõem a maior parte dos inscritos, sendo a maioria oriundos de instituições de ensino superior do sul do Brasil, como a própria UFRGS, a Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), a Universidade Federal de Pelotas (UFpel), a Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Universidade Luterana do Brasil (ULBRA), a Universidade do Vale

² <http://minicursoevolucao.blogspot.com.br/>.

³ <https://www.facebook.com/CursodeBiologiaEvolutivanaUFRGS/>.

do Rio dos Sinos (Unisinos), o Instituto Federal Sul-Rio-Grandense (IFsul) e o Instituto Federal do Rio Grande do Sul (IFRS). No entanto, o público não se resume a estudantes de Biologia e professores, sendo composto também por muitos estudantes de outros cursos, como Psicologia, Física, Veterinária, Biomedicina, Farmácia, Ciências Sociais e diferentes programas de pós-graduação.

A programação do curso, ao longo desses anos, contemplou discussões teóricas em temas como “Evolução Humana”, “Epigenética”, “História e Filosofia do pensamento evolutivo”, “Paleontologia” e “Etologia”. Essas temáticas normalmente não são salientadas na formação docente, apesar de sua importância para a compreensão da evolução da vida. Além disso, também exploramos a divulgação de estudos evolutivos na mídia e em livros didáticos, além de apresentar propostas de ensino de evolução. Buscamos a elaboração de atividades práticas diferenciadas, como jogos, mesas-redondas, visitas a museu e discussão de problemas trazidos pelos próprios participantes. Também procuramos abordar de maneira mais efetiva perspectivas oriundas das Ciências Humanas para a Biologia Evolutiva, sobretudo em questões de gênero, étnico-raciais, eugenia, criacionismo, Design Inteligente e a própria relação entre Ciências Biológicas/Humanas.

Em suma, essa ação de extensão busca contribuir de alguma forma para o estado atual de compreensão em Biologia Evolutiva, sendo embasada por conclusões apontadas em estudos prévios. Em nossa programação, buscamos problematizar as abordagens dos livros didático sobre evolução biológica, mostrando aos participantes que, muitas vezes, replicar o conteúdo desse material não é adequado no contexto de ensino. Também buscamos enfatizar uma abordagem integrada da evolução, mostrando questões de ordem ética e implicações sociais dos achados da Biologia Evolutiva. Esses aspectos permeiam a programação dos cursos, como nas atividades que envolvem história e filosofia da ciência e os múltiplos desafios encontrados

em sala de aula. O curso se caracteriza, portanto, por uma formação continuada sobre evolução biológica, ao mesmo tempo em que insere discussões sobre o cenário de ensino de evolução no Brasil.

O curso de Biologia Evolutiva da UFRGS mostra como a pós-graduação é uma oportunidade importante de indissociabilidade entre extensão, pesquisa e ensino. Praticamente todos os ministrantes dessa atividade são estudantes de pós-graduação da UFRGS, os quais procuram utilizar as suas pesquisas e experiências na proposição de atividades para além do público da Universidade. A diversidade de programas de pós-graduação dos proponentes do curso também se mostra uma experiência enriquecedora, o que acaba por qualificar os debates e o conteúdo do curso. A própria equipe considera que ganhou muito com a experiência até aqui: se no início formávamos uma proposta multidisciplinar, na qual cada área tratava a Biologia Evolutiva a partir de seu referencial disciplinar, podemos afirmar que, com o passar das edições, tivemos discussões e propostas efetivamente interdisciplinares. Por exemplo, determinados conteúdos da Biologia Evolutiva, como a construção de filogenias, são tratados de diferentes formas na Genética, Zoologia e Paleontologia. O curso mostrou uma importante oportunidade de diálogo dessas diferentes abordagens, gerando aprendizado e *insights* não apenas aos extensionistas, mas aos próprios ministrantes. O mesmo pode ser dito da relação entre Ciências Biológicas/Humanas propiciada por essa experiência.

Esse tipo de aproximação, muitas vezes, não é visível na academia e, como argumentei anteriormente, a Genética tem certo privilégio na sua aproximação com a Biologia Evolutiva⁴. Acreditamos que esse seja um importante ganho do curso, sendo desejável uma repercussão desse tipo de diálogo na academia como um todo.

⁴ Não vamos entrar nesse mérito no presente capítulo, mas esse privilégio tem razões históricas e conceituais. Para um estudo histórico detalhado, consultar Smocovitis (1996).

Este livro foi inspirado na experiência do curso de Biologia Evolutiva e no panorama geral de compreensão da evolução biológica no Brasil. A amplitude de discussões geradas nessa ação de extensão nos motivou a produzir e tornar público o conjunto de textos selecionados para este livro⁵. Nesse primeiro capítulo de introdução, o leitor encontrou um apanhado geral das pesquisas que tratam dos problemas de compreensão de evolução biológica no contexto brasileiro, bem como uma breve apresentação do projeto de extensão que originou o presente livro. Ao longo desta obra, você irá encontrar capítulos que foram construídos a partir da experiência discutida aqui.

Referências

- BELLINI, L. M. O conceito de evolução nos livros didáticos: avaliação metodológica. *Estudos em Avaliação Educacional*, v. 33, p. 7-28, 2006.
- BISHOP, B. A; ANDERSON, C. W. Student conceptions of natural selection and its role in evolution. *Journal of Research in Science Teaching*, v. 27, p. 415-427, 1990.
- BIZZO, N; EL-HANI, C. N. Darwin and Mendel; evolution and genetics. *Journal of Biological Education*, v. 43, n.3, p. 108-114, 2009.
- BRASIL. *Orientações curriculares para o ensino médio; volume 2 – Ciências da Natureza, Matemática e suas tecnologias*. Ministério da Educação/Secretaria de Educação Básica Brasília: MEC, 2006.
- CLOUGH, E.E; WOOD-ROBINSON, C. How secondary students interpret instances of biological adaptation. *Journal of Biological Education*, v. 19, p. 304-310, 1985.
- FUTUYMA, D. J. *Evolution, science and society: evolutionary biology and the national research agenda*. The State University of New Jersey, New Brunswick, 1999.

⁵ Alguns capítulos deste livro não são derivados do Curso de Biologia Evolutiva, mas complementam os temas abordados.

_____. *Evolução, Ciência e Sociedade*. Editor de Livros SBG. São Paulo. SP, 2002.

GREGORY, T. R. Understanding Natural Selection: Essential Concepts and Common Misconceptions. *Evolution: Education and Outreach*, v. 2, p. 156-175, 2009.

GOEDERT, L. *A Formação do Professor de Biologia na UFSC e o Ensino da Evolução Biológica*. 122f. Dissertação (Mestrado em Educação Científica e Tecnológica). Centro de Ciências Físicas e Matemáticas, UFSC, 2004.

MEGLIORATTI, F. A. et al. História da Biologia: aproximações possíveis entre categorias históricas e concepções sobre ciência e evolução apresentadas pelos professores de biologia. p. 11-28, In: CALDEIRA, A. M. A. e CALUZI, J. R (orgs.). *Filosofia e história da ciência: contribuições para o ensino de ciência*. Ribeirão Preto: Kayrós, 2005.

OLEQUES, L. C. et al. Evolução Biológica: percepção de professores de biologia. *Revista Electrónica de Enseñanza de las Ciencias*, v. 10, n. 2, p. 243-263, 2011.

RUTLEDGE, M. L; MITCHELL, M. A. High school biology teachers' knowledge structure, acceptance and teaching of evolution. *American Biology Teacher*, v. 64, n. 1, p. 21-28, 2002.

SEPULVEDA, C; EL-HANI, C. N. Ensino de Evolução: uma experiência na formação inicial de professores de biologia. In: TEIXEIRA, P. M. M e RAZERA, J. C. C. *Ensino de Ciências: pesquisas e pontos em discussão*. 1. ed. Campinas: Komedi, 2009.

SILVA-PORTO, F. C; LUZ, M. R. M. P; WAIZBORT, R. A suposta centralidade da Evolução nos livros didáticos de Biologia. *Encontro nacional de pesquisa em educação em ciências - SC*, Florianópolis, p. 127-138, 2007. Acesso em: 10 mar. 2017. Disponível em: <http://www.nutes.ufrrj.br/abrapec/vienpec/CR2/p430pdf>.

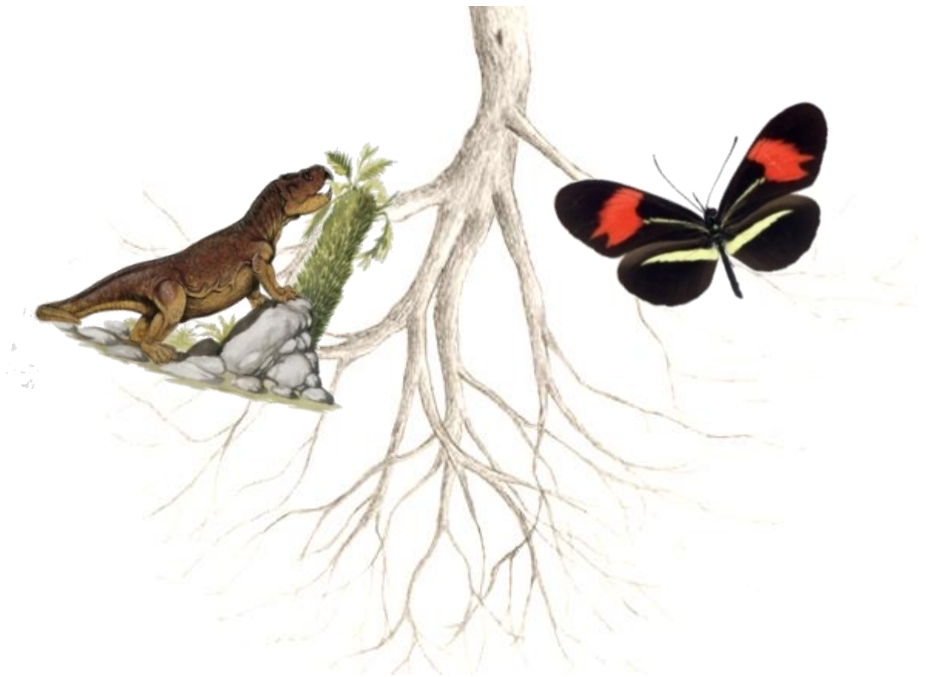
SMOCOVITIS, V. B. *Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1996.

ZAMBERLAN, E. S. J; SILVA, M. R. O evolucionismo como princípio organizador da biologia. *Temas & Matizes*, v. 15, p. 27-41, 2009.

_____. O Ensino de Evolução Biológica e a sua Abordagem em Livros Didáticos. *Educação & Realidade*, v. 37, n. 1, p. 182-212, 2012.

SEÇÃO 1

EVOLUÇÃO BIOLÓGICA: CONCEITOS, DISCIPLINAS E DEBATES



PALEONTOLOGIA E EVOLUÇÃO NO TEMPO PROFUNDO

Voltaire Dutra Paes Neto
Marcel Baêta Lacerda Santos
Tomaz Panceri Melo

Introdução: bases e peculiaridades

Desde as primeiras discussões sobre a evolução biológica, os fósseis estiveram presentes entre as pautas mais polêmicas. Fundamentais para a Paleontologia, eles representam o registro da vida pretérita preservada em rochas, especialmente nas rochas sedimentares¹. Foi estimulada pelos fósseis que a mente humana, várias vezes, se colocou a refletir não apenas sobre a vida, mas também sobre como o próprio planeta havia mudado ao longo do tempo (Figura 1).

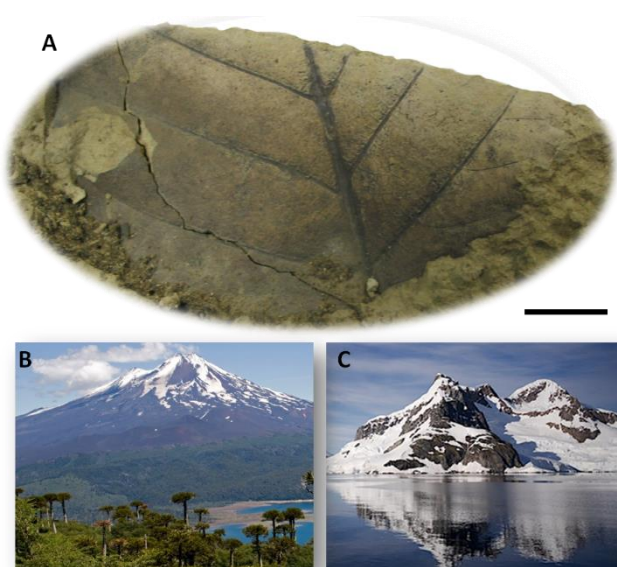


Figura 1. Uma viagem no tempo. A) Folha fóssil de *Nothofagus* de 4 milhões de ano atrás (Oligoceno), encontrada na Antártica. Fotografia de Tânia Dutra. B) Fotografia da Patagônia Argentina, ilustrando como seria aproximadamente a fitofisionomia da Antártica durante o Oligoceno, fotografia de Zuzana Salz. C) Antártica hoje, fotografia de Christopher Michel.

¹ As rochas sedimentares são aquelas formadas por processos que consolidam sedimentos (por exemplo, areia ou argila). Estes sedimentos, por sua vez, são oriundos de uma rocha fonte que pode também ser sedimentar, ou de outros dois tipos: as rochas ígneas e rochas metamórficas.

Paleontologia provém da união de *palaio*, que significa antigo, *ontos*, que significa coisas existentes e *logos* que significa estudo – ou seja, o estudo das coisas antigas. Embora sua relação com o pensamento evolutivo tenha mudado com o tempo, hoje ela ressurge como uma promissora fronteira a ser explorada na pesquisa e no ensino das Ciências Naturais. Veremos ao longo deste capítulo alguns dos tópicos mais relevantes sobre esta ciência e como ela pode nos ajudar a entender a complexidade da evolução biológica.

Antes, porém, precisamos entender quem são e como são preservados os fósseis. Diferenciamos os fósseis em dois grupos, os **somatofósseis**, onde parte do organismo é preservada, e os **icnofósseis**, onde os vestígios ou rastros do organismo são preservados (Figura 2). Estas duas formas de registro apresentam peculiaridades preservacionais e diferentes métodos de pesquisa. Os icnofósseis, por exemplo, fornecem com qualidade informações sobre a ecologia dos organismos extintos (ciência que chamamos de **Paleoecologia**), enquanto que os somatofósseis fornecem detalhes mais diretos sobre a biodiversidade pretérita, por exemplo, a anatomia do organismo. Ambas fornecem subsídios para estudos evolutivos de escalas populacionais e interespecíficas.

Para que, digamos, uma concha se torne fóssil, é necessário que ela esteja no lugar certo na hora certa. Na realidade, todo fóssil necessitou para sua formação ser envolvido por sedimento (como por exemplo, areia ou argila) em um ambiente onde estes se acumulem - o que chamamos de ambiente deposicional. O soterramento é um dos processos que compõem a chamada **fase bioestratinômica**, onde a entidade biológica ainda está sob os efeitos da biosfera. Isso significa, por exemplo, que um rio ao transportar uma concha pode depositá-la em um determinado local, que mais tarde será revolvido e a concha mais uma vez será transportada por ele. O retrabalhamento não é incomum no registro, e inclusive o candidato a fóssil pode ser soterrado diversas vezes, acabando por ser preservado em uma rocha cuja formação

começou muito tempo depois da morte do indivíduo. Um meandro ou o leito de um rio, o fundo de um lago, o leito do oceano, um delta, uma planície de inundação, um pântano ou uma duna são exemplos de ambientes de deposição. Na realidade estes ambientes só resguardarão sedimentos se o relevo em maior escala proporcionar que estes permaneçam protegidos da erosão. No leito oceânico isto fica mais claro, pois rios aportam sedimentos constantemente. Nos continentes estes locais são conhecidos como bacias sedimentares, ou seja, grandes zonas que em um determinado momento no passado estavam em condições de abrigar os sedimentos, frente a zonas mais soerguidas (altas).

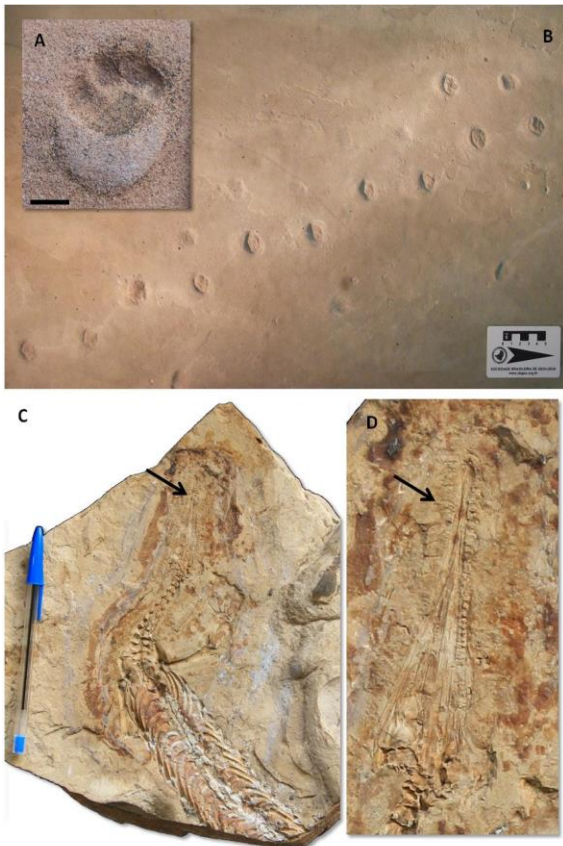


Figura 2. Exemplos de somatofósseis e icnofósseis. A) Detalhe da pegada de *Brasilichnium*, encontrada na Formação Botucatu (Período Cretáceo, aproximadamente 115 milhões de anos atrás) - este espécime foi encontrado em uma laje de pavimentação na cidade de Araraquara, São Paulo. Fotografia de Heitor Francischini. B) Trilha de pegadas de *Brasilichnium*, também da Formação Botucatu. Fotografia de Heitor Francischini. C) Esqueleto de *Stereosternum tumidum*, um mesossauro (réptil aquático), encontrado na Formação Irati (Permiano, aproximadamente 270 milhões de anos atrás).

Um ramo da paleontologia, a **tafonomia**, estuda justamente como se forma o registro fóssil, e de maneira mais abrangente, como atualmente os ambientes deposicionais tendenciam e alteram as informações sobre a comunidade que ali vive. Assim, ela nos fornece não apenas a base para entender como um fóssil é formado, mas quais informações paleoambientais eles podem nos trazer. Isto é importante, uma vez que, por exemplo, sabemos que as partes mais resistentes ou mineralizadas dos organismos (conchas, ossos, paredes celulares, etc...) tendem a se preservar com mais facilidade do que tecidos moles. São vários os processos que formam um fóssil, cada um deles resguardando detalhes distintos da morfologia. As variações decorrem dos diferentes ambientes deposicionais, e também do processo de transformação dos sedimentos inconsolidados que envolvem o fóssil em uma matriz rochosa.

É este último processo que chamamos de *diagênese*, onde ocorre a formação da rocha sedimentar – e um subproduto é a formação conjunta do fóssil, que chamamos de **fase fossildiagnética**. Nesta etapa, o candidato a fóssil passa a sofrer com os processos físico-químicos que consolidam os sedimentos, tornando, por exemplo, areia em arenito. Muitas vezes é justamente durante a fossildiagnese que o fóssil perde a maior parte de sua integridade original, sofrendo deformação ou dissolução, alterando sua forma e sua química. É neste momento que normalmente os resquícios de tecidos moles, biomoléculas e outras estruturas frágeis, se ainda presentes, são degradados em relação a componentes mais resistentes. Essa preservação diferencial faz com que o registro fossilífero global seja muito mais rico em moluscos ou vertebrados do que em platelmintos ou nematódeos (Figura 3).



Figura 3. Qualidade do registro para animais. Tendências posicionais dos cnidários, anelídeos, artrópodes, equinodermos, cordados e moluscos.

Entretanto, cada ambiente deposicional tem sua peculiaridade e, em alguns deles, os tecidos moles podem se preservar com facilidade. No nordeste do Brasil, as Formações Santana e Romualdo (unidades estratigráficas de rochas do Período Cretáceo), possuem aproximadamente 110 milhões de anos e guardam uma qualidade incrível de detalhes anatômicos (Figura 4). Estes locais nos ajudam a compreender, muitas vezes, a evolução de estruturas ou organismos não observáveis em outros depósitos – além de preservarem diversos grupos contemporâneos. Estes depósitos de alta qualidade são chamados de *Lagerstätten*, e combinando os registros mundiais, temos informações de quase todos os períodos geológicos.

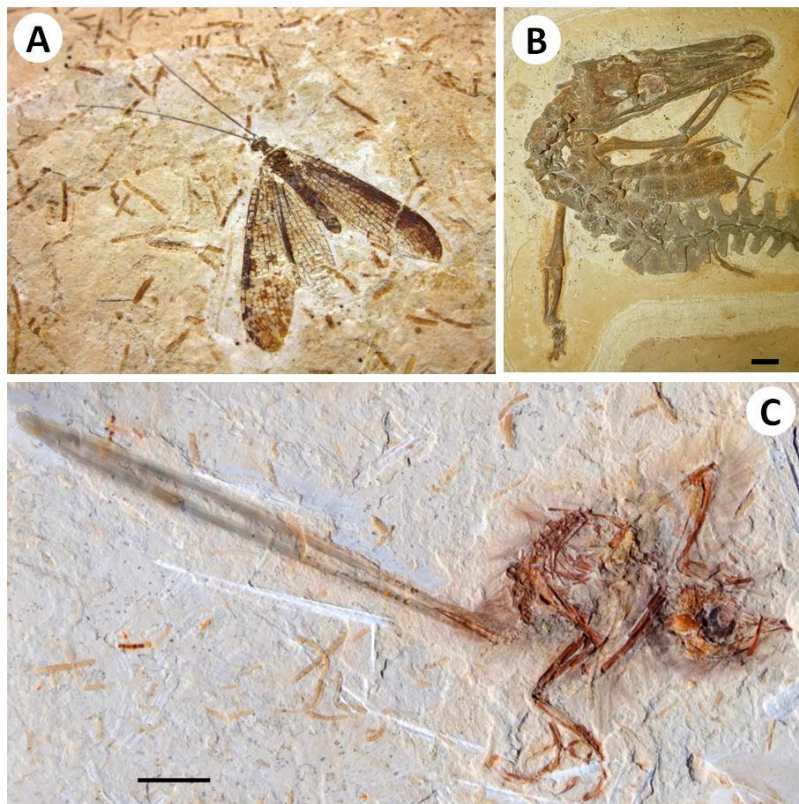


Figura 4. Fósseis da Formação Santana e Romualdo: inseto (A), o crocodiliforme *Susisuchus* (B) e a ave-enantiornite *Cratoaves* (C). Fotografias de Felipe Pinheiro e Ismar Carvalho.

Em rochas sedimentares, que não são *Lagerstätten*, a preservação é diferencial, isto é, alguns grupos ou estruturas são mais bem preservados que outros em um mesmo ambiente deposicional. As folhas, o caule e as raízes de uma mesma planta, por exemplo, podem não se preservar em uma mesma rocha sedimentar, ao passo que seus esporos (constituídos por esporopolenina, uma das estruturas mais resistentes produzidas pelos seres vivos), sim. Isto faz com que seja muito comum na **Paleobotânica**, a ciência que estuda as plantas fósseis, conhecer a folha, sem conhecer a caule ou a raiz correspondente.

Inicialmente, cada parte da planta pode ter um nome científico distinto, quando estas partes são encontradas juntas, reconhece-se então como seria o aspecto geral do organismo. Esta peculiaridade da Paleontologia ocorre em suas diversas áreas de investigação. Por exemplo, um grande predador de quase um metro, aparentado aos artrópodes do Período Cambriano (aproximadamente 505 milhões de anos atrás), teve diversas partes de seu corpo referidas a outros grupos (como cnidários e esponjas), até que finalmente um espécime mostrou que todas elas formavam um só animal do gênero *Anomalocaris*. Outro exemplo emblemático são os conodontes, cujo registro fóssil é abundante e bastante antigo, datando de antes do Período Cambriano, até o começo da Era Mesozoica. Este grupo era conhecido desde a década de 1930, a partir de suas microscópicas estruturas bucais mineralizadas; o conhecimento de sua morfologia externa, no entanto, era desconhecido. Durante a década de 80, foram encontrados espécimes com tecidos moles preservados, mostrando que o restante do corpo do animal era semelhante aos primeiros vertebrados. Hoje em dia, os conodontes são considerados os mais antigos vertebrados conhecidos, apresentando uma relação de parentesco ainda mais íntima com os gnatostomados (isto é, os vertebrados com mandíbulas) do que com os agnatos (como as lampréias, que não apresentam mandíbulas).

Estes casos dizem muito sobre a taxonomia utilizada pelos paleontólogos e o conceito da **morfoespécie**. Para o paleontólogo, apenas a morfologia está acessível, e em raríssimos casos dados moleculares podem ser acessados. Nesse sentido, é a diferença na morfologia de um fóssil com relação a outro que indica uma espécie distinta. Isto pode parecer trivial se pensarmos no exemplo de usar este conceito para diferenciar um elefante atual de um gato contemporâneo; entretanto, uma fêmea de elefante é distinta morfologicamente de um macho, e essa diferença resulta de um dimorfismo intraespecífico e não taxonômico. Aí vem a parte do

aprofundamento das pesquisas, buscando evidências indiretas para sustentar que tal fóssil é ou não uma nova espécie.

Existem diversos exemplos interessantes. Os gêneros de dinossauros herbívoros com chifres dos Estados Unidos, *Torosaurus* e *Triceratops*, foram considerados como sendo da mesma espécie recentemente – sendo o primeiro apenas a forma de um animal mais velho (neste caso, o nome *Torosaurus* entra em desuso). Em resumo, as rochas contendo fósseis são como fotografias antigas, um pouco distorcidas e com partes faltando, cabendo ao paleontólogo reconhecer as falhas no registro e os dados diretos e indiretos que elas nos fornecem (Figura 5).

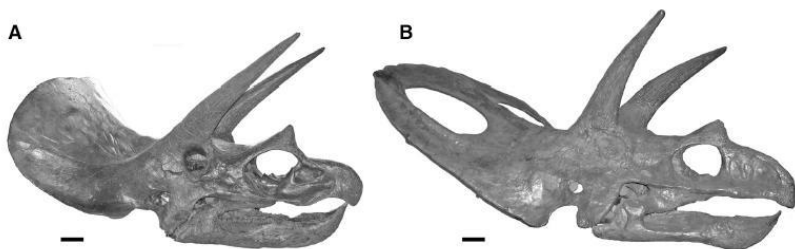


Figura 5. Comparação entre os crânios de *Triceratops* (A) e “*Torosaurus*” (B). Segundo Scanella e Horner (2010): a segunda espécie seria, na realidade, um *Triceratops* mais velho, e provavelmente de um dos sexos. Escala de 5 cm.

Paleontólogos e o Pensamento Evolutivo

Geralmente é atribuída a Fabio Colonna (1567-1640), um naturalista italiano, a primeira defesa de que os fósseis teriam uma origem orgânica e não mineral. Entretanto, existem registros mais antigos de pensadores que viram nos fósseis a chave para compreender que o mundo era mutável, entre eles o filósofo chinês Shen Kuo (1031- 1095 a.C) e o grego Heródoto (484-425 a.C). Foi com o naturalista e padre Nicolau Steno (1638 – 1686) que os fósseis ganharam destaque como **entidades biológicas**, em um período marcado pelo pensamento criacionista ocidental, onde o mundo era concebido como perfeito e bastante jovem, além de

imutável. Steno foi um contestador da natureza das rochas, formulando ideias sobre sua formação, bem como da gênese dos fósseis nelas contidos - e ainda hoje, muitas de suas “leis” são bases para estudos estratigráficos.

Quem é considerado o pai da Paleontologia, contudo, é o naturalista francês Georges Cuvier (1769-1832) - o responsável por trazê-la a um *status* de ciência. Foi o primeiro a identificar os fósseis através da nomenclatura binomial (anteriormente proposta por Carolus Linnaeus em 1735) e reconhecer que representavam grupos extintos, mas com características compartilhadas com grupos atuais. Assim o fez, graças à consolidação da **anatomia comparada** como método de pesquisa. Foi um dos primeiros a trabalhar com materiais fósseis sul-americanos, incluindo a descrição das Preguiças-Gigantes (*Megatherium*). Embora fosse contemporâneo de Lamarck, detestava (e desdenhava) qualquer teoria evolutiva da biodiversidade. Mas isso não significa que ele defendia um mundo completamente imutável, uma vez que sua teoria (o **Catastrofismo**) indicava um mundo onde diversos eventos dizimavam parte da biodiversidade, levando-os a **extinção completa**. Para muitos autores, este período de extinção era seguido por um processo de “recriação” de novos táxons.

Cuvier percebeu a aplicabilidade desse padrão: se determinados fósseis eram exclusivos de certas camadas eles poderiam ser usados como guias temporais, mesmo se estivessem distantes no espaço, e em rochas distintas. Este sistema ficou conhecido por Bioestratigrafia, que ainda hoje é utilizado, por exemplo, pelos paleontólogos empregados pela indústria petrolífera. Assim, os paleontólogos passaram a ordenar as rochas e suas respectivas coletâneas de fósseis, observando as mudanças na composição da biodiversidade ao longo do tempo. O tempo é fundamental para entender tanto o registro fóssil quanto a evolução, porque denota a antiguidade da vida e a temporalidade envolvida. Mas estas propostas não foram aceitas de imediato pela comunidade científica da época e nos anos que se seguiram ao

trabalho de Cuvier, os cientistas ainda concordavam que a Terra teria uma idade entre milhares a poucos milhões de anos.

Estas ideias só vieram a mudar alguns anos mais tarde, momento em que os ingleses Charles Darwin e Alfred Wallace revelaram ao mundo a seleção natural, atualmente o mais bem conhecido mecanismo evolutivo. Ao contrário do que poderia se pensar, os paleontólogos da época não viram com bons olhos as ideias contidas no livro *A Origem das Espécies*, de 1859. A crítica recaía na constatação de que a evolução biológica operava de forma lenta e gradual, já que na época vigoravam ideias progressistas e saltacionistas – onde a evolução operaria em pulsos. Para o naturalista Charles Darwin, os fósseis eram a chave para compreender que o mundo nem sempre foi o mesmo, mas reconhecia que seu registro era falho demais para revelar detalhes do processo evolutivo.

Ao longo do tempo, estas limitações ofuscaram o potencial da Paleontologia de brindar-nos novas abordagens sobre os processos e padrões evolutivos. Após a morte de Darwin, poucos eram os paleontólogos que se consideravam darwinistas. A maioria deles seguiam as escolas **neolamarckistas** e de **evolução ortogenética**, que refletiam uma vertente progressista para a evolução, sendo a última amplamente aceita entre os paleontólogos. Seu maior defensor foi Otto Schindewolf, que interpretava a evolução da seguinte forma: uma linhagem ancestral dava origem a diversas outras, mais especializadas, que ao longo do tempo degeneravam-se, causando a sua própria extinção. Estas ideias contrastavam com aquelas dos geneticistas, que nesta época despontavam com uma nova fronteira na ciência.

No final da primeira metade do século XX, algumas disciplinas se alinharam sob um pensamento evolutivo estritamente baseado nas ideias de Darwin, aplicadas sob a dinâmica evolutiva das populações, o que ficou conhecido como **Síntese Evolutiva (SE)** – em geral, produzindo o que hoje entendemos por Biologia. O paleontólogo estadunidense George G.

Simpson, especialmente durante o começo de seus trabalhos em prol da SE, fundamentou uma série de ideias sobre alguns processos evolutivos observáveis através do registro fóssil, destacando a importância da paleontologia para acessar a evolução em uma escala longa de tempo (e.g. Folguera e Lombardi, 2012). Nestes trabalhos iniciais, Simpson destacou a importância evolutiva das diferenças nas taxas evolutivas em explicar o surgimento de novos grupos e do papel das irradiações evolutivas (e.g. Simpson, 1944).

As **taxas evolutivas** refletem quanto uma linhagem muda em relação à outra (se é mais rápida ou mais lenta), ou de uma característica em relação à outra. As **irradiações evolutivas** seriam episódios de intensa divergência entre linhagens descendentes de um mesmo ancestral, resultando em diversos eventos de especiação em um curto período de tempo (do ponto de vista de tempo geológico). Para Simpson, ambos os fenômenos estariam ligados à transposição de zonas não-adaptativas, incluindo pelo próprio surgimento de “novas” zonas adaptativas (Simpson, 1944).

Entretanto, Simpson abdicou (em parte) do papel explicativo da Paleontologia ao se alinhar aos outros “arquitetos da síntese”, que se apoiavam primordialmente nas explicações da dinâmica dos genes nas populações como a única fonte informativa sobre os processos evolutivos. De uma forma geral, chamamos o processo de modificação entre as gerações de uma população, como por exemplo, a alteração das frequências alélicas, de **microevolução**. Para a SE os processos microevolutivos (como mutações, deriva genética, seleção natural e fluxo gênico) seriam suficientes para explicar o processo evolutivo como um todo. Com o passar dos anos, o papel da Paleontologia na Biologia Evolutiva foi reduzido a “evidenciar a evolução ao longo do tempo”, mostrando apenas os padrões evolutivos, pouco auxiliando no entendimento dos processos.

Novas abordagens e velhos problemas

Ainda hoje, a maioria dos livros didáticos reconhece na Paleontologia apenas um papel de evidenciar a evolução, sem trazer aportes novos sobre quaisquer temas mais gerais. Podemos ver isso, sucintamente, na ideia central do livro (Michael Chrichton, 1988) e do filme (Spielberg, 1992) *Jurassic Park* – onde dinossauros extintos são trazidos de volta à vida através de seu genoma. O ideário de que munidos **apenas** dos genes seja possível compreender em plenitude a complexidade do fenômeno da vida, foi central para a SE, e ainda permeia grande parte do pensamento evolutivo vigente em escolas e universidades. Entretanto, hoje em dia a Paleontologia retomou parte de seu potencial explicativo, se apoiando em fronteiras que a genética sozinha não consegue explicar. Alguns exemplos estão colocados abaixo.

- Qual o papel das extinções frente à evolução?
- Entre os diferentes tipos de especiação alguns são mais recorrentes?
- Nas irradiações evolutivas os tipos de especiação são relevantes?
Os gatilhos evolutivos que as proporcionam são distintos das especiações “comuns”?
- As espécies tendem a aumentar em diversidade ao mesmo tempo em que ficam diferentes entre si? Ou a diversidade e a disparidade morfológica são processos dissociados?
- As espécies podem representar unidades evolutivas distintas das populações?
- Qual o papel das interações ecológicas ao longo do tempo?
- Qual o papel das contingências evolutivas para explicar os padrões atuais e pretéritos.

Estas são algumas das perguntas que a paleontologia hoje em dia busca responder, não se isolando dos outros saberes, mas unida a eles para ter uma melhor percepção acerca destes

questionamentos. Hoje entendemos, por diversas linhas de evidência, que o planeta Terra apresenta mais de 4,8 bilhões de anos, e que a vida apresenta uma história quase tão-antiga. O tempo é crucial para que os processos evolutivos provoquem mudanças dramáticas no fenótipo e no genótipo dos seres vivos.

Muitas das questões listadas acima versam sobre processos e padrões que demandam muitas, talvez milhões de gerações, para serem observados, o que chamamos de **macroevolução**. Segundo os defensores da SE, a macroevolução nada mais é do que os efeitos da microevolução somados aos efeitos do tempo profundo (Figura 6). O conceito de macroevolução mudou desde que foi criado, e hoje de modo abrangente se trataria de toda evolução acima do nível das populações, por exemplo, na criação dos grandes grupos de seres vivos. Seguindo esta visão, toda a especiação e extinção seriam processos macroevolutivos também (Benton, 2015), mas o interessante é saber se estes processos podem ser reduzidos a explicações microevolutivas.

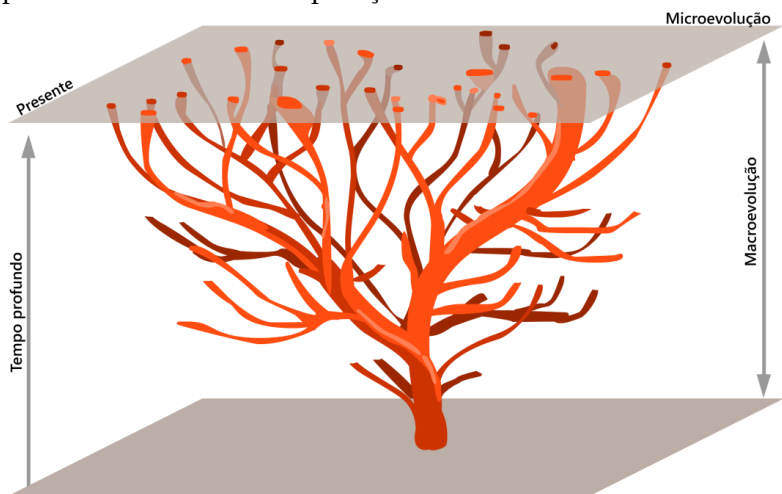


Figura 6. Representação esquemática da evolução das linhagens. No plano do topo, que representa o presente estão dispostos em pequenos pontos os clados atuais, e representados em linhas suas relações de parentesco no passado, até a origem da vida.

Nem todos os paleontólogos e biólogos aceitavam a ideia de que apenas processos no nível das populações fossem importantes para a evolução. Para refutar esta afirmação, os dissidentes deveriam mostrar que fenômenos acima ou abaixo do nível populacional seriam distintos. Diversos novos processos foram propostos e um dos que parece ainda ter algum respaldo é o de **seleção de espécies**. Ainda que bastante discutido, supostamente as espécies poderiam funcionar como indivíduos em uma população, onde cada espécie apresenta distintas taxas de reprodução (especiação) e de sobrevivência (taxa de extinção). Stephen J. Gould e Niles Eldredge lançaram, em 1979, o que foi chamado de **Teoria do Equilíbrio Pontuado**, que versa também neste sentido (Figura 7).

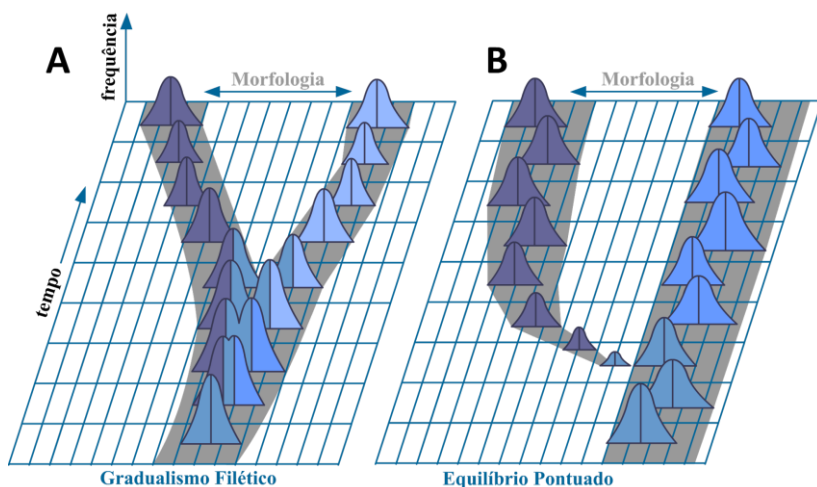


Figura 7. Representação da evolução gradual defendida pelos teóricos da SE (A) e pelos teóricos do Equilíbrio Pontuado (B). Note que o eixo horizontal representa uma diferença na estrutura dos organismos, o eixo vertical o tempo, e o eixo perpendicular representa a frequência de uma característica.

Na visão da SE, após um evento de cladogênese (separação de uma nova linhagem), gradualmente as linhagens-filhas se tornariam diferentes estruturalmente. Ao contrário da visão tradicional, para a Gould e Eldredge, baseados nos registros fósseis

espetaculares de trilobitas, as espécies apresentariam certa estabilidade no tempo. Esta estabilidade, chamada de **estase**, resultaria de uma redução das taxas evolutivas ou da oscilação dos processos microevolutivos. Os eventos de especiação mais comuns seriam aqueles em que a cladogênese decorreria da separação física de uma pequena porção da população, de modo que os efeitos da deriva genética seriam maiores. A pequena população evoluiria separadamente (ou perifericamente) e, em um tempo relativamente curto, apresentaria uma estrutura distinta daquela original. Esta proposta teria respaldo em inúmeros exemplos de fósseis (especialmente de moluscos e artrópodes), que parecem “inalterados” morfológicamente durante longos períodos de tempo, até que “subitamente” na próxima formação de rocha sedimentar a espécie já seria outra proximamente aparentada. Para Gould e Eldredge, este padrão não representa falhas no registro, mas exemplos de que as taxas evolutivas e os diferentes tipos de especiação seriam relevantes para explicar a origem de novas espécies.

Atualmente, não há um consenso sobre qual padrão foi mais comum na história evolutiva dos seres vivos, e embora o Equilíbrio Pontuado tenha perdido aceitação, as explicações não são mutuamente excludentes. Fica claro que alguns fenômenos evolutivos, considerados macroevolutivos, podem ter uma importância maior em longo prazo, como os eventos de especiação, extinção e as restrições do desenvolvimento (Figura 8).

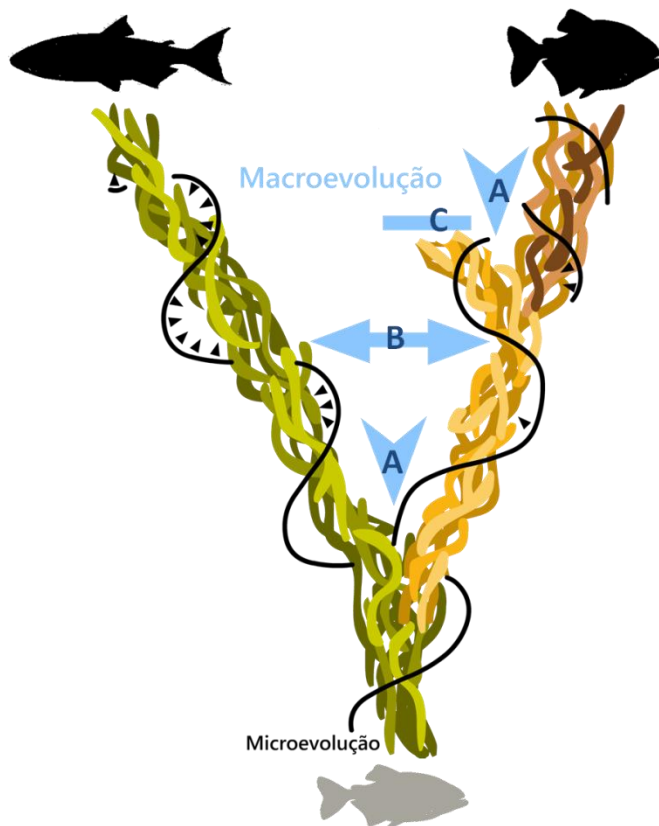


Figura 8. Representação da evolução de duas linhagens de peixes atuais. Cada linhagem é afetada por efeitos considerados microevolutivos e, em especial, os macroevolutivos: (A) eventos de cladogênese, (B) evolução independente e restrições do desenvolvimento, e (C) extinções.

O papel das irradiações e das extinções na evolução biológica

Talvez uma das maiores contribuições que a Paleontologia pode dar ao pensamento evolutivo é que, ainda que a microevolução esteja sempre ocorrendo, eventos estocásticos permeiam a história evolutiva das linhagens, alterando-as de tal forma que as taxas de especiação, o aumento de disparidade ou as taxas de extinção se alteram (Figura 8). Desta forma, no que diz respeito às espécies, reconhecemos dois processos antagônicos: um

que aumenta a diversidade e outro que a reduz. Por exemplo, o soerguimento do Istmo do Panamá fez com que a América do Norte e a América do Sul se conectassem depois de mais de 30 milhões de anos – tal evento possibilitou que muitas linhagens antes endêmicas de cada continente agora se dispersassem. O encontro entre estas biotas ficou conhecido como o **Grande Intercâmbio Biótico**, onde muitas espécies surgiram (especialmente oriundas de ancestrais nortenhos) enquanto outras pereceram (especialmente aquelas sulistas). Ainda que tenha sido severa, a extinção de alguns dos grupos nativos sul-americanos representa o que chamamos de **extinção de fundo** decorrente das interações dos organismos entre si e com o ambiente. Entretanto, existem ocasiões em que grande parte das espécies de distintos grupos se extingue simultaneamente, o que chamamos de **extinção em massa**.

Como mencionamos anteriormente, a bioestratigrafia utilizou os eventos de extinção, especialmente aquelas em massa, para se localizar no tempo. É assim, por exemplo, que foram definidos os limites temporais dos Períodos e Eras do Tempo Geológico (Carvalho, 2010). Na **Figura 9**, estão representados diversos eventos de extinções em massa que os seres vivos já presenciaram. A mais famosa extinção em massa, aquela entre o Período Cretáceo e o Período Paleógeno, foi tão dramática que marca o limite de duas Eras: o fim da Mesozoica e o começo da Cenozoica. Neste evento, a dinâmica dos ecossistemas se alterou completamente, com o desaparecimento da maior parte de seus integrantes, como os amonóides (moluscos marinhos), os mosassauros (lagartos marinhos), os pterossauros (arcossauros alados) e diversos grupos de dinossauros em ambiente terrestre, incluindo herbívoros e carnívoros de pequeno, médio e grande porte (Benton, 2013). A causa desta extinção em massa é tida como a queda de um grande asteroide que desestabilizou os ecossistemas globais, ao formar uma nuvem de poeira que cobriu o planeta por um ano (Pope et al., 2013) e também agravou as erupções

vulcânicas milenares que já assolavam os continentes do hemisfério norte (Renne et al., 2015).

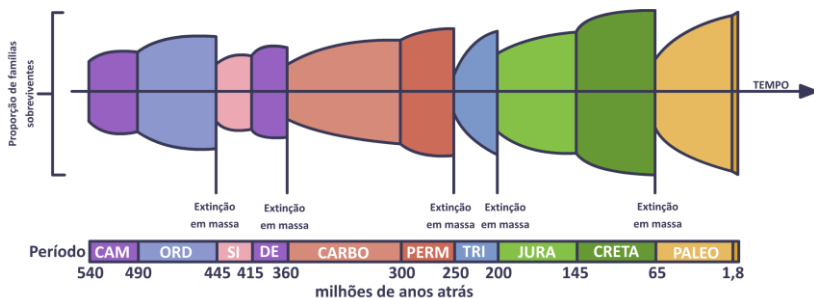


Figura 9. Representação das extinções em massa ao longo dos últimos 500 milhões de anos.

As extinções em massa são seguidas por um processo que cada vez chama mais atenção dos paleontólogos: a recuperação biótica (faunística e florística). É durante a recuperação biótica que os grupos sobreviventes passam a reestruturar os ambientes, aumentando em abundância, irradiando em novas espécies ou se extinguindo subsequentemente. Existem discussões interessantes se existe certa regularidade nos grupos sobreviventes e nos que se extinguem. Por exemplo, teriam as espécies mais generalistas (em algum atributo) um destino mais favorável do que as consideradas especialistas? Ou será que novidades evolutivas penderiam a balança da sobrevivência para aqueles que as portassem?

Por que analisar a história evolutiva no tempo profundo?

A maior extinção em massa não foi aquela que assolou os dinossauros e outros répteis, mas a que divide a Era Paleozoica da Era Mesozoica (Benton, 2005) (Figura 9). Durante o Permiano, último período da Era Paleozoica, os tetrápodes (todos os vertebrados terrestres) mais diversos e bem estabelecidos nos ecossistemas terrestres eram os pararrépteis e os sinápsidos, estes últimos dariam, posteriormente, origem aos ancestrais dos

mamíferos atuais. Entretanto, ao final do período, diversos fatores coincidiram causando a mais devastadora extinção já registrada, acarretando a extinção de diversos grupos de animais, como por exemplo, todos os trilobitas (animais marinhos incluídos nos artrópodes), quase todos os pararrépteis (apenas um único grupo sobreviveu) e sinápsidos (duas linhagens persistiram). Entre os fatores propostos estão: a união dos continentes formando o Pangeia, que afetou a dinâmica de correntes marítimas e de ar, além de episódios de erupções vulcânicas e impactos de asteroides (Benton, 2005; Sahney e Benton, 2008). Durante o começo do Período Triássico, que inicia a Era Mesozoica, tanto os ambientes terrestres quanto aquáticos apresentavam uma menor diversidade, quando comparada aqueles do Permiano, enquanto os componentes da fauna eram praticamente os mesmos. A recuperação da biodiversidade levou milhões de anos, como atestado pela ausência de registros de carvão (originado em florestas) e de organismos de recifes por aproximadamente 5 milhões de anos após o limite Permo-Triássico. A diminuição da cobertura vegetal alterou até mesmo a geologia global, o Triássico Inferior foi marcado por altas taxas de erosão, que mudaram o leito dos rios no mundo todo. Alguns ecossistemas podem ter demorado até 30 milhões de anos para atingir níveis de diversidade comparáveis aos do Permiano.

Um estudo recente mostrou que um gênero de sinápsido que sobreviveu a esta extinção em massa, o dicinodonte *Lystrosaurus*, apresentou uma mudança peculiar entre as populações pré- e pós-extinção. Antes da extinção, os indivíduos eram maiores e viviam em média oito anos, ao passo que durante o processo de recuperação faunística, os *Lystrosaurus* eram menores e viviam em média até os três anos, atingindo a idade reprodutiva antes desse período (Botha-Brink et al., 2016).

Os dicinodontes são interessantes porque durante o Permiano eram, em geral, pequenos animais, enquanto que ao longo do Período Triássico tornaram-se formas de maior porte,

apresentando grande diversidade, embora nunca tenham recuperado a disparidade morfológica permiana. Entretanto, antes mesmo do final do período estes animais foram extintos, provavelmente em eventos de extinção de fundo. Isto porque os ecossistemas passaram a ser dominados em diversidade por formas outrora raras, os arcossauros.

Os arcossauros hoje são representados apenas pelas aves e crocodilianos, cuja ancestralidade comum é tida por dados moleculares em até 250 milhões de anos atrás, ou seja, durante o Período Triássico. As aves formam um grupo bastante diverso, com quase 10 mil espécies, e uma disparidade morfológica bem expressiva (Brusatte et al., 2015). Já os crocodilianos apresentam apenas 23 espécies, cujas diferenças morfológicas são pequenas quando comparadas às aves. Em geral, pensamos nos crocodilianos como formas arcaicas, cuja forma ficou inalterada durante muito tempo, mas a Paleontologia pode nos mostrar como a história evolutiva inicial destes grupos pode revelar alguns padrões intrigantes. Os fósseis de arcossauros podem ser classificados quanto a sua relação de parentesco com os dois ramos atuais e, por isso, existe a linhagem crocodiliana, ou pseudossúquia, e aviana, ou avemetatarsália.

Os pseudossúquios, durante o final do Triássico, eram o grupo mais díspar de tetrápodes, incluindo formas carnívoras terrestres quadrúpedes ou bípedes, carnívoras semi-aquáticas ou terrestres herbívoras-onívoras (Figura 10). Assim, embora coexistissem com os primeiros dinossauros, um dos mais diversos grupos de avemetatarsálios, eram ainda mais diversos morfológicamente que estes. As formas triássicas de pseudossúquios contrastam com a dos crocodilianos atuais; embora existam grupos parecidos (Figura 10A), estes eram convergentes, significando que a similaridade não é resultado de maior parentesco. Os grupos triássicos mais aparentados aos crocodilianos atuais são formas pequenas terrestres como a da **Figura 10E**.

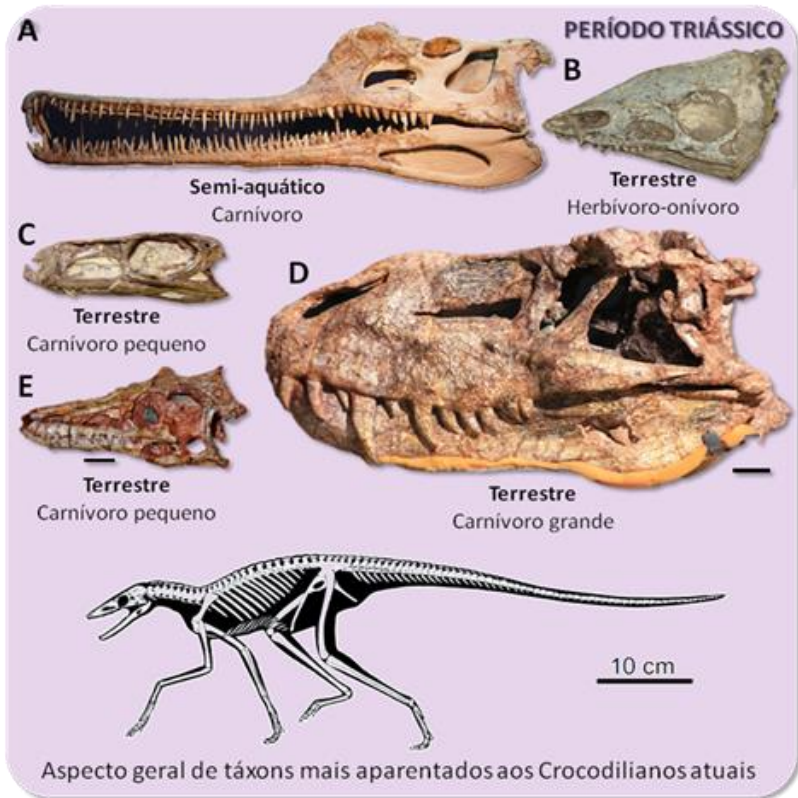


Figura 10. Crânios de Pseudosuchia: A) *Angistorhinus*, um fitossauro (retirada de Stocker e Butler, 2013), sem escala; B) *Aetosaurus*, um aetossauro (fotografia de Marcel Lacerda, 2016). C) *Gracilisuchus*, um gracilesuquídeo (retirado de Butler et al., 2014), escala 20 cm. D) *Prestosuchus*, um loricata não-crocodilomorfo (Lacerda et al., 2016), fotografia de Luiz Flávio Lopes. E) *Pseudohesperosuchus*, um crocodilomorfo (Irmis et al., 2013), fotografia do autor. Abaixo uma reconstrução do esqueleto de *Terrestrialisuchus*, um crocodilomorfo (modificado de Irmis et al., 2013).

Ao final do Período Triássico, porém, outro evento de extinção em massa assolou os ecossistemas terrestres e marinhos, ainda que suas causas sejam pouco conhecidas. O fato é que quase todas as linhagens de pseudossúquios foram extintas, enquanto que aquelas mais aparentadas a aves quase não foram afetadas (Figura 11). Os únicos sobreviventes dos pseudossúquios formam o que chamamos de crocodilomorfos, que posteriormente dariam origem aos

crocodilianos. Alguns estudos demonstraram que não há nada que explique o porquê desta sobrevivência diferencial (portanto, não seria uma seleção de espécies), parecendo que ao acaso estes grupos estavam na hora errada e no local errado.

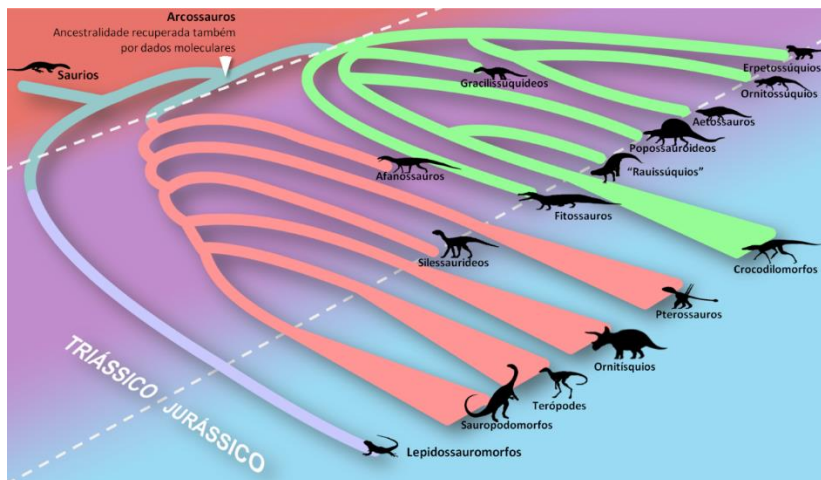


Figura 11. Cladograma estilizado da evolução dos arcossauros (baseado em Ezcurra et al., 2017), onde em rosa estão as linhagens mais aparentadas às aves atuais (incluindo os grupos de dinossauros ornitissauídeos, terópodes e sauropodomorfos) e em verde aquelas mais aparentadas aos crocodilianos atuais. Note que nenhuma linhagem verde, exceto a dos crocodilomorfos, ultrapassa a linha pontilhada que representa a extinção em massa do Triássico e do Jurássico. A espessura das linhagens representa aproximadamente o aumento da diversidade de espécies.

Todas estas linhagens sobreviventes irradiaram durante o Período Jurássico e Cretáceo, embora agora os avemetatarsálios sempre ganhassem em diversidade e disparidade em todos os cantos do planeta.

Exceto, talvez, no Brasil! Embora já existissem grupos de formas semi-aquáticas (Figura 12D) e marinhas (Figura 12F), mais aparentadas aos atuais, em nosso país e nos continentes do hemisfério sul (que na época formavam o continente Gondwana) os crocodilomorfos irradiaram, formando um grupo bastante heterogêneo de formas terrestres carnívoras (Figura 12A, B e C) e herbívoras (Figura 12E). Com a queda do asteroide no final do

Cretáceo, os pseudosúquios foram mais uma vez severamente afetados e apenas três linhagens sobreviveram: uma marinha, os Dyrosauridae; uma terrestre, os Sebesuchidae; e os semi-aquáticos, Crocodylia. Apenas estes últimos chegaram até os dias de hoje (Riff et al., 2012). A jornada evolutiva dos crocodilianos é um exemplo dentre diversas outras histórias evolutivas marcadas por eventos de irradiação e extinção. Assim, a imagem destes seres como primitivos e quase imutáveis não condiz com a história evolutiva do grupo.

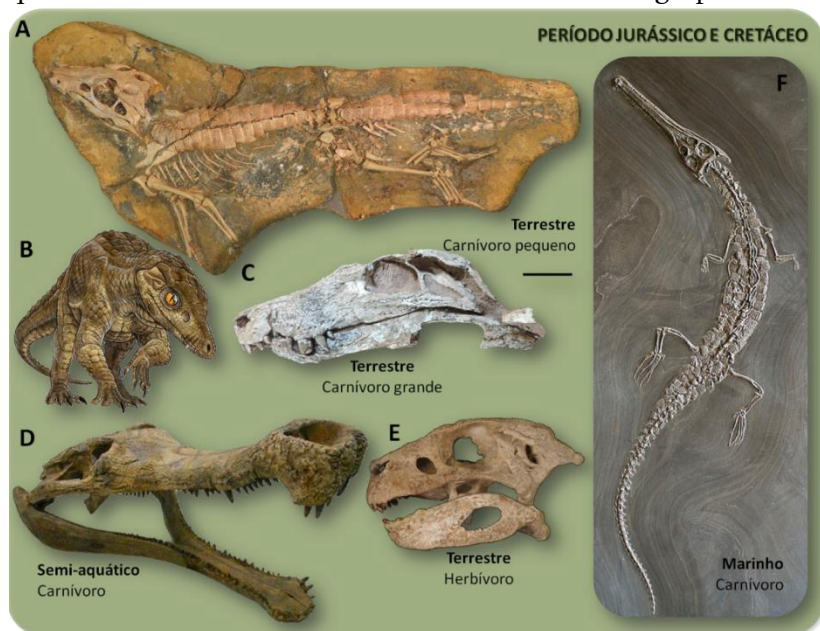


Figura 12. Exemplo da diversidade de crocodilomorfos pós-extinção do Triássico-Jurássico. A) *Araripesuchus gomesii*, uma forma carnívora terrestre de pequeno porte da Formação Santana (Cretáceo) do Brasil. Fotografia de Felipe Pinheiro. B) Representação do *Araripesuchus*, por Gabriel Lio. C) *Campinasuchus dinizi*, uma forma carnívora terrestre de grande porte da Formação Adamantina (Cretáceo) do Brasil. Fotografia de Pedro H. Fonseca D) *Sarcosuchus imperator*, uma forma carnívora semi-aquática de grande porte encontrada na Formação El Rhaz (Cretáceo) do Níger, possivelmente também encontrada no Brasil. E) *Simosuchus clarki*, uma forma herbívora terrestre da Formação Maevarano (Cretáceo) de Madagascar, fotografia de Jeanne Nevill. F) *Steneosaurus bollensis*, uma forma carnívora marinha da Formação Posidonienschiefer (Jurássico) da Alemanha.

Portanto, os processos que moldaram a biodiversidade atual foram necessariamente afetados por fatores históricos,

alguns deles imprevisíveis (pense na queda de um asteroide), que não são acessíveis a partir dos seres vivos atuais. Além disso, a simples escala de tempo envolvida impossibilita que se teste experimentalmente certas hipóteses, nos limitando a analisar os experimentos naturais preservados no registro fóssil. Para tanto, precisamos conhecer as limitações e as possibilidades do registro geológico, tanto quanto devemos entender os limites dos dados neontológicos.

Referências

- BENTON, M. J. Exploring macroevolution using modern and fossil data. *Proceedings of the Royal Society B*. 282:20150569, 2015
- BENTON, M. J. *When life nearly died: the greatest mass extinction of all time*. London: Thames & Hudson. 352p. 2005.
- _____. *Introduction to Paleobiology and the Fossil Record*. Wiley-Blackwell, 608p. 2013.
- BRUSATTE, S.L; O'CONNOR, J. K; JARVIS, E.D. The Origin and Diversification of Birds. *Current Biology* 25(19): 888-898, 2015.
- BOTHA-BRINK, J; CODRON, D; HUTTENLOCKER, A.K; ANGIELCZYK, K. D; RUTA, M. Breeding Young as a Survival Strategy during Earth's Greatest Mass Extinction. *Scientific Reports*, 6: 24053, 2016.
- BUTLER, R.J; SULIVAN, C; EZCURRA, M.D; LEUCONA, A; SOOKIAS, R.B. New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *BMC Evolutionary Biology*. 2014.
- CARVALHO, I. S. *Paleontologia*. 3ª edição. Rio de Janeiro. Interciência, 2010.
- EZCURRA, M; FIORELLI, L.E; MARTINELLI, A.G; ROCHER, S; BACZKO, M.B; EZPELETA, M; TABORDA, J.R.A; HECHENLEITNER, E.M; TROTTEYN, M. J; DESOJO, J.B. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*. 2017.
- LACERDA, M.B; MASTRANTONIO, B.M; FORTIER, D.C; SCHULTZ, C.L. New insights on *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942 (Pseudosuchia,

Loricata) based on new specimens from the “Tree Sanga” Outcrop, Chiniquá Region, Rio Grande do Sul, Brazil. *PeerJ*, 4:e1622. 2016.

IRMIS, R.B; NESBITT, S.J; SUES, H. Early Crocodylomorpha. IN: NESBITT, S.J., DESOJO, J.B., IRMIS, R.B. (eds). *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*. Geological Society, London, Special Publications, 379, 275–302. 2013.

POPE, K.O; D'HONDT, S.L; MARSHALL, C.R. Meteorite impact and the mass extinction of species at the Cretaceous/Tertiary boundary. *PNAS*. 95(19): 11028–11029, 1998.

RENNE, P.R; SPRAIN, C.J; RICHARDS, M.A; SELF, S. VANDERKLUYSEN, L; PANDE, K. State shift in Deccan volcanism at the Cretaceous-Paleogene boundary, possibly induced by impact. *Science*, v. 350, n. 6256, p. 76-78, 2015.

RIFF, D; SOUZA, R.G; CIDADE, G.M; MARTINELLI, A.G; SOUZA-FILHO, J.P. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terræ*, 9(1-2):12-40. 2012.

SAHNEY, S; BENTON, M. J. Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society B*. 275(1636): 759–765, 2008.

SCANNELLA, J; HORNER, J.R. "*Torosaurus* Marsh, 1891, is *Triceratops* Marsh, 1889 (Ceratopsidae: Chasmosaurinae): synonymy through ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(4): 1157–1168, 2010.

A HISTÓRIA EVOLUTIVA DOS HOMINÍNEOS: DO BIPEDALISMO AO SIMBOLISMO

Lucas Henriques Viscardi

Trazer o tema evolução humana ao debate sempre desperta o interesse da comunidade leiga e científica pelo simples fato de estarmos falando de nós mesmos. Entretanto, esse olhar normalmente acaba por ser carregado de vieses, especialmente fora do ambiente acadêmico, retratando a espécie humana como o “produto final” da evolução, como se fossemos o ápice do progresso da natureza. Mesmo no meio acadêmico, ainda nos deparamos com alguns pesquisadores que pensam assim, claro que não com os mesmos discursos que o público leigo, mas que fazem um distanciamento maior que o necessário entre o homem e a natureza. Sem tirar o mérito de nossa fantástica capacidade cognitiva, o objetivo do presente capítulo é apresentar, brevemente, nossa história evolutiva, tentando mostrar ao leitor as atuações da seleção natural e as respostas biológicas e culturais dos nossos ancestrais. Dentre os temas, abordaremos a evolução do bipedalismo, expansão do cérebro e os eventos de migração que ocorreram durante a história evolutiva humana.

Bipedalismo

Provavelmente, a imagem mais icônica quando falamos de evolução humana é a que retrata uma escala evolutiva do chimpanzé até um organismo cada vez mais ereto, tendo a nossa espécie como ponto final. Apesar de ser uma imagem que contém diversos erros, é inegável que ela retrata muito bem que, ao compararmos humanos aos outros primatas, uma das primeiras observações é sobre o nosso andar bípede. De acordo com o registro fóssil, os primeiros hominíneos (integrantes da linhagem que leva à origem dos humanos) com postura bípede seriam o

Sahelanthropus tchadensis – com datações de ~6,5 milhões de anos atrás (Ma), encontrado no Chade, África (Brunet et al., 2005; Zollikofer et al., 2005) –, e o *Orrorin tugenensis*, descoberto em Tugen Hills, no Quênia, datando aproximadamente 6 Ma (Richmond e Jungers, 2008). Apesar de haver algumas críticas quanto a qual teria sido a primeira espécie (Wolpoff et al., 2002), a bipedia é uma característica única dos hominíneos quando comparado com outros primatas, mas isso não significa que os outros primatas não adotem tal postura eventualmente.

Observações sobre a locomoção em primatas revelaram que em torno de 80% do comportamento bípede se dá durante o ato de transportar alimentos de um lugar a outro, mesmo que em cima das árvores (Hunt, 1996), o que nos ajuda a desenvolver hipóteses sobre como e por que adotamos a postura bípede como um comportamento contínuo, ao invés de eventual. Quando os indivíduos do gênero *Australopithecus* foram descobertos, especialmente os trabalhos relacionados à famosa Lucy (*Australopithecus afarensis*), análises de paleoambiente indicaram que estes viviam em ambientes de savana, o que contribui para que uma das relações diretas propostas para evolução da bipedia seria que ela teria se dado diante do recuo das savanas, forçando nossos ancestrais a migrarem de pequenos nichos florestais em busca de recursos.

Dessa maneira, aqueles organismos que conseguissem transportar uma quantidade substancial de recursos e com um andar eficiente até o próximo local teriam vantagens sobre aqueles que transportassem poucos recursos (e ainda com um andar debilitado), o que facilitaria serem predados por grandes felinos. Curiosamente, as descobertas de que o *Sahelanthropus tchadensis* (Vignaud et al., 2002), *Orrorin tugenensis* e *Ardipithecus ramidus* (Lovejoy et al., 2009; White et al., 2009) desenvolveram a bipedia em ambientes florestais e mistos com pastagens, acabou por levantar críticas a proposta relacionada à savana (Thorpe et al., 2007, 2014; Crompton et al., 2010). Entretanto, apesar dos

hominíneos terem sido encontrados nesses ambientes, o processo de recuo das florestas e expansão das savanas, devido a um clima mais seco, já havia iniciado anteriormente ou ao menos concomitante a esses períodos (Bonnefille, 2010). Assim, não podemos excluir a hipótese apresentada anteriormente de forma radical, podendo ter esse recuo das florestas atuado como um potencializador da seleção da bipedia, posteriormente ao desenvolvimento de uma postura mais bípede sobre as árvores.

Independentemente de quando e como ocorreu a seleção para um andar mais bípede, as pressões seletivas sobre o bipedalismo acabaram por resultar em uma pélvis que fosse mais encurtada antero-posteriormente, permitindo uma maior estabilidade no andar (Lovejoy, 1988; Rosenberg e Trevathan, 2002; Huseynov et al., 2016). Além disso, uma das características derivadas em hominíneos para o bipedalismo é a de uma lordose mais marcada, pois ela é essencial para que a parte superior do corpo esteja estabilizada sobre os membros inferiores por posicionar o centro de gravidade ligeiramente acima dos quadris. No sexo feminino, essa marcação é essencial devido às complicações da gestação, o que se reflete em um **dimorfismo sexual** entre homens e mulheres quanto à curvatura da terceira lombar (L3), algo já observado inclusive em *Australopithecus africanus* (Whitcome et al., 2007). Devido ao direcionamento mais vertical da coluna para o andar ereto, a posição do *foramen magnum*, onde encaixa-se a coluna vertebral na base do crânio, também direcionou-se para uma posição mais anterior (Kimbel et al., 2014). Respectivo aos membros inferiores dos hominíneos, pode-se observar que os joelhos são direcionados mais para dentro, nosso ângulo-q dos joelhos é mais valgo, sendo direcionados mais internamente do que outros primatas, permitindo colocar nossos pés no nosso centro de gravidade enquanto caminhamos (Lovejoy, 2007; Tardieu, 2010).

De forma geral, os australopitécíneos – que abrigam os gêneros *Sahelantropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus* e *Australopithecus* –

são espécies caracterizadas por andar bípede, que apresentam uma redução do prognatismo e do dimorfismo sexual, quando comparado com nossos parentes mais próximos, como chimpanzés e bonobos. Se pegarmos como exemplo a arcada dentária dos hominíneos e compararmos com outros primatas do Velho Mundo, vemos que os caninos são muito mais reduzidos na nossa linhagem e, conseqüentemente, com um diastema (espaçamento entre os dentes incisivos laterais e os caninos) menor (Plavcan, 2001). Curiosamente, em primatas o canino não está associado diretamente com alimentação, mas sim com a disputa entre machos pela posse de haréns ou por outros conflitos internos. Se utilizarmos os gorilas como exemplo, estes apresentam grandes e extremamente robustos caninos, mas se alimentam basicamente de folhas e eventualmente de frutos. Conseqüentemente, ao observarmos um menor dimorfismo sexual entre os caninos das espécies australopitecíneas, isso reflete na ocorrência de uma menor disputa entre machos, sugerindo uma estratégia mais monogâmica que poligâmica. O mesmo é observado em alguns macacos do Novo Mundo, como as espécies do gênero *Callithrix* e *Saimiri*, onde seu dimorfismo sexual é pequeno e, além de serem monogâmicos, os machos apresentam cuidado parental com os filhotes. Entretanto, algumas descobertas relativamente recentes, quanto ao *Australopithecus afarensis*, sugerem que um dimorfismo sexual moderado ainda seria presente quanto à diferença de tamanhos entre macho e fêmeas (Reno et al., 2003; Haile-Selassie et al., 2010; Reno e Lovejoy, 2015). Apesar dos australopitecíneos serem dotados de características que assemelham-se muito ao nosso gênero *Homo*, como as relativas ao esqueleto apendicular e também quanto à nossa coluna, o seu volume encefálico não é muito superior ao de um chimpanzé (330 cm³), oscilando entre 350-430 cm³ (Cornélio et al., 2016).

Os gêneros *Paranthropus* e o *Homo*: estratégias alimentares e a expansão do cérebro

Por volta de 2,5-2 milhões de anos atrás, os australopitécneos separam-se em dois grupos, dando origem a dois novos gêneros: os *Paranthropus* e os *Homo* (Wood and Strait, 2004). Muito ainda é debatido sobre exatamente quais seriam os australopitécneos mais próximos ao *Paranthropus* e ao *Homo*, mas o que podemos perceber é que houve uma pressão seletiva sobre os modos alimentares no qual cada um adotou diferentes estratégias. Os *Paranthropus*, por exemplo, desenvolveram um robusto aparato mastigatório, com arcos zigomáticos exagerados e localizados mais anteriormente que os outros hominíneos, onde passam os músculos temporais e masseter (Stedman et al., 2004). O “investimento” sobre esse aparato ocorreu mediante a estratégia de extrair recursos nutritivos majoritariamente de tubérculos e outros recursos de origem vegetal, como folhas e sementes (Cerling et al., 2011). Os espécimes conhecidos desse gênero foram encontrados desde a África do Sul (*P. robustus*) até a Tanzânia (*P. boisei*) e Etiópia (*P. aethiopicus*), com datações que variam de 2,6-2,2 Ma até 1,2 Ma (Cornélio et al., 2016). Apesar de ocorrerem mudanças radicais quanto à morfologia dos seus crânios, os volumes encefálicos não passam de 515cm³ que, corrigindo por sua massa corporal maior que dos australopitécneos, revela apenas um crescimento proporcional ao corpo. Devido à robustez desses músculos nesse gênero, observa-se novamente a formação de uma crista sagital bem marcada, algo que era sutil nos australopitécneos, remetendo ao que se encontra nos gorilas e chimpanzés hoje em dia. Em contrapartida, seus pós-crânios são praticamente iguais aos outros australopitécneos (Lewin e Foley, 2004b).

Diferentemente dos *Paranthropus*, o gênero *Homo* alimentava-se basicamente de recursos de origem animal, ricos em gorduras e proteínas. No entanto, as espécies conhecidas desse

período, como habilíneas (*Homo habilis* e *Homo rudolfensis*), não eram caçadores e sim carneiros oportunistas, alimentando-se das sobras de caças de outros animais, como os felinos, e competindo por esse recurso com hienas e abutres (Albert, 2015). Por terem adotado uma dieta composta por alimentos mais macios, mutações que levassem a um músculo temporal e masseter menor não impactariam negativamente sobre esses indivíduos e, assim, não ocorreria seleção negativa sobre o fenótipo. Dessa forma, se olharmos um dos genes responsáveis pela formação dos músculos da mastigação, pode-se observar que humanos, diferentemente de outros primatas, possuem o gene codificador para cadeias de miosina do tipo II, conhecido como *MYH16*, especificamente responsável na formação dos músculos temporais e masseter (Stedman et al., 2004). A redução desses músculos levou à remoção de **constrições evolutivas** para a expansão do cérebro: enquanto os cérebros dos *Paranthropus* encontravam-se encapsulados pelo seu aparato mastigatório, as espécies do gênero *Homo*, além de poderem crescer nas regiões temporais do cérebro de forma mais livre, também possuíam acesso a energia suficiente para sustentar o órgão mais dispendioso do nosso corpo.

A característica mais marcante do gênero *Homo* é a notável expansão de seu cérebro quando comparado com outros hominíneos. Tal expansão somada com um canal de parto estreito devido à seleção sobre o bipedalismo seria a origem de uma das grandes cicatrizes evolutivas que nos deparamos hoje: o processo de parto. Essa problemática provavelmente implicou na seleção de indivíduos mais sociais e empáticos, que assistissem as gestantes durante o processo de parto (Rosenberg e Trevathan, 2002).

O nome *H. habilis* provém exatamente dos antropólogos físicos associarem tanto seu tamanho de cérebro quanto sua capacidade de manuseio ao surgimento das primeiras ferramentas líticas no registro arqueológico (Kimbel et al., 1996; Ambrose, 2001). Entretanto, novas descobertas revelaram a presença de ferramentas líticas muito antes da origem das espécies habilíneas,

com datações que chegam à 3.3 Ma (Semaw et al., 1997; 2003; Stout et al., 2010; Harmand et al., 2015), o que quebra o paradigma de associar o surgimento das ferramentas concomitante com a expansão cerebral e abre a possibilidade de sua origem ainda no gênero dos *Australopithecus* (McPherron et al., 2010). Além disso, espécies com volume cerebral muito menor que o nosso também produzem ferramentas, apesar de não retocá-las com tantos detalhes, como os chimpanzés e os macacos prego o fazem (Pruetz e Bertolani, 2007; Ottoni e Izar, 2008; Pradhan et al., 2012; Pruetz et al., 2015).

Expansão do gênero *Homo*: evolução da cultura, tecnologia e a saída da África

Todo nosso contexto, até então, estava se dando no continente africano. Descoberto na ilha de Java, na Oceania, em 1891, por Eugène Dubois, o *Homo erectus* foi a primeira espécie hominínea que migrou da África para outros continentes. O *H. erectus* teria saído da África por volta de 2-1,8 Ma, no início do Pleistoceno, onde rapidamente chegou até a Ásia, Oceania e Europa (Baba et al., 2003; Mallegni et al., 2003; Whiten et al., 2009; Anton e Josh Snodgrass, 2012). Dotado de uma média de 950 cm³ de volume cerebral (Rightmire, 2013), tal espécie passou ainda por uma redução do prognatismo, expandindo sua face, além de apresentar uma maior estatura. Um dos marcos evolutivos desse período é que pela primeira vez observamos a produção de uma ferramenta trabalhada em todo o seu corpo, conhecida como “biface”, adquirindo, normalmente, um formato de gota e com seu gume cortante distribuído por suas laterais, uma característica marcante da tecnologia conhecida como **Acheulense** (Yravedra et al.; Diez-Martin et al., 2015). A produção dos bifaces é diferente do que era encontrada até então em contextos tanto de espécies *Homo* quanto de alguns australopitecíneos, onde se produzia basicamente lascas para cortar ou pedras martelo para quebrar objetos, o que

originou a tecnologia nomeada **Olduvaiense** (Whiten et al., 2009; Diez-Martin et al., 2015).

Estudos de neuroarqueologia demonstraram que, diferentemente da Olduvaiense, a produção da Acheulense necessita de um planejamento prévio muito mais sofisticado e que integra informações visuais, auditivas, sensoriais e motoras nas regiões do córtex temporal. Dessa maneira, a inovação tecnológica acaba por refletir um período em que provavelmente houve mudanças significativas no rearranjo neuronal dos hominíneos (Putt et al., 2017). Curiosamente, as mesmas regiões que são ativadas durante a produção dos bifaces também estão associadas com a fala, sugerindo uma relação evolutiva entre fala e produção de ferramentas complexas. Não obstante, o registro arqueológico mostra que os *H. erectus* eram caçadores e transportavam suas ferramentas por longas distâncias, dando inclusive um ar de personificação aos objetos (Thieme, 1997; Moncel et al., 2012; Plavcan, 2012), demonstrando mudanças radicais no seu comportamento quando comparado com outros hominíneos.

Diversos fósseis de *H. erectus* foram encontrados pelo mundo e com características morfológicas levemente diferenciadas, mas sua taxonomia tornou-se conflituosa, recebendo diversos nomes dependendo do continente em que eram descobertos. Assim, espécies encontradas na Ásia foram nomeadas como *H. erectus*, enquanto na África como *Homo ergaster* (Gilbert et al., 2003). Entretanto, descobertas no sítio de Dmanisi, na Geórgia, mostraram que a variabilidade morfológica que diferencia vários espécimes de continentes distintos já era presente em uma única população antes das suas migrações, sugerindo que elas foram fixadas por efeito de deriva genética durante os processos de migração e que seriam, na verdade, uma única espécie (*Homo erectus sensu lato*) (Lordkipanidze et al., 2013; Schroeder e Ackermann, 2017), com suas respectivas variabilidades morfológicas (Schwartz et al., 2014). Na Europa ainda encontramos outras nomenclaturas, como *Homo antecessor*

(Bermúdez de Castro et al., 1997; Rightmire, 1998) e o *Homo heidelbergensis* (Rosas e Bermúdez De Castro, 1998; Mounier et al., 2009), ambas espécies em constante debate quanto à sua posição filogenética. Enquanto o primeiro foi até então descoberto unicamente em Atapuerca, na Espanha, o segundo encontra-se na posição de ancestral comum a humanos modernos e neandertais (Stringer, 2012; Bruner et al., 2015). Para facilitar a leitura, aqui utilizaremos somente o termo *H. erectus*.

Interessantemente, nem toda a variabilidade morfológica do crânio encontrada no gênero *Homo* pode ser associada somente com a deriva genética. Novos trabalhos demonstraram que a seleção natural atuou sobre alguns traços, especialmente na face e mandíbula, o que pode sugerir adaptações repetitivas à dieta diante da diversidade de ambientes colonizados pelo gênero *Homo* (Schroeder e Ackermann, 2017).

Como comentado anteriormente, os eventos de migração ocorreram durante o período do Pleistoceno, o qual é marcado por pelo menos quatro grandes glaciações, conhecidas como Gunz, Mindel, Riss e Würm (Richards e Andersen, 2013). Esses eventos glaciais exigiram de nossos ancestrais as mais diversas estratégias para adaptação, sendo uma delas a **domesticação do fogo**. O fogo traria não apenas uma forma de ultrapassar barreiras impostas pelo frio, como facilitaria a absorção de recursos através do cozinhar dos alimentos, uma vez que possibilitam uma pré-digestão dos alimentos, que antes eram consumidos crus, e ainda afetaria nosso ciclo circadiano, prolongando nossa atividade durante a noite (Attwell et al., 2015). Além disso, essa inovação tecnológica relaxaria a força da seleção natural que atua sobre genes associados com adaptação ao frio, bem como sobre genes da via imune de resposta a patógenos presentes nos alimentos crus, especialmente na carne (Finch e Stanford, 2004; Attwell et al., 2015).

As datações mais antigas foram encontradas na África do Sul, na caverna de Swartkrans, por volta de 1,5 Ma, mas os estudos

apontam que não foram fogueiras provocadas pelos hominíneos, somente explorada e utilizada por eles de forma oportunas (Ambrose, 2001; Attwell et al., 2015), uma diferença que pode ser notada analisando o tempo e temperatura de queima que ficam registrados no sítio arqueológico. Os registros arqueológicos do uso de fogo mais antigos, conhecidos em situações controladas, provêm do sítio de Wonderwerk, África do Sul, em contexto Acheulense, sendo datadas de ~1 Ma (Berna et al., 2012), e em Israel, no sítio arqueológico de Benot Ya'aqov, datado de aproximadamente 790 mil anos (Ka), onde a fogueira foi montada com seis espécies diferentes de árvores (Goren-Inbar et al., 2004) e, por volta do mesmo período, na China (sítio de Zhoukoudian, China, 780-680 Ka) (Rolland, 2004). De acordo com alguns achados na Espanha, o *H. erectus* teria chegado à Europa por volta de 1,2-1,1 Ma (sítio *Sima del Elefante*, Atapuerca) (Carbonell et al., 2008). Curiosamente, as evidências do uso sistemático do fogo para região datam entre 780 e 980 Ka (Rhodes et al., 2016), com poucos achados anteriores à 400 Ka, sugerindo que talvez o uso do fogo não tenha sido adotado por todos grupos ou na frequência que se imaginava para um ambiente de baixas temperaturas como a Europa.

Origem dos *Homo sapiens* e do *Homo neanderthalensis*

O *H. erectus* adaptou-se aos mais diversos ambientes para os quais migrou. Entretanto, os grupos que se mantiveram na África e aqueles que de lá dispersaram acabaram por isolar-se reprodutivamente um dos outros, a menos que os futuros trabalhos de paleogenética mostrem o contrário. Europa e África apresentam climas bem distintos, onde a primeira encontrava-se em um ambiente de clima frio e a segunda era caracterizada por um clima quente. Dessa maneira, mutações surgindo e com pressões seletivas diferentes em ambos os grupos, somado ao isolamento reprodutivo, acabaria por direcionar o processo de

especiação que teria dado origem às duas espécies que são chaves para nosso próximo tema: o *Homo sapiens* na África (White et al., 2003) e o *Homo neanderthalensis* na Europa e Oriente Médio (Shea, 2003; Krause et al., 2007), ambos com grandes volumes cerebrais (~1530 cm³). Isso ocorreu por volta de 765-550 Ka (Bruner e Manzi, 2007; Prüfer et al., 2014).

Até recentemente, os espécimes de humanos modernos mais antigos conhecidos eram provindos de sítios datados de aproximadamente 160 Ka, na Etiópia (White et al., 2003; McDougall et al., 2005). Tudo mudou quando, no ano de 2017, foram datados os restos mortais dos espécimes Irhoud 10 e 11, do sítio de Jebel Irhoud, no Marrocos, com uma antiguidade de aproximadamente 315 Ka (Hublin et al., 2017; Richter et al., 2017). Tal achado foi extremamente importante para mostrar que o processo de especiação do *H. sapiens* ocorreu por todo o continente africano, não apenas no nordeste da África. Contudo, visto que sua face é moderna, mas seu neurocrânio apresenta ainda características arcaicas, o espécime em si não é classificado como *H. sapiens*, e sim um representante dos estágios iniciais do processo de especiação do mesmo (Hublin et al., 2017). Independentemente disso, essa descoberta alerta que algumas características anatomicamente modernas dos humanos são muito mais antigas que anteriormente proposto.

Os humanos modernos desenvolveram uma tecnologia complexa e carregada de simbolismo. Dentre suas tecnologias estavam as produções de lâminas de pedra, lanças e projéteis de arremesso (Sisk e Shea, 2011), e vestimentas (Clark e Kandel, 2013; Collard et al., 2016), enquanto no lado simbólico encontram-se adornos, como contas de colares (Henshilwood et al., 2002; Henshilwood, 2012; Bednarik, 2015), pingentes e outros materiais simbólicos, bem como a arte rupestre (Powell et al., 2009) e esculturas (Conard, 2003). Após o processo de especiação dos *H. sapiens* na África, os mesmos migram para fora da África, chegando na China por volta de 120 Ka, colonizando

sucessivamente todos os continentes, inclusive a Oceania e América (Liu et al., 2015). Ao sair da África, no entanto, os humanos encontraram-se com outras espécies de hominíneos, que previamente haviam colonizando tais espaços. Uma dessas espécies seria o *H. neanderthalensis*. Na região do Levante, que abrange uma vasta área do Mediterrâneo oriental (composta pela Síria, Iraque, Líbano, Israel, Palestina e Jordânia), foi provavelmente um dos primeiros encontros. Enquanto os humanos modernos ocuparam esse espaço entre 120 e 90 Ka, os neandertais se expandiram do norte para essa região, permanecendo entre 80 e 55 Ka, seguida de uma posterior reocupação dos humanos modernos (Sankararaman et al., 2012; Been et al., 2017). Apesar de próximo à África, curiosamente, os humanos modernos não chegam a se estabelecer no território europeu antes de ~45 Ka, sugerindo que talvez os neandertais tenham sido uma barreira adicional durante o processo de migração (Liu et al., 2015).

Nenhuma outra espécie de hominíneo, que não o *H. sapiens*, é tão conhecida pelo registro fóssil quanto o neanderthal. Descoberto no vale de Neander, o neanderthal já foi alvo dos mais polêmicos debates no que tange ao tema da evolução humana. Amplamente distribuído pela Eurásia, inclusive ao sul da Sibéria, o neanderthal era uma espécie adaptada especialmente ao frio, apesar de também serem encontrados no Oriente Médio (Kramer et al., 2001; Krause et al., 2007; Shea, 2013; Been et al., 2017). Algumas de suas adaptações ao frio são um corpo de menor estatura e mais atarracado que os *H. sapiens*, evitando maior troca de calor por existir menor contato com a superfície corporal, e narizes maiores e largos para ocorrer um pré-aquecimento e umidificação do ar antes da chega aos pulmões (Stegmann et al., 2002; Sazzini et al., 2014). Diferentemente dos humanos modernos, a tecnologia mais prevalentemente encontrada em contexto com os neanderthais são as lanças de curto alcance, e não de arremesso, não havendo muitas evidências de projéteis, apesar de não serem nulas (Hardy et al., 2013), o que acaba por apontar

para uma caça mediante uma maior aproximação. Isso reflete em um maior padrão de traumas ósseos no corpo dos neandertais, uma vez que eles estariam mais expostos à reação de defesa de grandes herbívoros do que os humanos (Berger e Trinkaus, 1995; Trinkaus, 2012). Também há uma maior prevalência de lascas do que lâminas, que diferem quanto ao seu tamanho e comprimento, sendo as lascas mais curtas e largas, indicando armamento mais pesado (Bar-Yosef e Kuhn, 1999; Finlayson e Carrión, 2007; Meignen, 2012). Além disso, apesar dos neandertais também terem desenvolvido vestimentas, elas diferenciavam-se por serem menos adaptadas ao frio do que as dos humanos modernos (Sørensen, 2009; Collard et al., 2016). Essa diferenciação na vestimenta é, provavelmente, um reflexo de os neandertais já possuírem adaptações biológicas ao frio.

Devido à sua extinção por volta de 25-30 Ka (Finlayson et al., 2004), por muito tempo se atribuiu ao neanderthal uma identidade de um indivíduo com capacidades cognitivas bem abaixo das observadas nos humanos modernos, justificando sua perda de território contínua pela Eurásia, com seus últimos assentamentos na região ibérica em torno de 25-30 Ka, conhecida como fronteira do Ebro, em homenagem às margens do rio que leva o respectivo nome (Zilhão, 1993). Felizmente, sucessivos estudos têm trazido à tona um maior esclarecimento das capacidades cognitivas dos neandertais, indicando manufaturas de ferramentas complexas e capacidade de abstração (Zilhão, 2008). Dentre os achados mais fascinantes, encontram-se sepulturas como oferendas (Pettitt, 2002; Zilhao e Trinkaus, 2002; d'Errico et al., 2003; Rendu et al., 2013), pinturas rupestres (Pike et al., 2012) e a construção ritualística mais antiga conhecida, datada de aproximadamente 176 Ka, encontrada na caverna de Bruniquel no sul da França (Jaubert et al., 2016). Não obstante, estudos no campo da genética também têm demonstrado que o *background* biológico para capacidades cognitivas observadas em humanos já estariam presentes nos neandertais (Paixão-Côrtes et al., 2013).

Independentemente de no passado os estudos arqueológicos terem sugerido a convivência e fluxo gênico entre ambas as espécies (Trinkaus et al., 2001), somente após a tecnologia da paleogenética e o sequenciamento do genoma do neanderthal ficou claro e aceito pela comunidade acadêmica que ambas as espécies conviveram e se miscigenaram, deixando partes de seus genomas nas populações europeias e asiáticas (Green et al., 2010). O processo de miscigenação teria se dado na região do Levante, comentada anteriormente, logo após a saída da África pelos humanos modernos, em torno de 100 Ka (Sankararaman et al., 2012; Kuhlwilm et al., 2016). Isso demonstra que humanos e neandertais eram espécies muito mais próximas do que se pensava, bem como provavelmente apresentavam capacidades de socialização e cognição semelhantes, visto que coabitaram e se miscigenaram.

Conclusão

Como apresentado ao longo do capítulo, a evolução humana não é marcada por uma ideia de progresso, como é recorrentemente apresentada para o público leigo. Dentre os 7 milhões de anos que nos separam do nosso ancestral comum com os chimpanzés, os hominíneos passaram por diversos processos de alterações climáticas e ocupação de novos nichos. Observamos um crescente aumento do cérebro, mas este não era necessariamente o pré-requisito para produção de ferramentas. Todavia, é inegável que mediante respostas tecnológicas e culturais diante da necessidade de ultrapassar barreiras ecológicas, os hominíneos também foram alterando seu próprio nicho e impactando a forma como a seleção natural atuaria sobre nosso fenótipo. Nossa forma de dormir, alimentar, abrigar-nos do frio, socializar e pensar são todos frutos de uma longa e complexa história evolutiva entre genética e cultura que ainda há muito que nos surpreender.

Referências

- Albert RM (2015). Anthropocene and early human behavior. *The Holocene*, 25:1542–1552.
- Ambrose SH (2001). Paleolithic technology and human evolution. *Science*, 291:1748–1753.
- Antón SC, Josh Snodgrass J (2012). Origins and evolution of genus *Homo*. *Current Anthropology*, 53:S479–S496.
- Attwell L, Kovarovic K, Kendal JR (2015). Fire in the Plio-Pleistocene: the functions of hominin fire use, and the mechanistic, developmental and evolutionary consequences. *Journal of anthropological sciences*, 93:1–20.
- Baba H, Aziz F, Kaifu Y, Suwa G, Kono RT, Jacob T (2003). *Homo erectus* calvarium from the Pleistocene of Java. *Science*, 299:1384–1388.
- Bar-Yosef O e Kuhn SL (1999). The Big Deal about Blades: Laminar Technologies and Human Evolution. *American Anthropologist*, 101:322–338.
- Bednarik RG (2015). The Significance of the Earliest Beads. *Advances in Anthropology*, 5:51–66.
- Been E, Hovers E, Ekshtain R, Malinski-Buller A, Agha N, Barash A, et al. (2017). The first Neanderthal remains from an open-air Middle Palaeolithic site in the Levant. *Science Reports*, 7:2958.
- Berger TD, Trinkaus E (1995). Patterns of Trauma among the Neandertals. *Journal of Archaeological Science*, 22:841–852.
- Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M (1997). A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science*, 276:1392–1395.
- Berna F, Goldberg P, Horwitz LK, Brink J, Holt S, Bamford M, et al. (2012). Microstratigraphic evidence of in situ fire in the Acheulean strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape province, South Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109:E1215–E1220.
- Bonnefille R (2010). Cenozoic vegetation, climate changes and hominid

- evolution in tropical Africa. *Global and Planetary Change*, 72:390–411.
- Bruner E, Grimaud-Hervé D, Wu X, de la Cuétara JM, Holloway R (2015) A paleoneurological survey of *Homo erectus* endocranial metrics. *Quaternary International*, 368:80-87.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Lieberman DE, Likius A, Mackaye HT, et al. (2005) New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad. *Nature*, 434:752–755.
- Bruner E e Manzi G (2007). Paleoneurology of an “early” Neandertal: endocranial size, shape, and features of Saccopastore. *Journal of Human Evolution*. 54:729-742.
- Carbonell E, Bermudez de Castro JM, Pares JM, Perez-Gonzalez A, Cuenca-Bescos G, Olle A, et al. (2008). The first hominin of Europe. *Nature*, 452:465–469.
- Cerling TE, Mbua E, Kirera FM, Manthi FK, Grine FE, Leakey MG, et al. (2011). Diet of *Paranthropus boisei* in the early Pleistocene of East Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108:9337–9341.
- Clark JL, Kandel AW (2013). The Evolutionary Implications of Variation in Human Hunting Strategies and Diet Breadth during the Middle Stone Age of Southern Africa. *Current Anthropology*, 54:S269–S287.
- Collard M, Tarle L, Sandgathe D, Allan A (2016). Faunal evidence for a difference in clothing use between Neanderthals and early modern humans in Europe. *Journal of Anthropological Archaeology*, 44:235–246.
- Conard NJ (2003). Palaeolithic ivory sculptures from southwestern Germany and the origins of figurative art. *Nature*, 426:830–832.
- Cornélio AM, de Bittencourt-Navarrete RE, de Bittencourt Brum R, Queiroz CM, Costa MR (2016). Human Brain Expansion during Evolution is Independent of Fire Control and Cooking. *Frontiers in Neuroscience*, 10:167.
- Crompton RH, Sellers WI, Thorpe SKS (2010). Arboreality, terrestriality and bipedalism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365:3301–3314.
- d’Errico F, Henshilwood C, Lawson G, Vanhaeren M, Tillier A-M, Soressi M, et al. (2003). Archaeological Evidence for the Emergence of Language,

Symbolism, and Music – an Alternative Multidisciplinary Perspective. *Journal of World Prehistory*, 17:1–70.

Diez-Martin F, Sanchez Yustos P, UribeArrea D, Baquedano E, Mark DF, Mabulla A, et al. (2015). The Origin of The Acheulean: The 1.7 Million-Year-Old Site of FLK West, Olduvai Gorge (Tanzania). *Science Reports*, 5:17839.

Finch CE, Stanford CB (2004). Meat-adaptive genes and the evolution of slower aging in humans. *The Quarterly review of biology*, 79:3–50.

Finlayson C, Carrión JS (2007). Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 22:213–222.

Finlayson C, Finlayson G, Pacheco FG, Vidal JR (2004). Did the moderns kill off the Neanderthals? A reply to F. d'Errico and Sanchez Goni. *Quaternary Science Reviews*, 23:1205–1209.

Gilbert WH, White TD, Asfaw B (2003). *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis,"* and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution*, 45:255–259.

Goren-Inbar N, Alperson N, Kislev ME, Simchoni O, Melamed Y, Ben-Nun A, et al. (2004). Evidence of hominin control of fire at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science*, 304:725–727.

Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, et al. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, 328:710–722.

Haile-Selassie Y, Latimer BM, Alene M, Deino AL, Gibert L, Melillo SM, et al. (2010). An early Australopithecus afarensis postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107:12121–12126.

Hardy BL, Moncel MH, Daujeard C, Fernandes P, Béarez P, Desclaux E, et al. (2013). Impossible Neanderthals? Making string, throwing projectiles and catching small game during Marine Isotope Stage 4 (Abri du Maras, France). *Quaternary Science Reviews*, 82:23–40.

Harmand S, Lewis JE, Feibel CS, Lepre CJ, Prat S, Lenoble A, et al. (2015). 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature*, 521:310–315.

Henshilwood CS (2012). Late Pleistocene Techno-traditions in Southern Africa: a Review of the Still Bay and Howiesons Poort, c. 75-59 ka. *Journal of*

World Prehistory, 25:205–237.

Henshilwood CS, d'Errico F, Yates R, Jacobs Z, Tribolo C, Duller T. et al. (2002). Emergence of modern human behavior: Middle Stone Age engravings from South Africa. *Science*, 295:1278–1280.

Hublin J-J, Ben-Ncer A, Bailey SE, Freidline SE, Neubauer S, Skinner MM, et al. (2017). New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature*, 546:289–292.

Hunt KD (1996). The postural feeding hypothesis: an ecological model for the evolution of bipedalism. *South African Journal of Science*, 92:77–90.

Huseynov A, Zollikofer CPE, Coudyzer W, Gascho D, Kellenberger C, Hinzpeter R, et al. (2016). Developmental evidence for obstetric adaptation of the human female pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*:113:5227–5232.

Jaubert J, Verheyden S, Genty D, Soulier M, Cheng H, Blamart D, et al. (2016). Early Neanderthal constructions deep in Bruniquel Cave in southwestern France. *Nature*, 534:111–114.

Kimbel WH, Suwa G, Asfaw B, Rak Y, White TD (2014). *Ardipithecus ramidus* and the evolution of the human cranial base. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111:948–53.

Kimbel WH, Walter RC, Johanson DC, Reed KE, Aronson JL, Assefa Z, et al. (1996). Late Pliocene *Homo* and Oldowan Tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 31:549–561.

Kramer A, Crummett TL, Wolpoff MH (2001). Out of Africa and into the Levant: Replacement or admixture in Western Asia? *Quaternary International*, 75:51–63.

Krause J, Orlando L, Serre D, Viola B, Prüfer K, Richards MP, et al. (2007). Neanderthals in central Asia and Siberia. *Nature*, 449:902–904.

Kuhlwilm M, Gronau I, Hubisz MJ, de Filippo C, Prado-Martinez J, Kircher M, et al. (2016). Ancient gene flow from early modern humans into Eastern Neanderthals. *Nature*, 530:429–433.

Liu W, Martinon-Torres M, Cai Y, Xing S, Tong H, Pei S, et al. (2015). The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*, 526:696–699.

- Lordkipanidze D, de León MS, Margvelashvili A, Rak Y, Rightmire GP, Vekua A, et al. (2013). A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*. *Science*, 342:326–331.
- Lovejoy CO (1988). Evolution of Human Walking. *Scientific American*, 259:118–125.
- Lovejoy CO (2007). The natural history of human gait and posture. Part 3. The knee. *Gait & Posture*, 25:325–341.
- Lovejoy CO, Suwa G, Spurrlock L, Asfaw B, White TD (2009). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science*, 326:71e1-e6.
- Mallegni F, Carnieri E, Bisconti M, Tartarelli G, Ricci S, Biddittu I, et al. (2003). *Homo cepranensis* sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. *Comptes Rendus Palevol*, 2:153–159.
- McDougall I, Brown FH, Fleagle JG (2005). Stratigraphic placement and age of modern humans from Kibish, Ethiopia. *Nature*, 433:733–736.
- McPherron SP, Alemseged Z, Marean CW, Wynn JG, Reed D, Geraads D, et al. (2010). Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature*, 466:857–860.
- Meignen L (2012). Levantine perspectives on the middle to upper Paleolithic “transition.” *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 40:12–21.
- Moncel M-H, Chiotti L, Gaillard C, Onoradini G, Pleurdeau D (2012). Non-utilitarian lithic objects from the European Paleolithic. *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*, 40:24–40.
- Mounier A, Marchal F, Condemi S (2009). Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution*, 56:219–246.
- Ottoni EB, Izar P (2008). Capuchin monkey tool use: Overview and implications. *Evolutionary Anthropology*, 17:171–178.
- Paixão-Côrtes VR, Viscardi LH, Salzano FM, Cátira Bortolini M, Hünemeier T (2013). The cognitive ability of extinct hominins: Bringing down the hierarchy using genomic evidences. *American Journal of Human Biology*, 25:702–705.

- Pettitt P (2002). The Neanderthal dead. *Before Farming*, 2002:1–26.
- Pike AWG, Hoffmann DL, Garcia-Diez M, Pettitt PB, Alcolea J, De Balbin R, et al. (2012). U-Series Dating of Paleolithic Art in 11 Caves in Spain. *Science*, 336:1409–1413.
- Plavcan JM (2001). Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, Suppl 33:25–53.
- Plavcan MJ (2012). Body Size, Size Variation, and Sexual Size Dimorphism in Early *Homo*. *Current Anthropology*, 53:S409–S424.
- Powell A, Shennan S, Thomas MG (2009). Late Pleistocene Demography and the Appearance of Modern Human Behavior. *Science*, 324:1298–1301.
- Pradhan GR, Tennie C, van Schaik CP (2012). Social organization and the evolution of cumulative technology in apes and hominins. *Journal of Human Evolution*, 63:180–190.
- Pruetz JD, Bertolani P (2007). Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, Hunt with Tools. *Current Biology*, 17:412–417.
- Pruetz JD, Bertolani P, Onlt KB, Lindshield S, Shelley M, Wessling EG (2015). New evidence on the tool-assisted hunting exhibited by chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in a savannah habitat at Fongoli, Sénégal. *Royal Society Open Science*, 2: 140507.
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, et al. (2014). The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*, 505:43–49.
- Putt SS, Wijeakumar S, Franciscus RG, Spencer JP (2017). The functional brain networks that underlie Early Stone Age tool manufacture. *Nature Human Behavior*, 1:102.
- Rendu W, Beauval C, Crevecoeur I, Bayle P, Balzeau A, Bismuth T (2013). Evidence supporting an intentional Neandertal burial at La Chapelle-aux-Saints. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111:81–86.
- Reno PL, Lovejoy CO (2015). From Lucy to Kadanuumuu: balanced analyses of *Australopithecus afarensis* assemblages confirm only moderate skeletal dimorphism. *PeerJ*, 3:e925.
- Reno PL, Meindl RS, McCollum MA, Lovejoy CO (2003). Sexual dimorphism in

Australopithecus afarensis was similar to that of modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100:9404–9409.

- Rhodes SE, Walker MJ, López-Jiménez A, López-Martínez M, Haber-Urriarte M, Fernández-Jalvo Y, et al. (2016). Fire in the Early Palaeolithic: Evidence from burnt small mammal bones at Cueva Negra del Estrecho del Río Quípar, Murcia, Spain. *Journal of Archaeological Science Reports*, 9:427–436.
- Richards DA, Andersen MB (2013). Time Constraints and Tie-Points in the Quaternary Period. *Elements*, 9:45–51.
- Richmond BG, Jungers WL (2008). *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science*, 319:1662–1665.
- Richter D, Grün R, Joannes-Boyau R, Steele TE, Amani F, Rué M, et al. (2017). The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature*, 546:293–296.
- Rightmire G (1998). Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology*, 6:218–227.
- Rightmire G (2013). *Homo erectus* and Middle Pleistocene hominins: Brain size, skull form, and species recognition. *Journal of Human Evolution*, 65:223–252.
- Rolland N (2004). Was the Emergence of Home Bases and Domestic Fire a Punctuated Event? A Review of the Middle Pleistocene Record in Eurasia. *Asian Perspectives*, 43:248–280.
- Rosas A, Bermúdez De Castro JM (1998). The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios*, 31:687–697.
- Rosenberg K, Trevathan W (2002). Birth, obstetrics and human evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology*, 109:1199–1206.
- Sankararaman S, Patterson N, Li H, Pääbo S, Reich D (2012). The Date of Interbreeding between Neandertals and Modern Humans. *PLoS Genetics*, 8: e1002947.
- Sazzini M, Schiavo G, De Fanti S, Martelli PL, Casadio R, Luiselli D (2014). Searching for signatures of cold adaptations in modern and archaic humans: hints from the brown adipose tissue genes. *Heredity*, 113:259–

267.

Schroeder L, Ackermann RR (2017). Evolutionary processes shaping diversity across the *Homo* lineage. *Journal of Human Evolution*, 111:1-17.

Schwartz JH, Tattersall I, Chi Z (2014). Comment on “A Complete Skull from Dmanisi, Georgia, and the Evolutionary Biology of Early *Homo*”. *Science*, 344:360-360.

Semaw S, Renne P, Harris JW, Feibel CS, Bernor RL, Fesseha N, et al. (1997). 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, 385:333-336.

Semaw S, Rogers MJ, Quade J, Renne PR, Butler RF, Dominguez-Rodrigo M, et al. (2003). 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 45:169-177.

Shea JJ (2003). Neandertals, competition, and the origin of modern human behavior in the Levant. *Evolutionary Anthropology*, 12:173-187.

Shea JJ (2013). The Middle Paleolithic of the East Mediterranean Levant The Middle Paleolithic of the East Mediterranean Levant. *Journal of World Prehistory*, 17:313-394.

Sisk ML, Shea JJ (2011). The African Origin of Complex Projectile Technology: An Analysis Using Tip Cross-Sectional Area and Perimeter. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011:8.

Sørensen B (2009). Energy use by Eem Neanderthals. *Journal of Archaeological Science*, 36:2201-2205.

Stringer C (2012). The Status of *Homo heidelbergensis* (Schoetensack 1908). *Evolutionary Anthropology*, 21:101-107.

Stedman HH, Kozyak BW, Nelson A, Thesier DM, Su LT, Low DW, et al. (2004). Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature*, 428:415-418.

Stegmann ATJ, Cerny FJ, Holliday TW (2002). Neandertal cold adaptation: physiological and energetic factors. *American Journal of Human Biology*, 14:566-583.

Stout D, Semaw S, Rogers MJ, Cauche D (2010). Technological variation in the earliest Oldowan from Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*,

58:474-491.

- Tardieu C (2010). Development of the human hind limb and its importance for the evolution of bipedalism. *Evolutionary Anthropology*, 19:174-186.
- Thieme H (1997). Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature*, 385:807-810.
- Thorpe SKS, Holder RL, Crompton RH (2007). Origin of Human Bipedalism as an Adaptation for Locomotion on Flexible Branches. *Science*, 316:1328-1331.
- Thorpe SKS, McClymont JM, Crompton RH (2014). The arboreal origins of human bipedalism. *Antiquity*, 88:906-914.
- Trinkaus E (2012). Neandertals, early modern humans, and rodeo riders. *Journal of Archaeological Science*, 39:3691-3693.
- Trinkaus E, Zilhão J, Duarte C (2001). O Menino do Lapedo: Lagar Velho 1 and perceptions of the Neandertals. *Archaeological Dialogues*, 8:49-69.
- Vignaud P, Düringer P, Mackaye HT, Likies A, Blondel C, Boissérie J-R, et al. (2002). Geology and palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Chad. *Nature*, 418:152-155.
- Whitcome KK, Shapiro LJ, Lieberman DE (2007). Fetal load and the evolution of lumbar lordosis in bipedal hominins. *Nature*, 450:1075-1078.
- White TD, Ambrose SH, Suwa G, Su DF, DeGusta D, Bernor RL, et al. (2009). Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326:87-93.
- White TD, Asfaw B, DeGusta D, Gilbert H, Richards GD, Suwa G, et al. (2003). Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 423:742-747.
- Whiten A, Schick K, Toth N (2009). The evolution and cultural transmission of percussive technology: integrating evidence from palaeoanthropology and primatology. *J Hum Evol*, 57:420-435.
- Wolpoff MH, Senut B, Pickford M, Hawks J (2002). Palaeoanthropology (communication arising): *Sahelanthropus* or “*Sahelpithecus*”? *Nature*, 419:581-582.
- Wood B, Strait D (2004). Patterns of resource use in early *Homo* and

Paranthropus. *Journal of Human Evolution*, 46:119–162.

Yravedra J, Díez-Martín F, Egeland CP, Maté-González MÁ, Palomeque-González JF, Arriaza MC, et al (2017). FLK West (Lower Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania): a new early Acheulean site with evidence for human exploitation of fauna. *Boreas*. v. 46.

Zilhão, J (1993). Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans le Portugal, In: V. Cabrera (ed.), *El origen del hombre moderno en el Suroeste de Europa*, Madrid, p. 127-145.

Zilhão J (2008). Modernos y Neandertales en la transición del Paleolítico Medio al Superior en Europa. *Espacio Tiempo y Forma. Serie I, Prehistoria y Arqueología*. p. 47-58.

Zilhão J, Trinkaus E (2002). Anatomie, Contexte Archéologique Et Sépulture De L ' Enfant Gravettien De L ' Abri De Lagar Velho. *Praehistoria*, 3:131–145.

Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Lieberman DE, Guy F, Pilbeam D, Likius A, et al. (2005). Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434:755–759.

PSICOLOGIA EVOLUTIVA E GENÉTICA: ASPECTOS EVOLUTIVOS DA DEPRESSÃO, ESQUIZOFRENIA E SEXUALIDADE

Lucas Henriques Viscardi

“O homem pode fazer o que quer,
mas não pode querer o que quer”.

Arthur Schopenhauer

Psicologia e medicina evolutiva são duas áreas que se baseiam na variabilidade genômica dos indivíduos para compreender as origens evolutivas de um determinado comportamento e/ou doença. É importante comentar aqui que a busca por esse entendimento não é um substituto para a compreensão das causas imediatas da doença, mas são explicações sinérgicas que auxiliam na busca tanto de causas quanto de curas (Nesse, 2011). Aqui focaremos nos temas que abrangem a psicologia evolutiva, mas que, por sua vez, têm implicações diretas sobre a área da saúde. Três fenótipos são apresentados em seus aspectos evolutivos: **depressão**, **esquizofrenia** e a polêmica questão da influência genética sobre a **sexualidade**. A psicologia evolutiva resume-se na união do arcabouço da Síntese Moderna da Evolução, provinda do campo da Biologia Evolutiva, com os estudos da psicologia cognitiva. Entretanto, falar da contribuição biológica para a formação da nossa personalidade ou mesmo da nossa sexualidade é, com certeza, um caminho pedregoso para debatermos em ciência. Para seguir nesse raciocínio, convido você a se perguntar, assim como a frase acima de Schopenhauer comenta: você pode querer (escolher) o que quer? Você sabe por que tem certos desejos, prazeres, vícios e etc.? Pois o objetivo da psicologia evolutiva é exatamente entender o porquê de agirmos das mais diversas formas.

Personalidade

Apesar de no passado o famoso Freud ter tentado aplicar as ideias de Darwin para explicar as origens dos mais diversos transtornos psiquiátricos, foi o médico Sir James Crichton-Browne (1840-1939), correspondente e amigo de Darwin, um dos primeiros cientistas a sugerir uma relação entre psicopatologias e a evolução do *Homo sapiens* (Dalgalarrodo, 2011). Contudo, ambos os médicos não foram muito bem-sucedidos em suas propostas. Freud aplicou mais os conceitos lamarckistas do que darwinistas propriamente ditos ao tratar do tema, enquanto Crichton-Browne trabalhou comparando regiões “recentes” com regiões “antigas” do cérebro, usando humanos e outros primatas em seus estudos, o que também não levou à grandes conclusões. Independentemente disso, foram duas figuras essenciais para trazer à tona o uso da evolução no contexto psiquiátrico e dos estudos da neurociência.

Atualmente, existem estudos suficientes para dizermos que, além da personalidade possuir uma contribuição genética de aproximadamente 30% (Verweij et al., 2012; Hill et al., 2017), ela ainda apresenta várias associações com o *fitness* do indivíduo e sua população (Nettle, 2004; 2006a; Nettle e Clegg, 2006; Bateson et al., 2011; Staes et al., 2014; 2016). Um dos modelos mais utilizados no estudo da personalidade é o modelo dos cinco grandes fatores da personalidade, ou *Big Five Model*, no qual divide a personalidade nos cinco fatores seguintes: 1) neuroticismo; 2) extroversão; 3) abertura; 4) amabilidade; e 5) conscienciosidade (Latzman et al., 2014). Claro que existem outros modelos, mas o principal objetivo é sempre tentar entender os fenótipos de atividade *versus* passividade, timidez em contraposição à confiança/coragem (*boldness*) e em resposta às situações de risco, exploração (resposta a situações novas), agressividade e sociabilidade (Smith & Blumstein, 2008).

Devemos entender os traços de personalidade humana como fenótipos distribuídos que formam uma curva normal, onde

devemos tratar os fenótipos extremos dessa distribuição como podendo ter maior ou menor valor adaptativo que seus intermediários. Assim, os transtornos da personalidade não devem ser considerados como nada mais nada menos que extremos desse padrão de variação (Smith e Blumstein, 2008). Além disso, algumas teorias em psicologia evolutiva apontam que indivíduos não afetados, mas com apenas um leve grau de alguma desordem psicológica, podem ter alguma vantagem reprodutiva quando observada a vantagem do grupo, e não considerando a desvantagem do indivíduo afetado (Burns, 2006). Considerando a espécie humana em certos contextos, envolver-se em situações de risco, possuir traços agressivos e impulsivos são características que podem ter valor de sobrevivência para o indivíduo ou para o grupo. Em outras situações, são os traços de aversão, ansiedade e atenção redobrada em relação aos perigos potenciais que podem ser vantajosos. Assim, a variabilidade em termos de traços de personalidade é um elemento adaptativo potencial e isso pode ter contribuído para sua permanência no elenco de recursos da espécie humana. No entanto, seus extremos, expressos pelo transtorno da personalidade, tendem a ser por demais disfuncionais e, portanto, não adaptativos no contexto atual ou no passado da espécie. Como um simples exemplo, animais mais ousados apresentam maior sucesso reprodutivo do que os tímidos, especialmente machos, porém, também apresentam menor expectativa de vida, pois se expõem muito mais a riscos (Smith e Blumstein, 2008).

Depressão

A depressão é caracterizada por um sentimento de inferioridade intensificado, resultando em uma autovalorização muito baixa do indivíduo. Pessoas com depressão tendem a se comportar de forma submissa, explorando menos o ambiente e corriqueiramente em um estado tenso. Um recente estudo com chineses identificou que aproximadamente de 40% a 50% da

variabilidade fenotípica da depressão pode ser explicada por fatores genéticos (Daly et al., 2013; Converge, 2015; Corfield et al., 2017; Power et al., 2017). Além disso, a correlação genética entre depressão, esquizofrenia e bipolaridade é alta, em torno de 50% (Geschwind e Flint, 2015), justamente porque é difícil diferenciar os diversos espectros do fenótipo comportamental e o quanto de sobreposição há da contribuição genética para este. Alguns estudos ainda têm demonstrado que aproximadamente 40% dos pacientes respondem aos antidepressivos e 30% respondem a placebos, mostrando que, apesar de existir certa eficácia no uso de antidepressivos, a origem do problema parece não ser bem compreendida (Khan e Brown, 2015).

Como se já não fosse suficiente, a maioria dos medicamentos para depressão têm como efeitos colaterais uma boa parte dos próprios sintomas que compõem a depressão (Fried e Nesse, 2015). Dessa maneira, a solução apresentada pelos médicos evolucionistas é exatamente tratar o paciente dentro da clínica, explicando os sintomas que lhe ocorre como mecanismos de defesa em situações específicas da vida, especialmente quando expostos a riscos, e não como um defeito ou doença propriamente dita (Keller et al., 2007). A depressão é proposta pelo modelo evolutivo contemporâneo como uma forma de adaptação às situações nas quais esforços contínuos para alcançar determinados objetivos conduzem o indivíduo ao perigo ou à perda de recursos importantes para sua sobrevivência. Tais situações incluem, por exemplo, a luta inútil com uma figura dominante no ambiente do indivíduo (Dalgalarrodo, 2011).

Na natureza, submissão e dominação são elementos intrínsecos das espécies de animais sociais com sistemas de hierarquias, como é o caso de alguns mamíferos. As assimetrias de *status* social e a competição por recursos e parceiros devem ser permanentemente negociadas. Assim, sistemas flexíveis de hierarquia podem evitar lutas fatais. De modo geral, entre os animais, o indivíduo dominador expressa comportamentos de

ameaça, irritação e agressão, que não são fatais, para outros membros do grupo, enquanto o animal subalterno expressa atitude de aversão, ansiedade e sinais de submissão. A depressão inibe a conduta de ameaça do animal e previne que, ao buscar manter o *status* inicial (ou mesmo superá-lo), persistindo inutilmente na luta, acabe por levar aos riscos graves de lesão ou mesma à morte. Independentemente disso, depressão é um fenótipo composto pela soma de diversos fatores, sendo, portanto, um tema com grandes obstáculos para estudos genéticos, de neurociências e para a busca por um tratamento de “única medicação”.

Um dos neurotransmissores mais estudados, a serotonina, está relacionada com diversos fenótipos comportamentais, como agressividade, ansiedade e comportamentos impulsivos. O gene codificador de um dos seus transportadores, o *SLC6A4*, possui variante de repetições conhecida como 5-HTTLPR, podendo um alelo desse gene ser de repetições maiores e outro de repetições menores. Enquanto o alelo menor está associado com a redução da atividade transcricional do gene, o maior mantém uma transcrição padrão (Smith et al., 2004). Em primatas, curiosamente, o alelo curto está associado com o fenótipo de depressão quando o indivíduo é exposto ao estresse, porém, o mesmo alelo é fator de proteção para depressão quando não exposto a um ambiente estressante, visto que mais indivíduos com o alelo longo tem depressão em um ambiente neutro (Brummett et al., 2008; Shattuck et al., 2014). Especificamente em humanos, alguns trabalhos têm sugerido evento de seleção positiva nesse alelo há quase 25 mil anos (Taub e Page 2016). Como o mesmo gene também está associado com ansiedade, ou mesmo com o fenótipo de busca por novidade, identificar qual fenótipo foi selecionado e então sua repercussão sobre os demais fenótipos, por causa de efeitos de pleiotropia, é um desafio a ser enfrentado.

Esquizofrenia

Psicoses são caracterizadas por sintomas como alucinações, pensamentos e comportamentos desorganizados. Dentre os sintomas mais frequentes estão sensações intensas de perseguição e ouvir vozes acusatórias ou depreciativas (Dalgalarondo, 2011). A psicologia evolutiva sugere que a esquizofrenia esteja ligada a alguma vantagem adaptativa para os familiares consanguíneos das pessoas afetadas, que seriam então portadores de uma parte do componente genético que contribui para a psicopatologia, mas sem apresentarem o transtorno completo. A esquizofrenia é uma doença psiquiátrica herdável, tendo sua incidência global de aproximadamente 1% nas mais diversas culturas (Nettle e Clegg, 2006). Alguns trabalhos mostram que existe uma porcentagem associada às mutações *de novo*, quando a mutação não existe/existia em qualquer indivíduo da família ou grau de parentesco. Entretanto, a frequência dessas mutações é tão baixa que não esperaríamos encontrar essa taxa tão alta de indivíduos esquizofrênicos explicada somente por esse fator (Goto et al., 2016).

Talvez a característica da esquizofrenia que mais contribua para que pesquisadores procurem explicações evolutivas é que ela normalmente está associada com baixa fecundidade e um aumento na taxa de mortalidade precoce. Dessa forma, se a seleção natural estivesse atuando contra o fenótipo do esquizofrênico, o seu *fitness* reduzido o levaria a um gradual desaparecimento no número de indivíduos afetados (Nettle, 2006b; Nettle e Clegg, 2006). Estudos demonstraram que tanto em alguns primatas (Crespi et al., 2007), especialmente os humanos, como em cetáceos (Crespi et al., 2007; Ogawa e Vallender, 2014), os genes associados com a esquizofrenia são significativamente mais enriquecidos com sinais de seleção positiva que outros genes associados com neuroatividade, mostrando que, no que tange aos genes expressos no cérebro, aqueles associados com essa desordem apresentam algum

componente vantajoso em espécies sociais. Uma das propostas mais comumente apresentadas defende que a esquizofrenia seria carregada de genes que também implicam em fenótipos associados com a criatividade e líderes carismáticos, como artistas (por exemplo: Vincent Van Gogh), filósofos e políticos (Burns, 2006).

Considerando essa vantagem ao grupo, alguns alelos de risco para desordens psiquiátricas poderiam ter sido mantidos por seleção balanceadora, implicando vantagens sobre a plasticidade comportamental, ou mesmo contribuindo para algum traço de personalidade atrativo. Além disso, como discutido anteriormente, o comportamento é normalmente formado por variantes genéticas de pequeno efeito, sendo necessários muitos genes para que o fenótipo se manifeste em uma desordem psiquiátrica (Goto et al., 2016).

Um indivíduo com alguma esquizotipia, estimulado por suas próprias ideias e alucinações, estimularia eventos de migração, dispersando, assim, ancestrais humanos pelo planeta. Burns (2006) cita Moisés bíblico como exemplo, assim como outros líderes que estimularam seu povo a migrar ou a revoltarem-se contra outras populações ou grupos étnicos diante de seus próprios delírios. Claro que ao citar esses exemplos não devemos negar que muitos líderes são exímios estrategistas, o que nos impossibilita de fazer qualquer conexão para diferenciar entre uma alucinação e uso dela como uma estratégia em si.

Diferentemente de outros psicólogos evolutivos apresentados anteriormente, Matthew Keller, professor da University of Colorado, e sua equipe, discutem a impossibilidade de explicar esquizofrenia de modo evolutivo, ao menos com os argumentos que apresentamos. Para Keller, os alelos associados com a desordem que contribuem de forma significativa e dominante para o fenótipo estariam sob seleção negativa, podendo surgir ao acaso em indivíduos não aparentados. Em 2012, a partir de uma amostra de 9.388 indivíduos com esquizofrenia e 12.456 indivíduos-controle, Keller observou que alelos de risco para

esquizofrenia são mais recessivos do que o esperado. Dessa forma, somente variantes recessivas com pouquíssimo impacto sobre o fenótipo estariam sendo mantidas, pois basicamente não estariam sob seleção (Keller et al., 2012).

Enquanto os autores anteriormente apresentados mostraram associações da serotonina com o fenótipo da depressão, alguns trabalhos associam o hormônio da dopamina como coadjuvante no fenótipo da esquizofrenia (Yamaguchi et al., 2015; Goto et al., 2016). Medicamentos que visam tratar esquizofrênicos utilizam de propriedades antagônicas aos receptores de dopamina (Goto et al., 2016). O gene *DRD2*, que codifica receptores de dopamina, apresenta vários sinais de polimorfismos associados com a desordem (Zou et al., 2012). Além disso, o mesmo gene também é associado com capacidades cognitivas e memória de trabalho, uma variante de memória de curto prazo (Goto et al., 2016). Esses resultados podem demonstrar, por exemplo, que alguns genes envolvidos em diferentes capacidades cognitivas também acabam por contribuir no fenótipo da esquizofrenia, devido ao efeito de pleiotropia, como comentado no início do capítulo.

Sexualidade

Um tema extremamente polêmico, mas necessário para nossa sociedade atual, é o debate da origem da nossa ampla sexualidade. Com uma enorme variedade de identidades de gêneros “novos” sendo descritos hoje em dia, muitas vezes nos perguntamos de onde se originariam esses sentimentos que, não raras vezes, acabam sendo alvo de preconceitos, especialmente pelos mais conservadores. A mudança do uso da palavra “opção” por “orientação” sexual, ou ainda “preferência”, nos mostra justamente uma melhor compreensão do fato: ninguém tem a opção de escolher sentir atração por esse ou aquele gênero.

A orientação sexual não é um caso especial no que tange à contribuição genética para o fenótipo. Assim como qualquer traço comportamental, devemos lembrar que o ambiente, ou seja, o meio em que o indivíduo vive, influencia constantemente o fenótipo. Em 1952, Franz Kallmann apresentou à sociedade acadêmica o primeiro estudo genético quanto à orientação sexual (Kallmann, 1952), estimando concordância entre gêmeos monozigóticos e dizigóticos. Apesar dos resultados de atuais pesquisas serem distantes das suas conclusões quanto à dimensão da contribuição genética para o fenótipo, o trabalho de Kallmann foi essencial para o início de um debate sobre a influência da genética sobre a sexualidade humana. Posteriormente, em 1974, Robert Spitzer fez uma enorme revolução no campo médico e social ao remover homossexualidade como uma doença do *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders*, edição DSM-II, contribuindo para a ampliação da discussão do tema, bem como auxiliando no processo de aceitação dos homossexuais como parte da variabilidade natural, em uma sociedade carregada de preconceitos e discriminações.

Atualmente, estudos de gêmeos têm demonstrado que tal traço possui uma herdabilidade entre 40 e 50%, apesar de certa inconsistência entre alguns resultados (Burri et al., 2011). Uma das teorias sugere que a homossexualidade masculina seria subproduto da homossexualidade feminina selecionada. Estudos passados mostraram que mães de homens homossexuais são mais férteis que mães de heterossexuais. Diante disso, os pesquisadores sugeriram que alelos associados à homossexualidade masculina seriam indiretamente selecionados por estarem sob seleção nas mulheres. Ou seja, o comportamento homossexual ou bissexual feminino seria vantajoso, pois elas seriam mais férteis e se relacionariam bem com outras mulheres do harém, e quando fosse passado para homem essa vantagem seria perdida, por não estar associada com fecundidade. Além disso, alguns estudos indicam que os genes que contribuem para esse fenótipo seriam herdados

somente pelo lado materno (Camperio-Ciani et al., 2004), apesar de existirem estudos questionando essa hipótese (Bailey et al., 1999).

Existem duas linhas de pesquisa quanto à evolução do amplo espectro da sexualidade nos animais: as que demonstram seleção sobre o fenótipo devido à existência de um componente vantajoso, e aquelas em que ela é considerada não adaptativa, sendo um subproduto da seleção sobre outro fenótipo (Bailey & Zuk, 2009), como mostrado anteriormente no exemplo da seleção sobre a bissexualidade feminina que impactaria sobre a homossexualidade masculina. É importante frisar que “não adaptativo” não seria sinônimo de algo prejudicial, mas simplesmente algo que não confere nenhuma vantagem ou desvantagem.

As explicações atuais consideradas como mais bem elaboradas e testadas para a homossexualidade masculina em populações humanas são derivadas dos trabalhos sobre a hipótese do “efeito da ordem de nascimento”, um estudo da vertente não adaptativa. A hipótese se baseia na ideia de que a cada filho homem que a mãe possui aumenta as chances (~32%) do próximo filho homem ser homossexual devido a uma reação autoimune da mãe sob alguns antígenos especificamente masculinos envolvidos na masculinização do cérebro do feto (Vanderlaan et al., 2017).

Voltando-nos para a vertente adaptativa, alguns estudos têm demonstrado que mulheres com filhos homossexuais são mais férteis que os de heterossexuais (Camperio-Ciani et al., 2004). Além disso, outros estudos sugerem também que homens com irmãos homossexuais possuem mais parceiras do sexo oposto, devido ao fato de que alguns dos componentes genéticos envolvidos com a homossexualidade também implicam em alguns traços de comportamento vistos como vantajosos para heterossexuais, indicando uma vantagem sobre o heterozigoto para alelos que contribuem para o fenótipo (Zietsch et al., 2008). Um dos argumentos discutidos é que o heterossexual teria uma

visão privilegiada sobre a sexualidade do sexo oposto e, portanto, uma vantagem de acasalamento por causa do meio em que o seu irmão convive. Outro ponto discutido, e mais convincente, é que características femininas em homens heterossexuais seriam mais atrativas para as mulheres, como uma maior sensibilidade ou habilidade de compreensão, empatia com o sexo feminino (Howard, Blumstein & Schwartz, 1987) e rostos com algum grau de feminilidade (Boothroyd et al., 2007). Todavia, é importante ressaltar que esse argumento apresenta várias críticas, pois não discute a fundo quais seriam as vantagens, especificamente, do indivíduo heterossexual com irmãos homossexuais.

Independentemente das explicações adaptativas e não adaptativas, a diversidade da sexualidade humana, assim como de mais de 1500 outras espécies, é algo completamente natural, sendo um fruto de um componente biológico somado com sua interação com o ambiente. Além disso, como somos animais extremamente sociais, o sexo não se desvincula dessa característica. Não apenas os humanos como também os chimpanzés, bonobos, macacos *rhesus*, ovelhas, vacas, alguns equinos, golfinhos, aves e outros animais sociais também praticam sexo como uma forma de aliviar momentos de tensão no grupo em que vivem, reatar laços de amizade ou mesmo como forma de negociações para adquirir recursos, independentemente se são machos ou fêmeas (Parish, 1994; MacFarlane et al., 2007; Bailey e Zuk, 2009).

Além da questão social, algumas espécies têm relações homossexuais por aumentarem seu sucesso reprodutivo de forma mais direta, como é o caso do peixe *Poecilia mexicana*, onde as fêmeas são atraídas por machos que mantém altas interações sexuais, independente se com outros machos ou do sexo oposto (Bierbach et al., 2012). Existe ainda o exemplo curioso do besouro da farinha (*Tribolium castaneum*), no qual indivíduos acabam por depositar seu próprio esperma em outros machos durante a relação homossexual. Em alguns casos, por sua vez, no momento em que esses machos vão ao encontro das fêmeas, eles acabam por

fertilizá-las indiretamente com o esperma do outro macho (Levan et al., 2009).

É importante salientar que estamos vivendo uma era onde a informação flui pelos meios de comunicação livre e dinamicamente, mas em que muitas vezes há uma tendenciosidade e má interpretação de dados científicos por parte de militâncias *on-line*, que proliferam com irresponsabilidade o preconceito e a desinformação nas redes. O tema, por ser ainda um tabu, dificulta a participação da sociedade acadêmica, gerando polêmicas e atritos mesmo dentro dos movimentos pró-LGBT. Isso é um reflexo de uma sociedade pouco informada e que constantemente mistura fatos, provindos de dados científicos, com uma política alimentada por tendências e opiniões pessoais.

Atualmente, a ciência conta com evidências suficientes de que praticamente todos os comportamentos têm um componente genético. Dessa forma, nem orientação sexual nem identidade de gênero são exceções do fenótipo e sua evolução. Entretanto, a esmagadora parte dos estudos, incluindo os aqui citados, possuem uma maneira muito débil de avaliação da orientação sexual. Estudos que lidam sobre a fluidez da sexualidade dos humanos ao longo de sua vida mostram que algumas delas oscilam significativamente com relação ao desejo e a maneira como se identificam. A definição de heterossexualidade e homossexualidade, bem como a de sexo e gênero, ainda não são totalmente claras, pois, ao que parece, enquanto os primeiros termos (hetero/homossexualidade) passam uma ideia binária, os últimos são melhor representados como uma ideia de espectro, do mesmo modo que o comportamento humano de forma geral (Ainsworth, 2015).

Conclusões

Neste capítulo, mostramos as diversas explicações evolutivas que hoje nos ajudam a estudar e compreender os

fenótipos comportamentais da nossa e de outras espécies. Também mostramos que os estudos de evolução podem e devem ser utilizados como ferramentas de uso médico, bem como de cunho social. Uma melhor compreensão da origem do nosso comportamento tão complexo nos ajuda a colocar em contexto os sentimentos, delírios ou momentos de pânico com a nossa natureza. Além disso, no momento que entendermos a diferença entre o que é influência cultural e biológica, teremos as ferramentas essenciais para lutar por leis cada vez mais justas e que possam atender à pluralidade de formas e pensamentos que existem nas populações humanas.

Referências

- Ainsworth C (2015). Sex redefined. *Nature*, 518:288-291.
- Bailey JM, Pillard RC, Dawood K, Miller MB, Farrer LA, Trivedi S, et al., (1999). A family history study of male sexual orientation using three independent samples. *Behavioral Genetics*, 29:79-86.
- Bailey NW, Zuk M (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24:439-446.
- Bateson M, Brilot B, Nettle D (2011). Anxiety: An evolutionary approach. *Canadian Journal of Psychiatry*, 56:707-715.
- Bierbach D, Jung CT, Hornung S, Streit B, Plath M (2012). Homosexual behaviour increases male attractiveness to females. *Biological Letters*, 9:20121038-20121038.
- Boothroyd LG, Jones BC, Burt DM, Perret, DI (2007). Partner characteristics associated with masculinity, health and maturity in male faces. *Journal of Personality and Individual Differences*, 43: 1161-1173.
- Brummett BH, Boyle SH, Siegler IC, Kuhn CM, Ashley-Koch A, Jonassaint CR, et al., (2008). Effects of environmental stress and gender on associations among symptoms of depression and the serotonin transporter gene linked polymorphic region (5-HTTLPR). *Behavioral Genetics*, 38:34-43.
- Burns JK. (2006). Psychosis: A costly by-product of social brain evolution in

- Homo sapiens. *Prog in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, 30:797–814.
- Burri A, Cherkas L, Spector T, Rahman Q (2011). Genetic and Environmental Influences on Female Sexual Orientation, Childhood Gender Typicality and Adult Gender Identity. *PLoS One*, 6:e21982.
- Camperio-Ciani A, Corna F, Capiluppi C (2004). Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings of the Royal Society London B Biological Sciences*, 271:2217–2221.
- Converge C (2015). Sparse whole-genome sequencing identifies two loci for major depressive disorder. *Nature*, 523:588–591.
- Corfield EC, Yang Y, Martin NG, Nyholt DR (2017). A continuum of genetic liability for minor and major depression. *Translational Psychiatry*, 7(5):e1131.
- Crespi B, Summers K, Dorus S (2007). Adaptive evolution of genes underlying schizophrenia. *Proceedings of Biological Science*, 274:2801–2810.
- Daly J, Ripke S, Lewis CM, Lin D, Wray NR, Neale B (2013). A mega-analysis of genome-wide association studies for major depressive disorder. *Molecular Psychiatry*, 18(4):497–511.
- Fried EI, Nesse RM (2015). Depression sum-scores don't add up: why analyzing specific depression symptoms is essential. *BMC Medicine*, 13:72.
- Geschwind DH, Flint J (2015). Genetics and genomics of Psychiatric Disease. *Science*, 349:719–724.
- Goto Y, Lee Y-A, Yamaguchi Y, Jas E (2016). Biological mechanisms underlying evolutionary origins of psychotic and mood disorders. *Neuroscience Research*, 111:13–24.
- Hill WD, Arslan RC, Xia C, Luciano M, Amador C, Navarro P, et al., (2017). Genomic analysis of family data reveals additional genetic effects on intelligence and personality. *BioRxiv*. doi: 10.1101/106203.
- Howard JA, Blumstein P, Schwartz P (1987). Social or evolutionary theories? Some observations on preferences in human mate selection. *Journal of Personality and Social Psychology*, 53: 194–200.
- Kallmann FJ (1952). Comparative twin study on the genetic aspects of male

- homosexuality. *Journal of Nervous Mental Disease*, 115:283–297.
- Keller MC, Neale MC, Kendler KS (2007). Association of different adverse life events with distinct patterns of depressive symptoms. *American Journal of Psychiatry*, 164(10): 1521–1529.
- Keller MC, Simonson MA, Ripke S, Neale BM, Gejman PV, Howrigan DP, et al., (2012). The Schizophrenia Psychiatric Genome-Wide Association Study Consortium. *Plos Genetics*, 8: e1002656.
- Khan A, Brown WA (2015). Antidepressants versus placebo in major depression: an overview. *World Psychiatry*, 14:294–300.
- Latzman RD, Hopkins WD, Keebaugh AC, Young LJ (2014). Personality in chimpanzees (Pan troglodytes): Exploring the hierarchical structure and associations with the vasopressin V1A receptor gene. *PLoS One*, 9:e95741.
- Levan KE, Fedina TY, Lewis SM (2009). Testing multiple hypotheses for the maintenance of male homosexual copulatory behaviour in flour beetles. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:60–70.
- MacFarlane GR, Blomberg SP, Kaplan G, Rogers LJ (2007). Same-sex sexual behavior in birds: Expression is related to social mating system and state of development at hatching. *Behavioral Ecology*, 18:21–33.
- Nesse RM (2011). Ten questions for evolutionary studies of disease vulnerability. *Evolutionary Applications*, 4:264–277.
- Nettle D (2004). Evolutionary origins of depression: A review and reformulation. *Journal of Affective Disorders*, 81:91–102.
- Nettle D (2006a). The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*, 61:622–631.
- Nettle D (2006b). Schizotypy and mental health amongst poets, visual artists, and mathematicians. *Journal Research in Personality*, 40:876–890.
- Nettle D, Clegg H (2006). Schizotypy, creativity and mating success in humans. *Proceedings of the Royal Society London B Biological Sciences*, 273:611–615.
- Ogawa LM, Vallender EJ (2014). Evolutionary conservation in genes underlying human psychiatric disorders. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8:283.

- Parish AR (1994). Sex and food control in the “uncommon chimpanzee”: How Bonobo females overcome a phylogenetic legacy of male dominance. *Ethology and Sociobiology*, 15:157–179.
- Power RA, Tansey KE, Buttenschön HN, Cohen-Woods S, Bigdeli T, Hall LS, et al., (2017). Genome-wide Association for Major Depression Through Age at Onset Stratification: Major Depressive Disorder Working Group of the Psychiatric Genomics Consortium. *Biological Psychiatry*, 81:325–335.
- Shattuck MR, Satkoski-Trask J, Deinard A, Tito RY, Smith DG, Malhi RS (2014). The evolutionary history of SLC6A4 and the role of plasticity in macaca. *American Journal of Physical Anthropology*, 153:605–616.
- Smith BR, Blumstein DT (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19:448–455.
- Smith GS, Lotrich FE, Malhotra AK, Lee AT, Ma Y, Kramer E, et al., (2004). Effects of Serotonin Transporter Promoter Polymorphisms on Serotonin Function. *Neuropsychopharmacology*, 29:2226–2234.
- Staes N, Stevens JMG, Helsen P, Hillyer M, Korody M, Eens M (2014). Oxytocin and Vasopressin Receptor Gene Variation as a Proximate Base for Inter- and Intraspecific Behavioral Differences in Bonobos and Chimpanzees. *PLoS One*, 9:e113364.
- Staes N, Weiss A, Helsen P, Korody M, Eens M, Stevens JMG (2016). Bonobo personality traits are heritable and associated with vasopressin receptor gene 1a variation. *Scientific Reports*, 6:38193.
- Taub DR, Page J (2016). Molecular signatures of natural selection for polymorphic genes of the human dopaminergic and serotonergic systems: A review. *Frontiers in Psychology*, 7:857.
- Vanderlaan DP, Blanchard R, Zucker KJ, Massuda R, Fontanari AMV, Borba AO, et al., (2017). Birth Order and Androphilic Male-to-Female Transsexualism in Brazil. *Journal of Biosocial Science*, 49:527–535.
- Verweij KJH, Yang J, Lahti J, Veijola J, Hintsanen M, Pulkki-Råback L, et al., (2012). Maintenance of Genetic Variation in Human Personality: testing evolutionary models by estimating heritability due to common casual variants and investigating the effect of distant inbreeding. *Evolution*, 66:3238–3251.
- Yamaguchi Y, Lee YA, Goto Y (2015). Dopamine in socioecological and

evolutionary perspectives: Implications for psychiatric disorders. *Frontiers in Neuroscience*, 9:219.

Zietsch BP, Morley KI, Shekar SN, Verweij KJH, Keller MC, Macgregor S, et al., (2008). Genetic factors predisposing to homosexuality may increase mating success in heterosexuals. *Evolution and Human Behavior*, 29:424-433.

Zou Y-F, Wang F, Feng X-L, Li W-F, Tian Y-H, Tao J-H, et al., (2012). Association of DRD2 gene polymorphisms with mood disorders: A meta-analysis. *Journal of Affective Disorders*, 136:229-237.

SELEÇÃO SEXUAL: OUTRO MECANISMO EVOLUTIVO?

André Luis Klein

O útil, o inevitável, o casual e o belo

Quando perguntamos como as coisas complexas do mundo vivo surgiram, é preciso invocar a teoria da seleção natural, a mais poderosa das ideias de Darwin. Asas surgiram com a modificação gradual e cumulativa de membros mais simples através da perpetuação das variantes que eram mais **úteis** aos desafios da sobrevivência e da reprodução. É fácil, assim, cair no engano de tentar explicar **todas** as minúcias de uma asa com base na seleção natural. No entanto, sabemos que alguns de seus detalhes necessitam de algo a mais para terem sua origem plenamente compreendida. A estrutura óssea das asas de aves, por exemplo, só adquire sentido quando levamos em consideração as limitações históricas e físicas que atuaram junto à seleção natural.

Devido a essas limitações – *trade-offs* e *constraints* –, a seleção natural nunca atinge seu ótimo para alguma função em particular. Adaptações biológicas não são perfeitas e isso se deve, em parte, ao fato de que alguns componentes da forma são, portanto, **inevitáveis**. Um exemplo trivial e até mesmo anedótico de característica que é mais bem explicada por essa inevitabilidade é o fato de cairmos quando desmaiamos. O “comportamento” de cair não evoluiu por seleção natural para estimular a circulação e oxigenação cerebral (este seria um abuso do entendimento utilitário da evolução). A queda é apenas uma consequência física, inevitável, da interrupção temporária de consciência que caracteriza o desmaio. Ainda, além de características úteis e inevitáveis, existem aquelas, principalmente em nível molecular, que existem devido a mutações que tiveram sua frequência aumentada por deriva, isto é, flutuações **aleatórias** nas frequências gênicas que são praticamente indiferentes perante a seleção natural. Do conceito de deriva podemos inferir a ideia mais

generalizada de **contingências históricas** – as catástrofes que levam às grandes extinções, por exemplo. Há outra categoria de explicações evolutivas, contudo, que se aplica às características que, ao mesmo tempo em que são complexas demais para terem surgido pelo acaso ou como consequências inevitáveis da história e de limitações físicas, **não apresentam a correlação entre forma e função que permite uma interpretação baseada na seleção natural darwiniana**. Algumas dessas características são encontradas em apenas um dos sexos da espécie e mais parecem atrapalhar, ou apenas “enfeitar”, seu portador. Diferenças entre os sexos para características **que não são usadas diretamente na reprodução, denominadas “caracteres sexuais secundários”**¹, constituem o **dimorfismo sexual**, e este foi o

problema que levou Charles Darwin a formular sua teoria da seleção sexual (Figura 1).



Figura 1. Caracteres sexuais secundários – aqueles que diferem entre os sexos, mas não estão diretamente ligados à reprodução. Genitália e gametas, por exemplo, são caracteres sexuais primários. Na ilustração, extraída do *The descent of man and selection in relation to sex* (Darwin 1871), estão representados macho e fêmea – acima e abaixo, respectivamente – de *Xiphophorus hellerii* (peixe marinho também conhecido como “Espada”). No livro, Darwin comenta: “[...] a margem inferior da barbatana anal é desenvolvida em um longo filamento listrado [...] com cores brilhantes. Este filamento não contém nenhum músculo e aparentemente não pode ser de qualquer uso direto para o peixe”.

¹ As genitálias e gônadas, por outro lado, são utilizadas diretamente na reprodução e, por isso, denominadas de “caracteres sexuais primários”.

Seleção sexual de Darwin e as críticas de Wallace

A seleção natural darwiniana pode explicar alguns casos de dimorfismo sexual. Por exemplo, quando machos e fêmeas possuem diferentes dietas, necessidades de locomoção ou vulnerabilidade à predação, ou ainda por razões intrínsecas ao sexo, como a demanda por um maior tamanho corporal para o desenvolvimento de ovos. Mas e outras características, como ornamentos e exibições de corte? Como explicar, por exemplo, os padrões de coloração e as exibições das aranhas-pavão, o amarelo vivo do canário-da-terra ou o azul iridescente da borboleta *Doxocopa laurentia* – todas características manifestadas apenas nos machos dessas espécies (Figura 2)?

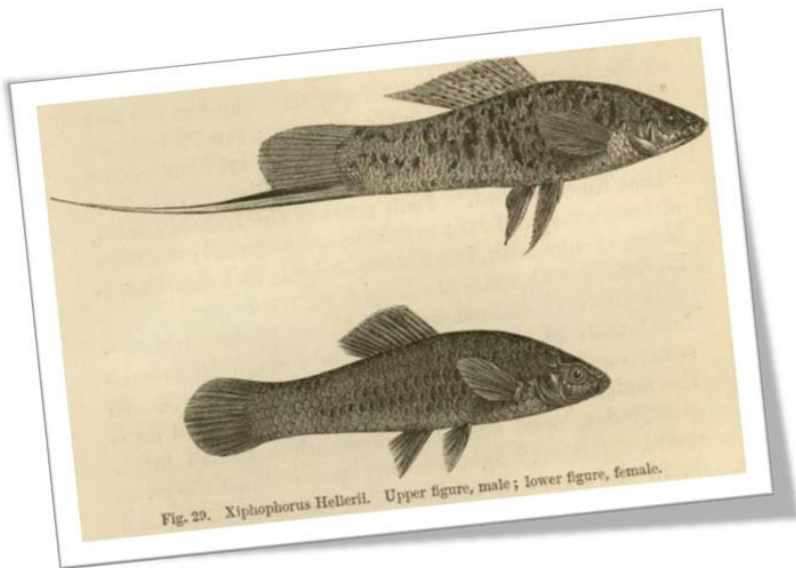


Figura 2. Dimorfismo sexual. Acima, macho de uma aranha-pavão, da Austrália (*Maratus volans*) (Fotografia de Jurgen Otto). No centro, fêmea (esq.) e macho (dir.) da borboleta neotropical *Doxocopa laurentia*. Abaixo, fêmea (esq.) e macho (dir.) do canário-da-terra (*Sicalis flaveola*) (Fotografia de Dario Niz).

Aqui poderíamos incluir ainda quaisquer das diversas vocalizações, danças, feromônios, cores e estruturas que não parecem aumentar as chances de sobrevivência dos seus portadores, ou pelo menos não de forma direta. Algumas dessas características podem até mesmo diminuir o tempo de vida do indivíduo por representarem um grande investimento de energia ou dificultarem as defesas por fuga ou ocultação de predadores em potencial.

O fato de existirem inúmeros estudos que tratam justamente da interação, às vezes conflituosa, entre seleção natural e seleção sexual (por exemplo: Estrada & Jiggins, 2008; Oliver et al., 2009; Allen et al., 2011; Archer et al., 2015; Dunn et al., 2015), nos diz que estamos perdendo informações quando desconsideramos as peculiaridades exclusivas da seleção sexual que a tornam um mecanismo evolutivo diferente da seleção natural. Outro fato que nos leva a crer que a seleção sexual possui uma identidade própria é a discordância entre Darwin e Wallace quanto a essa teoria, conforme veremos abaixo (Figura 3).

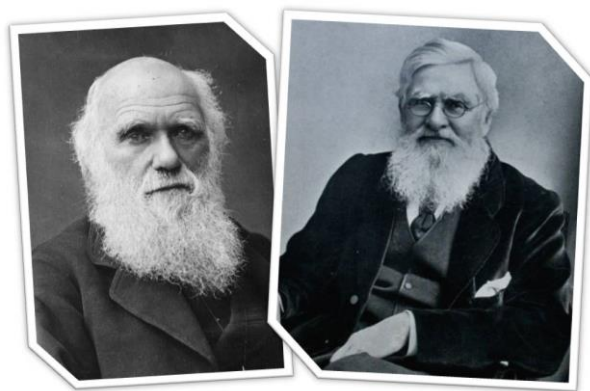


Figura 3. Discordâncias sobre a teoria da seleção sexual. Charles Robert Darwin e Alfred Russel Wallace (esq. e dir., respectivamente).

Darwin reconheceu que os caracteres sexuais secundários necessitavam de uma explicação especial para sua origem evolutiva. O surgimento do sexo em alguns grupos ao longo da

história da vida, segundo ele, adicionava um terceiro desafio aos organismos para deixarem descendentes. Entre sobreviver e se reproduzir um ser sexuado, precisa encontrar um parceiro do sexo oposto e persuadi-lo a realizar a cópula. Por notar que esse tipo de seleção e seus resultados apresentavam muitas peculiaridades, Darwin passou a discriminar entre duas formas de seleção: aquela decorrente da variação entre os indivíduos em termos de sobrevivência ele chamou de “seleção natural”, enquanto que a decorrente da variação relacionada exclusivamente à conquista de parceiros para reprodução ele chamou de “seleção sexual”, conforme pode ser visto no trecho abaixo traduzido livremente da versão original de sua obra:

Nestes casos a seleção sexual deve ter entrado em ação, já que os machos adquiriram sua estrutura presente não por estarem mais ajustados para sobreviver na luta pela existência, mas por terem ganhado uma vantagem sobre outros machos e por terem transmitido essa vantagem apenas para os machos de sua prole. Foi a importância desta distinção que me levou a designar esta forma de seleção como seleção sexual (Darwin, 1871, vol. 1, p. 249).

Esse tipo de seleção, portanto, pode ocorrer através das **disputas** entre indivíduos do mesmo sexo, geralmente machos, por indivíduos do sexo oposto – ao que o próprio Darwin atribuiu o termo “seleção intrasexual” –, ou através da **escolha** exercida por indivíduos de um sexo, geralmente fêmeas, sobre indivíduos do sexo oposto – denominada por ele de “seleção intersexual ou epigâmica” (“um sexo sobre o outro”).

É bastante comum, no entanto, que a seleção sexual seja considerada um subtipo de seleção natural, desde que esta seja compreendida em termos de **sobrevivência e fecundidade**. O que varia entre diferentes autores, na verdade, é o grau de importância dada às particularidades da seleção sexual, o que leva alguns, como fez Darwin, a atribuírem a ela o *status* de “outro mecanismo

evolutivo”. Esse ponto de vista é muito difundido, por exemplo, entre pesquisadores das vertentes da genética ecológica e da ecologia comportamental, cujos trabalhos atentam especialmente para os diferentes componentes do contexto ambiental e social que regem a evolução fenotípica.

No mesmo ano da publicação do *The descent of man and selection in relation to sex* de Darwin (1871), Wallace publicou uma resenha desse livro. Outras opiniões suas a respeito já haviam sido manifestadas em artigos onde comentava publicações de Darwin sobre as diferenças sexuais na coloração exibidas por borboletas do Arquipélago Malaio. Wallace não duvidou da existência da seleção sexual na forma do processo proposto por Darwin, mas discordou quanto à sua **abrangência** e **eficácia**. Essas dúvidas se concentraram principalmente (mas não exclusivamente) na ideia da seleção intersexual, onde a **escolha** entrava em jogo. Wallace afirmava que entre os insetos, principalmente borboletas, a seleção natural para sobrevivência atuou tornando as fêmeas menos evidentes, produzindo formas de defesa antipredatória. Em resumo, para ele a maioria dos casos de dimorfismo sexual na coloração poderia ser mais satisfatoriamente explicada por suas funções na **dissimulação** e **advertência** perante predadores (a essas interpretações se soma ainda a ideia do **mimetismo** concebida por seu colega Henry Bates).

Em muitos casos, Wallace defendia que não haviam sido os machos que se tornaram mais vistosos para atrair as fêmeas, desviando-se da coloração original da espécie, como propunha Darwin, e sim justamente o contrário: que as fêmeas haviam se tornado mais discretas como medida de proteção (veja Kunte [2008] para um estudo que dá suporte a essa hipótese). Essa era a divergência entre os dois naturalistas quanto à **abrangência** da seleção sexual. Contudo, mesmo admitindo que as fêmeas se sentiam atraídas ou excitadas pelos ornamentos e performances dos machos, Wallace acreditava que a ação muito mais forte da seleção natural sempre acabaria por interromper a da seleção

intersexual, tornando-a inteiramente ineficaz. Em outros casos, Wallace preferia atribuir a forma ou coloração de uma estrutura à inevitabilidade ou ao acaso. Assim como as cores nos órgãos internos são meros subprodutos de sua composição e funções, e obviamente não exercem papel comunicativo algum, as cores e formas de animais poderiam muitas vezes ser mais bem explicadas como efeitos secundários, sem terem sofrido seleção para refletirem precisamente aqueles comprimentos de onda, na forma de **sinais**.

A importância suprema atribuída por Wallace à seleção natural e a sua descrença na escolha de parceiros como agente evolutivo são as duas faces de uma mesma moeda nas divergências deste com Darwin sobre a teoria da seleção sexual. Darwin acreditava que as aves possuíam um senso estético mais acurado do que o de outros animais, com exceção dos humanos, e que seu gosto pela beleza poderia ser, inclusive, semelhante ao nosso em alguns aspectos. Achava, por isso, que a seleção sexual tinha potencial para agir como um processo **independente** da seleção natural para sobrevivência, ou seja, que alguns ornamentos e exibições haviam se originado **simples e exclusivamente por serem atraentes** para o sexo oposto. Para Wallace, a descontinuidade existente entre as faculdades mentais humanas e as dos demais animais era determinante para invalidar a ideia da evolução estética de Darwin. Qual dos dois, afinal, foi o ponto de vista que dominou a teoria contemporânea da seleção sexual? Antes de analisarmos essa questão, vamos explorar alguns dos principais desdobramentos da teoria da seleção sexual que ocorreram após a era Darwin-Wallace (para as principais referências utilizadas nesta seção, veja Carmo [2008] e Prum [2012]).

Investimento reprodutivo e suas assimetrias

Relembremos o seguinte raciocínio de Darwin: “o surgimento do sexo ao longo da evolução implicou no surgimento de novos desafios – encontrar e persuadir parceiros para a reprodução – os quais resultaram em uma nova categoria de adaptações”. A esse processo ele chamou “seleção sexual”. Mas devemos perguntar agora: por que a seleção sexual, assim entendida, geraria **diferenças** entre os sexos? Os novos desafios surgidos com a origem do sexo não deveriam, pelo menos teoricamente, se aplicar a ambos os sexos e, portanto, gerar as mesmas adaptações em machos e fêmeas, já que ambos precisariam encontrar e persuadir parceiros? Então nossa dúvida passou de “por que existe dimorfismo sexual” para “**por que a seleção sexual atua diferentemente entre os sexos?**”.

A resposta vem de uma perspectiva econômica, ou ecológica, da natureza e se baseia em uma observação, muito simples na sua essência, apresentada por Angus. J. Bateman (1948) e desenvolvida posteriormente por Robert Trivers (1972): óvulos são mais caros do que espermatozoides. Essa **anisogamia** (gametas diferentes), então, é a assimetria sexual primária cuja origem é explicada por meio da especialização para diferentes funções (não confundir essa questão com a origem do sexo, que é outro tópico da Biologia Evolutiva). Os gametas que chamamos de masculinos são os que se especializaram na mobilidade, diminuindo seu tamanho e adquirindo uma cauda. Por serem pequenos, são produzidos em grande quantidade. Já os que chamamos de femininos são aqueles que evoluíram para prover reserva energética ao zigoto, se tornando grandes e com baixíssima mobilidade, sendo, portanto, produzidos em quantidade muito menor.

A primeira consequência dessa anisogamia é que o sucesso reprodutivo das fêmeas é limitado pelo seu número de gametas, já que estes são um recurso valioso e, portanto, escasso. Assim,

geralmente não faz diferença alguma para a fêmea em termos de fecundidade se ela acasalar com o maior número possível de machos. Para estes, ao contrário, o sucesso reprodutivo não é limitado pelo número de gametas, pois são baratos e extremamente abundantes, mas pelo número de parcerias que conseguirem fecundar. Dessa primeira inferência decorre a segunda: espera-se que geralmente os machos aloquem mais energia e tempo para **encontrar** e **conquistar** parceiras e que as fêmeas sejam mais **seletivas** com seus parceiros do que os machos. Empregando-se novamente o vocabulário econômico/ecológico, as fêmeas representam um recurso limitante para os machos. Assim, da mesma forma que ocorre em outros contextos ecológicos, é de se esperar que haja **competição** por esse recurso escasso.

É fácil, agora, entendermos as lutas entre os machos pelo acesso às fêmeas, bem como comportamentos de rejeição das fêmeas perante exibições elaboradas dos machos, muitas vezes associadas com estruturas e cores de ornamentação. Do mesmo modo, espera-se que na maioria das espécies sejam as fêmeas que cuidem dos filhotes, tanto durante a gestação quanto após o nascimento, pois desperdiçar um óvulo que foi fecundado e transformou-se em zigoto representa um prejuízo muito maior para elas do que representa para os machos desperdiçar um pouco de seus espermatozoides, virtualmente infinitos. Trivers chamou de **esforço parental** a soma de tempo e energia alocados para o cuidado com a prole, e de **esforço de acasalamento** a soma de tempo e energia alocados para encontrar e persuadir parceiros. Esses dois juntos, por fim, compõem o **investimento reprodutivo** de um indivíduo (Tabela 1).

Tabela 1. Anisogamia e suas consequências.

	Fêmeas	Machos
<i>Gametas</i>	Grandes Pouca mobilidade Escassos Caros	Pequenos Móveis Abundantes Baratos
<i>Limitante do sucesso reprodutivo efetivo</i>	↓ Produção de gametas	↓ Número de cópulas
<i>Investimento reprodutivo</i>	↓ Maior esforço parental	↓ Maior esforço de acasalamento
<i>Comportamento</i>	↓ Criteriosas na escolha de parceiros	↓ Disputam por parceiras e são pouco seletivos

Processos e produtos da seleção intrasexual

Quando pensamos em competição entre machos pelo acesso a uma fêmea, a primeira imagem que nos vem à mente provavelmente é a de uma luta, ou **enfrentamento corporal direto**, que pode resultar em morte ou injúria dos envolvidos. Esse tipo de competição, portanto, geralmente dá origem às adaptações de ataque e defesa, como carapaças, chifres, mandíbulas, alterações no tamanho corporal, na força e resistência, na velocidade e agilidade e, obviamente, nos padrões comportamentais que caracterizam a luta em si (Figura 4). Às vezes, os machos não chegam a se enfrentar fisicamente e o combate direto dá lugar a uma **ritualização** ou, ainda, a um **jogo de resistência**, onde os competidores avaliam seu adversário de alguma forma e um deles acaba desistindo (Kemp & Wiklund, 2001).



Figura 4. Estruturas de combate, um dos produtos da seleção intrasexual. Macho (acima) e fêmea (abaixo) do besouro *Chiasognathus grantii*, encontrado na Argentina e no Chile (Extraído de Darwin, 1871).

Uma categoria diferente de adaptações derivadas da seleção intrasexual são as **estratégias alternativas de acasalamento**. Em algumas espécies de borboletas do gênero *Heliconius* em que as fêmeas acasalam uma única vez na vida, os machos localizam parceiras em potencial de duas formas bem distintas: procurando por pupas e então as visitando diariamente, de modo que no momento da emergência é comum haverem vários machos disputando o acesso à fêmea sobre a pupa; ou procurando por fêmeas em voo que eventualmente ainda não tenham sido fecundadas (Figura 5).



Figura 5. Estratégias alternativas de acasalamento na borboleta brasileira *Heliconius erato phyllis*. À esquerda, cópula com fêmea recém-emergida da pupa (pode-se notar as asas ainda não completamente distendidas). O macho em voo, na mesma imagem, chegou tarde demais, pois as fêmeas acasalam uma única vez na vida (fotografia de Mariana Giozza). À direita, um macho corteja uma fêmea ainda virgem, mas já capaz de avaliar e, se assim decidir, rejeitar o pretendente (Imagem: Klein & Araújo 2010).

A forma de competição é bem diferente entre os dois casos, pois no primeiro a fêmea ainda não está apta para avaliar e rejeitar algum macho, de modo que a cópula é conquistada com mais frequência por machos maiores, que conseguem deslocar os demais do espaço sobre a pupa (Deinert et al., 1994; Deinert, 2003). Já no segundo caso, o macho corteja a fêmea e é muito comum que esta o rejeite (Klein & Araújo, 2010), então, a luta entre os machos dá lugar à escolha pelas fêmeas. Demonstrou-se que em populações onde a competição através do **cruzamento pupal** é mais forte, os machos menores patrulham grandes áreas na procura por fêmeas virgens para cortejá-las e que, de fato, essas fêmeas (com as quais não ocorreu cruzamento pupal) são mais frequentemente fecundadas por machos pequenos, o que sugere que o patrulhamento seja uma estratégia alternativa adotada principalmente pelos machos menores da população, que não têm sucesso na competição corporal (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordóñez, 2010).

Nesse mesmo contexto, o próprio cruzamento pupal também pode ser visto como uma estratégia alternativa de acasalamento que evoluiu através da competição por encontrar o mais cedo possível uma fêmea virgem. Em algumas espécies, os machos chegam a perfurar a pupa com o abdômen para realizar a cópula antes mesmo da emergência (Sourakov, 2008). Outra estratégia alternativa de acasalamento relativamente comum é a **defesa de territórios**, os quais possuem valor como local de encontro, atração ou abordagem de fêmeas ao mesmo tempo em que evitam ou amenizam os confrontos diretos com machos competidores em potencial (Kemp & Wiklund, 2001). A defesa de territórios, assim, está muitas vezes associada aos jogos de resistência mencionados acima.

Normalmente tendemos a considerar o momento da cópula como a representação do objetivo conquistado e como o fim das possibilidades de seleção sexual. Quando mais de um macho acasala com a fêmea, contudo, a competição que antes se dava

entre os indivíduos é substituída pela **competição espermática** (Edward et al., 2015). Em muitos insetos da ordem Odonata, especialmente em libelulinhas (*damselflies*), a genitália dos machos é adaptada para remover o esperma do macho que copulou com aquela fêmea antes dele (Córdoba-Aguilar et al., 2003). Outras adaptações resultantes da competição espermática são a produção de maior quantidade de esperma, a transferência de tampões copulatórios (Figura 6) e substâncias antiafrodisíacas (Estrada et al., 2011), cópulas prolongadas, guarda da fêmea após a cópula e estratégias comportamentais para ser o primeiro ou o último macho a acasalar com a fêmea (esta última se aplica aos casos em que a anatomia feminina interna determina qual gameta será direcionado para a fertilização de acordo com sua ordem de chegada e consequente posição em relação aos demais).



Figura 6. A borboleta brasileira *Actinote* sp e o tampão copulatório (seta) depositado pelo macho na genitália da fêmea – outra possível adaptação originada por seleção intrassexual (fotografias de André Klein).

A forma mais tardia de competição entre machos pelo acesso e conquista às parceiras sexuais ocorre após o nascimento da prole, quando fêmeas são induzidas a voltar a ser receptivas através do assassinato de seus filhotes. O **infanticídio** é mais

comum em mamíferos e já foi bem relatado em leões, gorilas e orangotangos (Hrdy, 1979). É fácil concluir que essa forma de competição é altamente prejudicial para as fêmeas, pois representa o desperdício não apenas de um ou mais óvulos, mas também de todo o tempo e energia alocados para a gestação e amamentação. Os produtos desse tipo de seleção, portanto, são geralmente contra-adaptações por parte das fêmeas, principalmente comportamentos que levam a uma maior proteção da sua prole ou à estratégia de abortar a cria quando a probabilidade de infanticídio é tão alta que este custo de risco supera os benefícios de se continuar investindo nos filhotes. De fato, há indícios de que a monogamia evoluiu em muitos primatas devido aos benefícios do cuidado biparental na proteção da cria contra o infanticídio (Opie et al., 2013, mas veja também a contestação dessa hipótese em Lukas & Clutton-Brock, 2014). Na Tabela 2, você encontra um resumo dos principais processos e produtos de seleção intrasexual.

Tabela 2. Processos e produtos da seleção intrasexual.

Processo	Principais produtos
<i>Disputas físicas ou ritualizadas</i>	Estruturas de ataque, defesa e intimidação, tamanho e massa corporal, força, resistência e agilidade.
<i>Estratégias alternativas de acasalamento</i>	Cópula precoce (p.ex. cruzamento pupal) e comportamento territorial.
<i>Competição espermática</i>	Quantidade e tamanho de gametas, tampões copulatórios, antiafrodisíacos, cópula prolongada, guarda da fêmea, antecipação e remoção do esperma rival.
<i>Infanticídio</i>	Cuidado parental, monogamia e aborto voluntário.

Origens das preferências na seleção intersexual

A seleção intersexual – aquela decorrente da escolha de parceiros exercida por um dos sexos – é o principal processo envolvido na evolução dos rituais de corte dos animais, bem como dos demais fenótipos de comunicação associados com essa exibição, como padrões de coloração, feromônios, odores, órgãos acústicos e ornamentos. Mas você diria que sua curiosidade foi saciada se alguém lhe dissesse que a explicação para a origem de um dado ornamento ou caractere sexual secundário nos machos de uma dada espécie é um longo processo cumulativo de escolhas exercidas pelas fêmeas? Espero que não.

Devemos perguntar agora **por que** as fêmeas possuem aquela preferência. Qual sua origem? Atualmente, consideram-se quatro hipóteses, não excludentes entre si que, a despeito de possíveis variantes nas suas denominações, aqui chamaremos de **benefícios diretos**, **genes bons**, **tendências sensoriais** e **Processo de Fisher** (Tabela 3).

Tabela 3. Hipóteses para a origem das preferências na seleção intersexual.

Hipótese	Mecanismo/Exemplos
<i>Benefícios diretos</i>	Recursos para a fêmea (p. ex. alimento, abrigo, ninho, proteção e auxílio no cuidado da prole).
<i>Genes bons ou Benefícios indiretos (Inclui a hipótese da desvantagem)</i>	Prole com maior aptidão darwiniana (sobrevivência e fecundidade).
<i>Tendências sensoriais</i>	Sensibilidades pré-existentes devido à seleção natural ou a <i>trade-offs</i> e restrições evolutivas.
<i>Processo de Fisher</i>	Correlação genética entre características arbitrárias e a preferência pelas mesmas.

Em muitas espécies, os machos proveem recursos para as fêmeas, como alimento, ninho, abrigo, território, proteção ou auxílio no cuidado com a prole. Esses **presentes** podem lembrar o comportamento humano, mas são comuns em várias classes de animais e especialmente documentados em insetos. Para dar um exemplo mais caseiro, contudo, podemos citar as aranhas semiaquáticas *Paratrechalea* e seus presentes nupciais, onde o macho captura uma mosca, a embrulha em seda e oferece à fêmea durante o cortejo (Costa-Schmidt et al., 2008; Albo et al., 2009). A fêmea receptiva, então, se alimenta dessa presa durante a cópula. O benefício direto, nesse caso, se dá na forma de aporte nutritivo para a fêmea (Figura 7).



Figura 7. Pronto para o cortejo. Macho da aranha *Paratrechalea ornata* – ocorrente no Sul e Sudeste do Brasil e no Uruguai – portando um presente nupcial nas quelíceras (fotografia de Luiz Ernesto Costa-Schmidt).

Ainda aproveitando o exemplo das aranhas *Paratrechalea*, há indícios de que as fêmeas são mais atraídas por presentes de coloração esbranquiçada do que pelos mais acinzentados, resultantes de um maior investimento de seda durante o

“empacotamento” (Klein et al., 2014). Uma possibilidade é que essa maior capacidade para investir em seda esteja correlacionada com componentes da aptidão dos machos favorecidos pela seleção natural. A característica “dar preferência a machos cujos presentes são mais brancos”, conseqüentemente, teria sido favorecida entre as fêmeas, pois a qualidade genética, isto é, a maior aptidão desses machos é passada para a prole resultante do acasalamento. A hipótese dos **genes bons**, portanto, explica a preferência por algum traço com base em um benefício **indireto** ganho pela fêmea através da sua descendência.

Uma implicação da hipótese dos genes bons é que ela pode resultar na evolução da preferência por traços **desvantajosos** nos machos, desde que estes ainda funcionem como uma sinalização honesta da sua aptidão ou qualidade genética. Essa desvantagem, na verdade, constitui-se no **custo** para se desenvolver e/ou para manter o dado ornamento. Suponha que em uma dada espécie de ave exista variabilidade no comprimento da cauda e que dentre aqueles que desenvolvem uma cauda muito longa apenas os mais resistentes sobrevivem até a idade reprodutiva. Por outro lado, todos os machos de cauda mais curta conseguem atingir a idade reprodutiva, pois não arcam com o custo de desenvolvê-la e mantê-la. Apenas características custosas, como a cauda muito longa desse exemplo, portanto, funcionam como indicadores **honestos** da qualidade genética. Essa é a chamada **hipótese da desvantagem** (*handicap*), conforme apresentada por Amotz Zahavi (1975).

As duas hipóteses para a origem das preferências das fêmeas expostas acima (benefícios diretos e genes bons), como se pôde ver, se baseiam em **benefícios**, diretos ou indiretos, transferidos para as fêmeas e, portanto, mantidos por seleção natural. Uma hipótese mais recente, contudo, propõe que as fêmeas podem não estar recebendo benefício algum ao escolherem machos com determinadas características. Seus critérios de escolha podem ter origem em simples **tendências sensoriais**,

desenvolvidas por outras razões fora do contexto de escolha de parceiros (Ryan, 1990). A razão para isso é que as fêmeas usam seus órgãos sensoriais para diversas tarefas, de modo que eles apresentam, em maior ou menor grau, ajustamento para a detecção e processamento de alguns sinais em detrimento de outros.

A **multifuncionalidade** dos fenótipos é, de fato, uma importante causa de restrições (*constraints*) e *trade-offs* na adaptação. Nos pássaros caramancheiros (*bowerbirds*) há indícios de que a cor preferida pelas fêmeas para os ornamentos depositados pelos machos em suas performances tem forte correlação com a cor preferida de fruto do qual se alimentam (Madden & Tanner, 2003). Já no ácaro aquático *Neumania papillator*, as fêmeas reagem à vibração na água produzida pelo macho com o mesmo comportamento que reagem à vibração produzida por suas presas, pequenos copépodos. A postura que a fêmea assume a torna propícia a receber os espermatozóides liberados pelos machos. Nesses dois exemplos, portanto, parece que os machos evoluíram para explorar pré-disposições das fêmeas a serem estimuladas por fontes de alimentação (Proctor, 1991). Na aranha paleártica *Pisaura mirabilis*, sugere-se que o presente nupcial dos machos seja percebido pelas fêmeas como uma ooteca e que, por isso, esse comportamento teria evoluído para explorar o instinto de cuidado maternal das fêmeas (Stålhandske, 2002). Outras possíveis tendências sensoriais podem ainda ter origem na simples organização dos sistemas neurais e sensoriais, os quais, conforme discutimos na introdução do capítulo, inevitavelmente apresentam limitações e arranjos físicos que as tornam mais ou menos suscetíveis a alguns estímulos.

Uma implicação da hipótese das tendências sensoriais, como você talvez já tenha concluído, é que a preferência das fêmeas surge **antes** da característica selecionada nos machos, gerando assim um padrão filogenético inverso ao das hipóteses dos benefícios diretos e indiretos. Nestas, espera-se encontrar, em

espécies próximas àquela em que ocorre seleção sexual, a existência da característica nos machos sem a preferência manifestada pelas fêmeas, pois as primeiras conduzem à evolução da segunda. Já no caso das tendências sensoriais, espera-se encontrar espécies em que as fêmeas manifestem preferências por características inexistentes nos machos, pois são elas que conduzem a evolução das mesmas (Figura 8).

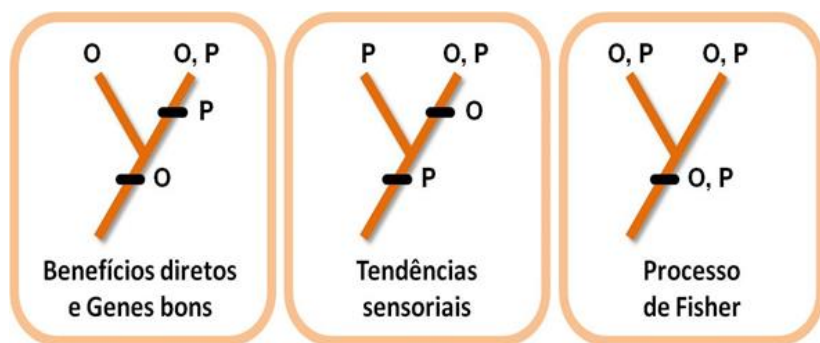


Figura 8. Padrões filogenéticos esperados de acordo com as diferentes hipóteses para a origem das preferências na seleção intersexual. À esquerda, o ornamento “O” existe independentemente de haver preferência pelo mesmo na escolha de parceiros. No centro, a preferência “P” por um dado ornamento já existe na forma de uma pré-disposição para reconhecê-lo como estímulo atrativo. À direita, ornamento e preferência coevoluem através da sua herança ligada e de um processo de retroalimentação positiva.

Suponha agora que, após a apresentação das possíveis origens para as preferências exercidas pelas fêmeas acima, alguém lhe pergunte “mas não pode ocorrer das fêmeas preferirem uma dada característica simplesmente por acharem ela atraente, sem outra razão qualquer por trás desta?”. Pode parecer absurdo, vago, circular ou mesmo anticientífico, mas Darwin acreditava em um cenário muito próximo deste. Retomaremos outros aspectos desse debate entre Darwin e Wallace na seção seguinte para discutirmos aqui a quarta e última hipótese para a origem das preferências das fêmeas – o **Processo de Fisher** –, que torna possível a resposta afirmativa ao questionamento acima.

Imagine uma população com variabilidade genética para um dado ornamento manifestado nos machos e para uma preferência manifestada nas fêmeas. Ambos, o ornamento e a preferência, podem ser arbitrários, no sentido de que são neutros em termos de seleção natural. Sua variabilidade, assim, é alimentada apenas por mutação e deriva. O ornamento pode ser qualquer característica detectável pelas fêmeas e suas preferências podem envolver qualquer aspecto da sua biologia que a torne mais propensa a acasalar com machos apresentando determinados valores na expressão do seu ornamento do que com outros, sem necessidade de processos mentais ou perceptuais muito sofisticados.

Ronald Fisher (1915), através de um modelo verbal, demonstrou que das condições descritas acima, sozinhas, pode emergir a coevolução de características ornamentais extremas nos machos e a preferências pelas mesmas nas fêmeas. O processo funciona da seguinte forma: cada vez que uma fêmea escolhe um macho para a reprodução, os descendentes desse casal manifestarão ambas as características – **ornamento** de um determinado valor (os cumprimentos de onda refletidos por uma cor, por exemplo) e a **preferência** pelo mesmo valor do ornamento. É esperada, portanto, a evolução de uma **correlação genética** entre essas características, uma espécie de “pacote autoadaptativo”. Por essa razão, também se refere muitas vezes a essa proposta como a **hipótese do filho sexy**. Devido a essa correlação genética entre traço e preferência, um aumento na frequência de um alelo para determinado valor de ornamento entre os machos aumenta concomitantemente a frequência do alelo que, nas fêmeas, determina a preferência por aquele valor de ornamento. O aumento na frequência de um alelo para determinado valor de preferência entre as fêmeas, igualmente, favorece o alelo que, nos machos, determina aquele respectivo valor de ornamento, aumentando também sua frequência. Esse processo pode se retroalimentar indefinidamente, produzindo

ornamentos e preferências que **não possuem qualquer significado evolutivo além do simples fato de terem sido selecionados um pelo outro.**

Então, os machos passam a apresentar um determinado valor de ornamento porque a maioria das fêmeas prefere aquele valor. E por que as fêmeas preferem aquele valor de ornamento? Porque ele é mais atraente, ou seja, **porque quando escolhem machos com aquele valor, estarão produzindo descendentes que farão sucesso entre as fêmeas.** Estes mesmos machos que portam os genes para a característica ornamental carregam os genes para a preferência das fêmeas por essa característica. Em outras palavras, as fêmeas que manifestam essa preferência ganham o benefício indireto de produzir uma prole que será mais sexualmente atraente para as fêmeas que elas mesmas estão perpetuando. O argumento é circular, porque o processo é circular! O modelo verbal de Fisher, desenvolvido matematicamente por Lande e Kirkpatrick (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982; Kirkpatrick & Ryan, 1991; Prum, 2010), demonstra o equilíbrio das frequências gênicas nesse cenário onde uma variação herdável influencia diretamente outra variação herdável.

O modelo Lande-Kirkpatrick, portanto, é o equivalente do equilíbrio de Hardy-Weinberg para a seleção intersexual, isto é, trata-se de um **modelo nulo**. Uma previsão desse modelo é justamente a confirmação da possibilidade de coevolução e retroalimentação entre ornamento e preferência descrita acima. Qualquer deslocamento que a população sofra do equilíbrio dessas frequências gênicas pode levá-la a uma de duas consequências: encontrar outra frequência de equilíbrio ou “escapar” para longe de qualquer equilíbrio, podendo levar à evolução de características extremas nos machos (quando as fêmeas são o sexo mais seletivo) se esse processo for mais forte do que a seleção natural convencional para sobrevivência (Figura 9).



Figura 9. A “seleção fugitiva” (*runaway selection*), através do Processo de Fisher, pode levar à evolução de características extremas mantidas apenas pela seleção sexual e que ultrapassam o valor ótimo quando consideramos apenas a seleção natural. Na imagem, um macho de *Paradisaea rubra*, uma ave-do-paraíso, exibe seus ornamentos para uma fêmea (ilustração de Bowdler Sharpe).

Isso porque, lembrando, a variação de uma característica produz uma resposta correlacionada sobre a variação na outra. Essa última resposta é chamada *runaway selection* e é muitas vezes tratada como sinônimo do **Processo de Fisher**. Essa seleção sexual “fugitiva” pode, portanto, entrar em conflito direto com a seleção natural convencional, prejudicando adaptações produzidas por ela e, em alguns casos, reduzindo o tamanho da população. É importante salientar, por fim, que os quatro processos descritos acima podem, e provavelmente é o caso, dirigir de forma **conjunta** a origem e manutenção das preferências na seleção intersexual.

Evolução estética e suas implicações para a Biologia

A evolução não adaptativa por meio da seleção intersexual, resultante do Processo de Fisher, é também denominada “evolução estética” e foi a principal razão pela qual Darwin apresentou a seleção sexual como um novo mecanismo evolutivo, distinto da seleção natural. Para ele, a seleção sexual não poderia ser reduzida inteiramente a características **utilitárias** que expressam qualidades das quais as fêmeas se beneficiariam; ela poderia, às vezes, ser **arbitrária**, caso em que as características não significariam nada além de algo atraente. Essa visão não utilitária da seleção sexual estava em contraste direto com a seleção natural para sobrevivência, e foi, como já discutimos, um forte ponto, se não o principal, de discordância dele com Wallace.

Mas o que importa, afinal, se a evolução de características através da manifestação de uma preferência arbitrária em indivíduos do sexo oposto ocorre ou não na natureza? Prum², em uma revisão de 2012, intitulada “Evolução estética por escolha de parceiros: a ideia realmente perigosa de Darwin” traz à tona reflexões instigantes, algumas das quais compartilho aqui para finalizarmos nossa análise e, quem sabe, estimular novas discussões.

Primeiramente, é fundamental distinguirmos entre aqueles componentes do fenótipo que funcionam diretamente no mundo físico e aqueles que, além de obviamente também funcionarem no mundo físico, só adquirem significado através da sua **percepção** por outros indivíduos. Prum dá como exemplo dois diferentes órgãos de uma planta. A forma e constituição das raízes podem ser interpretadas de modo quase completamente satisfatório através das suas funções de sustentação e absorção de água e nutrientes do solo. A estrutura e constituição das flores, ao contrário, só podem

² O mesmo autor lançou, em maio deste ano (2017), seu livro *The Evolution of Beauty*, onde se dedica especialmente ao tema da evolução estética.

ser compreendidas completamente ao se levar em conta a descrição das propriedades sensoriais e cognitivas dos seus polinizadores. Fenótipos da categoria de sinais de comunicação não fazem nada sozinhos no mundo físico. Do mesmo modo, sinais de comunicação sexual, ou caracteres sexuais secundários, funcionam no mundo subjetivo – o *umwelt* – dos parceiros em potencial.

Nas palavras do autor, “a evolução estética é uma propriedade emergente da escolha baseada na avaliação cognitiva de um sinal, e atinge sua maior complexidade através da coevolução entre o sinal e sua avaliação”. Outra boa forma de se diferenciar a evolução estética da evolução convencional é percebendo que os fenótipos que funcionam como sinais de comunicação podem ser desmembrados em termos de sua **forma** e seu **conteúdo**, isto é, a informação ou significado que sua forma desencadeia quando é percebida e avaliada por um receptor. As manchas nas asas de uma borboleta com coloração protetiva, por exemplo, possuem uma “forma” específica (cor, tamanho, contorno e posição) e um conteúdo ou significado – a presença de toxinas ou substâncias impalatáveis no indivíduo, nesse caso. Pois bem, tendo isso em mente, podemos dizer que em traços originados por evolução estética **a forma é o conteúdo**. Ou seja, o sinal não está correlacionado com nenhuma outra informação, adquirindo significado diretamente como estímulo desencadeado pela sua percepção.

Uma vez que tenham sido compreendidos os aspectos conceituais da evolução estética, devemos perguntar: **esse tipo de processo evolutivo dá origem a padrões orgânicos distintos da evolução convencional por seleção natural?** Há razões para se crer que sim. Por exemplo, para o desafio de uma ave abrir uma semente com o bico há uma série **finita** e bastante **limitada** de soluções físicas (a ideia de “paisagens” de possibilidades adaptativas é explorada muito didaticamente por Dawkins no seu livro *A Escalada do Monte Improvável*, de 1996). É essa relação entre forma e função que gera a impressão de **projeto** no mundo

vivo, pois é possível perceber na forma das coisas a razão de serem como são com base na sua utilidade ou, usando um termo teleológico, com base na sua “finalidade”. Por outro lado, para o desafio de se atrair parceiras sexuais, há uma paisagem de soluções muito **mais livre, complexa e menos determinística**. Ser atraente para uma população de mentes coespecíficas é um problema muito menos limitado do que quebrar sementes e, portanto, com uma lista potencialmente infinita de soluções quando levamos em consideração a evolução de preferências arbitrárias pelo Processo de Fisher. Essa quebra, ou no mínimo **afrouxamento**, da relação entre forma e função, justifica a existência dos rituais de corte tão bizarros, das vocalizações tão complexas e dos ornamentos tão extravagantes que nos acostumamos a ver nos documentários sobre a vida selvagem, mas não nos cansamos de admirar.

A questão central no debate Darwin-Wallace sobre a seleção sexual permanece sendo um tópico fundamental na biologia contemporânea – a seleção natural é o único mecanismo para a evolução de forma funcional no mundo orgânico? Uma solução trivial para a questão seria definir toda possível forma de seleção sexual como subtipos de seleção natural, conforme já discutido mais acima, e responder afirmativamente. Contudo, as resistências históricas, herdadas de Wallace, contra a seleção sexual arbitrária demonstra que essa solução não é satisfatória. Alguns aspectos do programa adaptacionista, criticados com sucesso por Gould e Lewontin no seu artigo de 1979, permanecem vivos hoje na ecologia comportamental, especialmente o **pressuposto** da seleção natural na origem das preferências por parceiros.

Da mesma forma que Wallace, muitos biólogos evolucionistas **acreditam** que a seleção natural é a única fonte de forma funcional na natureza. Como Wallace, eles usam a lógica do *Origem das espécies* para argumentar contra a essência do *Origem do Homem e a Seleção Sexual*. Darwin reconheceu que nenhum

outro campo da Biologia desafia tanto o poder da seleção natural quanto aquele que procura explicações para a diversidade de caracteres sexuais secundários e as preferências por eles. Assim, pode-se dizer que a ideia realmente perturbadora, ou perigosa, de Darwin não foi a ideia do poder de adaptação por seleção natural, mas sua proposta de que a seleção natural **falha** em explicar a evolução de toda forma funcional no mundo vivo. Ele, portanto, reconheceu e encarou esse desafio intelectual propondo sua teoria estética da seleção sexual. Se a teoria da seleção sexual hoje é muito mais wallacista do que darwinista, é porque talvez tenhamos que levar mais a sério os desenvolvimentos da teoria darwinista da seleção sexual por Fisher, Lande, Kirkpatrick e Ryan. Ou seja, conforme defende Prum, devemos deixar de simplesmente assumir a existência de seleção natural no estudo da origem das preferências e reconhecer o valor do modelo nulo de LK para utilizá-lo como **ponto de partida** em nossas abordagens (e não como a última hipótese a ser considerada, como é habitual), da mesma forma que foram devidamente reconhecidas as importâncias de modelos nulos na ecologia de comunidades e na genética de populações clássica.

Caixa 1 – Seleção sexual sobre fêmeas

Conforme vimos na seção sobre investimento reprodutivo, é o fato de as fêmeas alocarem muitos recursos para a prole – não apenas no desenvolvimento de seus grandes gametas, mas também no tempo e energia despendidos no período em que se dedicam aos zigotos, embriões e filhotes – que faz com que geralmente os machos sofram mais intensamente os efeitos da seleção sexual. Dessa forma, podemos prever que a seleção sexual não seja tão intensa sobre os machos de uma espécie hipotética em que eles sejam o sexo responsável por cuidar da prole, podendo,

inclusive, dependendo do grau dessa assimetria, atuar de modo inverso ao habitual, isto é, sobre as fêmeas. Em outras palavras, se os machos investem mais do que meramente alguns pequenos gametas na reprodução, é vantajoso que eles sejam mais criteriosos quanto à escolha de suas parceiras, pois há mais energia e tempo em jogo. Nesse mesmo cenário, pode-se esperar que as fêmeas competissem entre si pelo acesso aos machos, pois agora são eles que representam o recurso escasso. Essa **inversão de papéis sexuais** ocorre, por exemplo, em cavalos-marinhos, onde a fertilização e a incubação dos ovos é feita dentro dos machos, em baratas d'água (*Hemiptera, Bellostomatidae*), onde os ovos são depositados externamente no dorso dos machos, e em uma série de aves e mamíferos – inclusive em humanos –, onde é muito difundida a divisão do cuidado parental entre o casal. Em um estudo recente, pesquisadores portugueses descobriram que em uma espécie de peixe com parentesco próximo aos cavalos-marinhos, em que também são os machos que “engravidam”, são eles que visitam arenas de exibição das fêmeas e escolhem suas parceiras, corroborando as previsões da teoria do investimento reprodutivo. É interessante mencionar ainda que, nesse estudo, os pesquisadores tentam estabelecer uma relação entre a intensidade da seleção sexual e alterações climáticas (Monteiro et al., 2016; 2017).

Uma espécie muito mais próxima de nós, a aranha *Allocosa brasiliensis*, ou “aranha branca das dunas” (Figura 10), que ocorre nas regiões costeiras do Sul do Brasil, no Uruguai, na Argentina e no Chile, é outro modelo de estudo sobre essas **exceções que confirmam a regra** (a inversão de papéis sexuais). Além dos machos serem maiores dos que as fêmeas – padrão de dimorfismo oposto ao que é comum em aranhas –, são as fêmeas que procuram ativamente por machos, os quais ficam à espera dentro de tocas construídas sob a areia, e os cortejam. Após a cópula, o macho “doa” a toca para a fêmea utilizar como ninho e a abandona, obstruindo a saída. A construção dessa toca para a

fêmea representa, portanto, um custoso investimento dos machos na aquisição de parceiras e na sobrevivência de sua prole, o que acaba por limitar o número de acasalamentos que consegue efetivar e por torná-los um recurso escasso para as fêmeas (Aisenberg, 2013).



Figura 10. A exceção que confirma a regra. Na “aranha-branca-das-dunas” (*Allocosa brasiliensis*) são as fêmeas que procuram ativamente pelos machos e os cortejam.

Caixa 2 – Seleção sexual em plantas

Uma vez que usamos a teoria da seleção sexual para explicar a evolução de diferenças secundárias entre os sexos, não podemos aplicá-la também às plantas, uma vez que é muito comum o dimorfismo sexual entre elas (Figura 11)? Podemos e devemos. Em plantas cuja polinização é zoofílica, as flores masculinas devem ser mais atrativas para os polinizadores em potencial do que as femininas, o que pode resultar em cores, formas, fragrâncias, ciclos de floração e produção de recursos, como o néctar, exclusivos desse sexo. Mas e nos outros modos de polinização? Podemos prever também que algumas características

– flores maiores, por exemplo – podem levar a uma maior quantidade de pólen ou exportá-lo mais rapidamente, caso este que se aplica, portanto, também à polinização anemófila (através do vento).

Foi só em 1979, no entanto, que um artigo pioneiro de Mary F. Wilson chamou a atenção especificamente para estas e outras possibilidades de seleção sexual em plantas. Segundo a ecóloga, a competição entre machos quanto à escolha pelas fêmeas foram fatores importantes na origem da imensa diversidade de flores que conhecemos. Em espécies dioicas – onde existem flores de um único sexo –, podem-se notar algumas consequências da seleção sexual atuando mais fortemente sobre os machos: crescimento e desenvolvimento antecipado, mais rápido e com maior número de flores e inflorescências. Dentre os mecanismos de escolha pelas fêmeas, há o aborto diferencial ou não aleatório, quando a taxa de sobrevivência de óvulos fecundados é significativamente enviesada para alguns machos, em detrimento de outros – padrões estes que só foram revelados com as modernas técnicas moleculares disponíveis. Esta e muitas outras informações podem ser encontradas na matéria de Fonseca (2014).



Figura 11. Se as plantas também se reproduzem sexuadamente e apresentam caracteres sexuais secundários, por que não sofreriam seleção sexual? (imagem extraída do filme *Pink Floyd: The Wall*).

Caixa 3 – Temas controversos: seleção sexual em humanos e em animais extintos

É bem provável que você tenha tentado estabelecer alguma relação entre as ideias discutidas neste capítulo e características e comportamentos da nossa própria espécie. Afinal, estamos ou fomos também sujeitos à seleção sexual? Existem, de fato, pesquisadores que defendem ou defenderam uma importância considerável desse mecanismo evolutivo na nossa história, como Geoffrey Miller, em seu livro *A Mente Seletiva* (2000) (Figura 12) e, claro, o próprio Darwin! Não é um mero acaso, afinal de contas, que ele tenha publicado sua teoria da seleção sexual no mesmo livro em que tratou da evolução humana (1871). Mais recentemente, vários estudos têm fornecido pistas da influência desse processo sobre nossa espécie, mesmo reconhecendo que fatores culturais e comportamentais provavelmente foram preponderantes. Um exemplo que rendeu muitas publicações e discussão é o do complexo MHC – família extremamente variável de genes ligados ao nosso sistema imune, mas que pode também estar relacionada com a escolha de parceiros. Para ler mais sobre o assunto, um ponto introdutório pode ser a matéria de Borges (2009). A morfologia do pênis é outro traço que pode ter recebido pinceladas da seleção sexual, já que alguns pesquisadores defendem a ideia de que a crista coronal tenha sido moldada para a remoção de sêmen alheio de dentro da vagina, de modo equivalente à competição espermática que ocorre em libelulinhas vista neste capítulo (Gallup et al., 2003, Gallup & Burch, 2004). Uma revisão sobre outras possibilidades de seleção sexual em humanos pode ser encontrada em Puts (2010).

Outro assunto bastante controvertido se tratando de seleção sexual é a aplicação dessa teoria para se explicar a origem de estruturas encontradas em animais fósseis, especialmente cristas cranianas

em pterossauros, as quais se sugere terem tido a função principal de ornamentos para atração do sexo oposto (Figura 13) (Knell et al., 2013, Kellner 2013). Se no caso acima, da seleção sexual em humanos, a complicação de se estudar é a complexidade da nossa sociedade e universo comportamental, no caso de animais extintos o problema principal é de amostragem. Os métodos usualmente utilizados para se testar hipóteses de seleção sexual não podem ser aplicados quando tudo que se tem são, no melhor dos casos, alguns poucos fósseis. Esses dois temas, assim, podem ser mais bem explorados através das suas próprias leituras, quem sabe partindo-se das referências aqui indicadas.

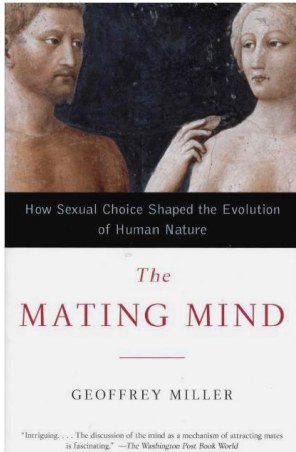
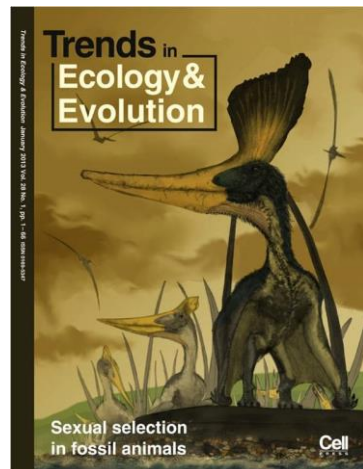


Figura 12. Geoffrey Miller, em seu *The Mating Mind* (2000) – traduzido no Brasil sob o título *A Mente Seletiva* –, defende um papel decisivo da seleção sexual sobre a evolução da nossa espécie.

Figura 13. É possível inferir seleção sexual a partir de fósseis? Knell (2013), em seu artigo de revisão, mostra que sim e como.



Referências

- Aisenberg, A. Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a neotropical spider. In Macedo, R. H. & Machado, G. (Eds.) *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*. Academic Press. 2013.
- Albo, M. J., Costa-Schmidt, L. E., & Costa, F. G. To feed or to wrap? Female silk cues elicit male nuptial gift construction in a semiaquatic trechaleid spider. *Journal of Zoology*, 277(4), 284-290. 2009.
- Allen, C. E., Zwaan, B. J., & Brakefield, P. M. Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera. *Annual review of entomology*, 56, 445-464. 2011.
- Archer, C. R, Duffy, E., Hosken, D. J., Mokkonen, N., Okada, K., Oku, K., Sharma, M. D. & Hunt., J. Sex-specific effects of natural and sexual selection on the evolution of life span and ageing in *Drosophila simulans*. *Functional Ecology*, 29:4, 562-569. 2015.
- Bateman, A. J. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(Pt. 3), 349-368. 1948.
- Borges, J. C. Amor ao primeiro cheiro. *Ciência Hoje*. Disponível em http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/4244/n/amor_ao_primeiro_cheiro. 2009.
- Carmo, V. A. As concepções de Alfred Russel Wallace acerca da cor e ornamentos dos animais e sua crítica à seleção sexual. *Filosofia e História da Biologia*, 3(1), 377-392. 2008.
- Córdoba-Aguilar, A., Uhía, E., & Rivera, A. C. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology*, 261(4), 381-398. 2003.
- Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., & de Araújo, A. M. Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*, 95(8), 731-739. 2008.
- Darwin, C. R. *The descent of man and selection in relation to sex: in two volumes: with illustrations*. J. Murray. 1871.
- Dawkins, R. *A escalada do monte improvável: uma defesa da teoria da evolução*. Editora Companhia das Letras. 1996.

- Deinert, E. I. Mate location and competition for mates in a pupal mating butterfly. *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press, Chicago, 91-110. 2003.
- Deinert, E. I., Longino, J. T., & Gilbert, L. E. Mate competition in butterflies. *Nature (London)*, 370, 23-24. 1994.
- Dunn, P. O., Armenta, J. K. & Whittingham, L. A. Natural and sexual selection act on different axes of variation in avian plumage color. *Science Advances*, 1 (2), e1400155. 2015.
- Edward, D. A., stockley, P., hosken, D. J. Sexual conflict and sperm competition. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, v. 7, n. 4, p. a017707, 2015.
- Estrada, C., & Jiggins, C. D. Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species?. *Journal of evolutionary biology*, 21(3), 749-760. 2008.
- Estrada, C., Schulz, S., Yildizhan, S., & Gilbert, L. E. Sexual selection drives the evolution of antiaphrodisiac pheromones in butterflies. *Evolution*, 65(10), 2843-2854. 2011.
- Fisher, R. A. The evolution of sexual preference. *The Eugenics Review*, 7(3), 184. 1915.
- Fonseca, C. R. A intensa vida sexual das plantas. *Ciência Hoje*, 311. 2014.
- Freeman, S., & Herron, J. C. *Evolutionary analysis* (pp. 302-13). Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall. 2007.
- Gallup Jr, G. G., & Burch, R. L. Semen displacement as a sperm competition strategy in humans. *Evolutionary Psychology*, 2(1), 147470490400200105. 2004.
- Gallup, G. G., Burch, R. L., Zappieri, M. L., Parvez, R. A., Stockwell, M. L., & Davis, J. A. The human penis as a semen displacement device. *Evolution and Human Behavior*, 24(4), 277-289. 2003.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 205(1161), 581-598. 1979.

- Hrdy, S. B. Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology*, 1(1), 13-40. 1979.
- Kellner, A. Cristas, chifres e seleção sexual. *Ciência Hoje*. Disponível em http://www.cienciahoje.org.br/noticia/v/ler/id/2549/n/cristas,_chifres_e_selecao_sexual. 2013.
- Kemp, D. J., & Wiklund, C. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(6), 429-442. 2001.
- Kirkpatrick, M. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 1-12. 1982.
- Kirkpatrick, M., & Ryan, M. J. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350(6313), 33. 1991.
- Klein, A. L., & De Araújo, A. M. Courtship behavior of *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae) towards virgin and mated females: conflict between attraction and repulsion signals? *Journal of ethology*, 28(3), 409-420. 2010.
- Klein, A. L., Trillo, M. C., Costa, F. G., & Albo, M. J. Nuptial gift size, mating duration and remating success in a Neotropical spider. *Ethology Ecology & Evolution*, 26(1), 29-39. 2014.
- Knell, R. J., Naish, D., Tomkins, J. L., & Hone, D. W. Sexual selection in prehistoric animals: detection and implications. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 38-47. 2013.
- Lande, R. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 78(6), 3721-3725. 1981.
- Lukas, D. & Clutton-Brock, T. Evolution of social monogamy in primates is not consistently associated with male infanticide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), E1674. 2014.
- Madden, J. R., & Tanner, K. Preferences for coloured bower decorations can be explained in a nonsexual context. *Animal Behaviour*, 65(6), 1077-1083. 2003.
- Mendoza-Cuenca, L., & Macías-Ordóñez, R. Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly. *Behavioral Ecology*, 21(1), 144-152. 2010.

- Miller, G. A mente seletiva: como a escolha sexual influenciou a evolução da natureza humana. *Rio de Janeiro: Campus*. 2000.
- Monteiro, N. M., Carneiro, D., Antunes, A., Queiroz, N., Vieira, M. N., & Jones, A. G. The lek mating system of the worm pipefish (*Nerophis lumbriciformis*): a molecular maternity analysis and test of the phenotype-linked fertility hypothesis. *Molecular Ecology*, 26(5), 1371-1385. 2017.
- Monteiro, N., Cunha, M., Ferreira, L., Vieira, N., Antunes, A., Lyons, D., & Jones, A. G. Parabolic variation in sexual selection intensity across the range of a cold-water pipefish: implications for susceptibility to climate change. *Global Change Biology*. 2017.
- Oliver, J. C., Robertson, K. A., & Monteiro, A. Accommodating natural and sexual selection in butterfly wing pattern evolution. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1666), 2369-2375. 2009.
- Opie, C., Atkinson, Q. D., Dunbar, R. I., & Shultz, S. Male infanticide leads to social monogamy in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(33), 13328-13332. 2013.
- Proctor, H. C. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Animal Behaviour*, 42(4), 589-598. 1991.
- Prum, R. O. The Lande–Kirkpatrick mechanism is the null model of evolution by intersexual selection: implications for meaning, honesty, and design in intersexual signals. *Evolution*, 64(11), 3085-3100. 2010.
- Prum, R. O. Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367(1600), 2253-2265. 2012.
- Puts, D. A. Beauty and the beast: Mechanisms of sexual selection in humans. *Evolution and Human Behavior*, 31(3), 157-175. 2010.
- Ryan, M. J. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford surveys in evolutionary biology*, 7, 157-195. 1990.
- Sourakov, A. Pupal mating in Zebra longwing (*Heliconius charithonia*): photographic evidence. *News of the Lepidopterists Society*, v. 50, p. 26-32, 2008.

- Stålhandske, S. Nuptial gifts of male spiders function as sensory traps. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269(1494), 905-908. 2002.
- Trivers, R. Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection & the Descent of Man*, Aldine de Gruyter, New York, 136-179. 1972.
- Willson, M. F. Sexual selection in plants. *The American Naturalist*, 113(6), 777-790. 1979.
- Zahavi, A. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53(1), 205-214. 1975.

EVOLUÇÃO DA FOSSORIALIDADE EM UMA LINHAGEM DE LAGARTOS DAS CAATINGAS BRASILEIRAS: ESPECIAÇÃO, ADAPTAÇÃO, ÓRGÃOS VESTIGIAIS E DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO

Miguel Trefaut Rodrigues

Tentar compreender a origem de novas espécies e a adaptação a novos *habitats* em grupos de organismos relacionados foi uma constante na vida de Darwin. Entre os inúmeros exemplos de mudanças adaptativas com que se preocupou, estavam modificações da forma do corpo dos animais associados à vida subterrânea. Darwin postulava que através da descendência com modificações, a seleção natural favoreceria indivíduos que apresentassem características que lhes conferissem vantagens diferenciais no novo *habitat*. Desse modo, animais com membros bem desenvolvidos e patas pentadáctilas (com cinco dedos), que apresentassem variação quanto ao grau de alongamento do corpo ou no nível de desenvolvimento de seus membros, poderiam eventualmente ser favorecidos em *habitats* onde a capacidade de se enterrar ou de se locomover sob o solo seria vantajosa. Darwin também sugeriu que, nesse processo, os embriões de espécies dotadas de patas rudimentares ainda deveriam manter vestígios desses caracteres em condição menos reduzida do que nos adultos da mesma espécie. A origem das serpentes, por exemplo, poderia assim ser compreendida a partir da modificação gradual de um grupo de lagartos que progressivamente teria se adaptado a uma vida subterrânea. Essa é, de fato, a ideia que prevalece atualmente. Os escolecofídios, que hoje representam as serpentes vivas mais antigas, apresentam as adaptações mais marcantes para a vida subterrânea: olhos vestigiais, corpo alongado, membros ausentes externamente, cinturas vestigiais e escamação homogênea ao longo do corpo. Estruturas estas muito diferentes das que se observam

em serpentes mais avançadas que, mais tarde, abandonaram o *habitat* subterrâneo.

Os resultados de nossas pesquisas com a fauna de lagartos das caatingas brasileiras oferecem-nos hoje exemplos bastante didáticos de alguns dos problemas que ocuparam a imaginação de nosso maior cientista. Na região do médio Rio São Francisco, na Bahia, está situado o maior cordão de dunas continentais da América do Sul (Figura 1). São dunas hoje inativas, fixadas pela vegetação que conferem um aspecto desértico à área (Figura 2).

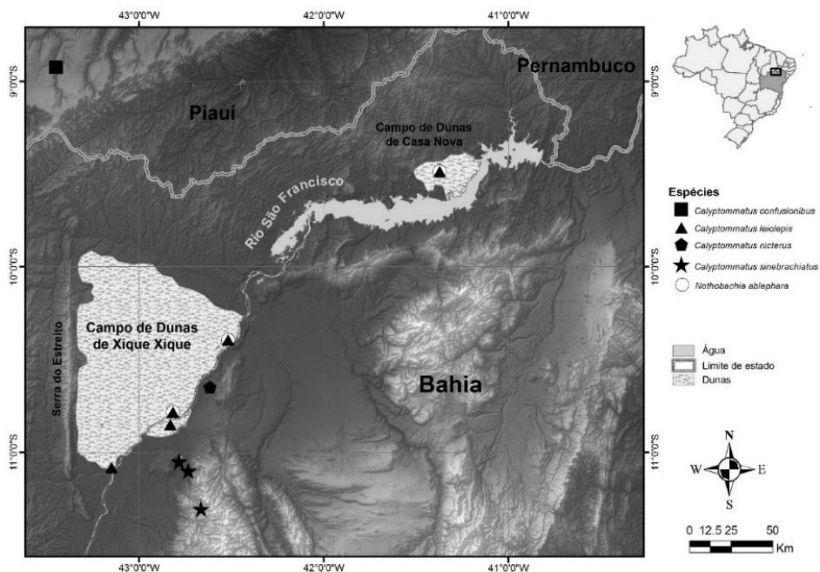


Figura 1. Localização da região das dunas continentais do médio Rio São Francisco, na Bahia, e distribuição de algumas espécies de lagartos gimnofthalmídeos (Mauro Teixeira Jr.).



Figura 2. Vista geral das dunas da margem esquerda do Rio São Francisco na região das Marrecas, BA.

Uma série considerável de novos gêneros e espécies de lagartos, todos eles mostrando adaptações muito particulares à vida na areia veem sendo descritos dali. O gênero *Calyptommatus*, que se locomove sob a areia, é um deles (Figura 3).



Figura 3. *Calyptommatus leiolepis*, uma das espécies com corpo alongado e membros reduzidos da região das dunas do médio Rio São Francisco e seu rastro.

A região principal das dunas está situada na margem esquerda do Rio São Francisco, mas existem dunas e manchas relictuais de areia na margem oposta. Curiosamente, algumas dessas espécies têm seus parentes mais próximos vivendo em solos arenosos situados em margens opostas do rio, formando pares de espécies. Presume-se que o isolamento do ancestral que levou à origem das espécies atuais deveu-se à mudança do padrão de drenagem na área. Há duas hipóteses. A primeira supõe que o Rio São Francisco apresentava uma drenagem do tipo endorreica, ou seja, drenava para um grande lago situado na área. Nessas circunstâncias, não existiriam impedimentos à troca gênica. Com a mudança do padrão de drenagem para o tipo exorreico, o rio abriu seu caminho para o oceano e passou a atuar como barreira, provocando a especiação e, assim, a origem dos pares de espécies atualmente ali presentes. A segunda hipótese postula apenas uma mudança no curso do rio, isto é, a alteração de um de seus meandros transferiria repentinamente um bloco de *habitat* de uma margem para outra. Ainda não sabemos qual dessas hipóteses é a mais provável, ou mesmo se são excludentes, já que ambas podem ser verdadeiras e ter ocorrido em tempos diferentes. O que é certo é que manchas isoladas de areias naquela área propiciaram a formação de novas espécies associadas a esse tipo de *habitat* por isolamento geográfico. As diferenças genéticas entre as populações de lagartos fossoriais dos gêneros *Calyptommatatus* e *Nothobachia* mostram que a evolução vem atuando intensamente na área e que é muito claro o padrão geográfico entre as margens do rio (Figura 4). Elas também indicam que os pares de espécies atuais divergiram entre 1.8 e 6 milhões de anos.

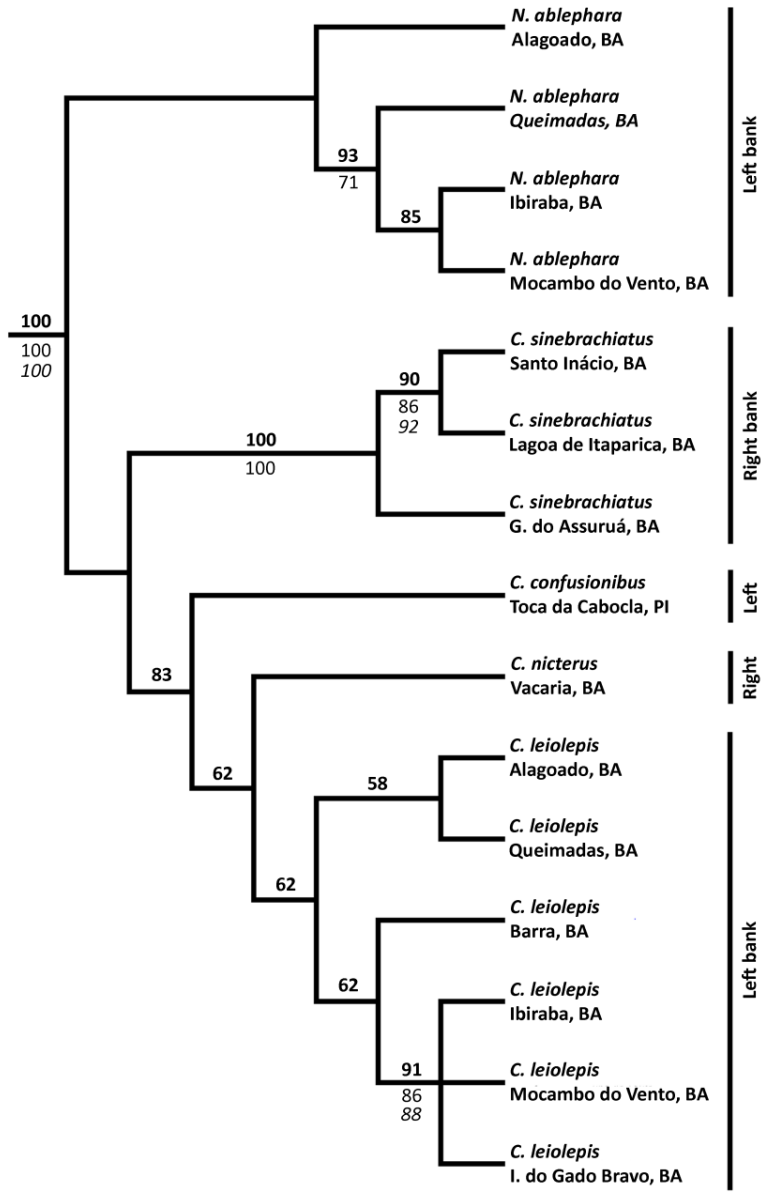


Figura 4. Relações de parentesco entre as populações de *Calyptommatus* e *Nothobachia* (José Cassimiro).

Calyptommatus e *Nothobachia* pertencem a uma linhagem monofilética de lagartos da família *Gymnophthalmidae* adaptados à vida subterrânea, que exemplifica uma tendência progressiva à redução dos membros e ao alongamento do corpo (Figura 5).

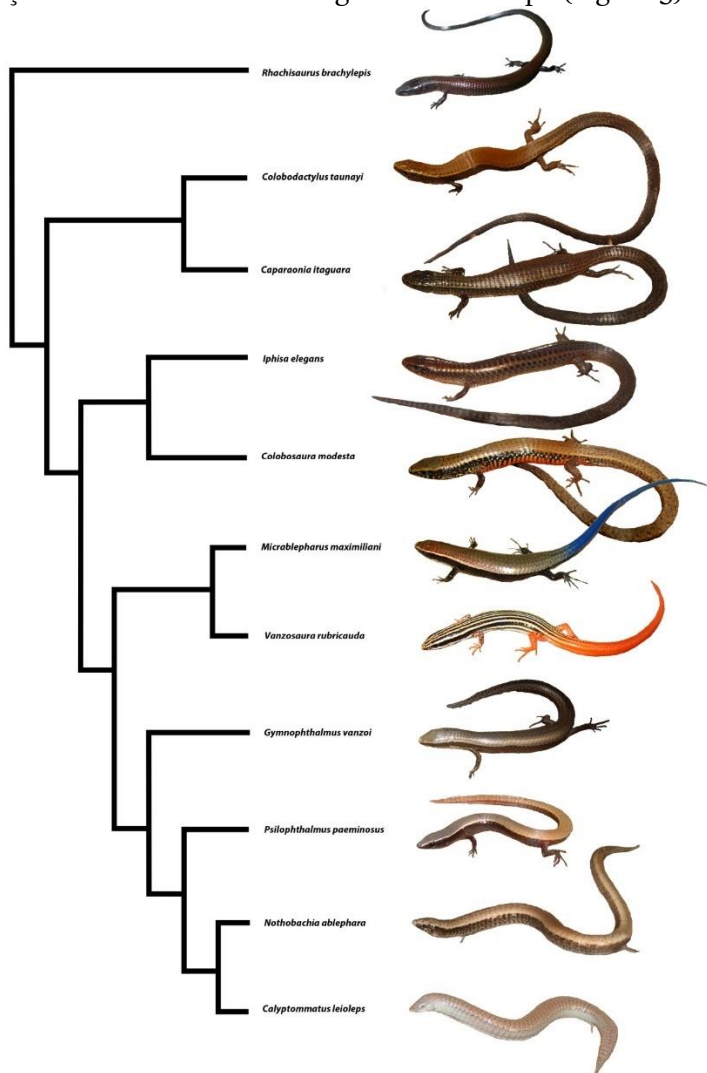


Figura 5. Relação simplificada de parentesco entre gêneros de lagartos gimnoftalmíneos. O gênero *Scriptosaura* não está incluído na figura, mas apresenta redução apendicular idêntica à de *Calyptommatus* (Mauro Teixeira Jr.).

Nosso conhecimento filogenético indica que seus ancestrais apresentavam o corpo lacertiforme com membros bem desenvolvidos. No entanto, espécies de alguns dos gêneros (*Micrablepharus*, *Vanzosaura*, *Procellosaurinus*, *Psilophthalmus*), ainda que mantendo o corpo lacertiforme, já mostram redução dos apêndices, retendo apenas quatro dedos na mão. Os gêneros mais derivados (*Nothobachia*, *Scriptosaura* e *Calyptommatus*) já apresentam o corpo muito alongado, a cauda mais curta e uma redução apendicular muito mais avançada. Em *Nothobachia*, o membro anterior está reduzido a um apêndice estiliforme vestigial e em *Scriptosaura* e *Calyptommatus* já não há mais sequer vestígio de membro externamente. A redução também é clara nos membros posteriores: *Nothobachia* mantém um membro articulado, ainda que reduzido, e apenas com dois dedos, ao passo que *Scriptosaura* e *Calyptommatus* têm apenas uma estrutura vestigial estiliforme correspondente à pata posterior. Esse processo de alongamento do corpo e de redução apendicular com redução mais avançada nos membros anteriores do que nos posteriores é semelhante ao que se postula ter ocorrido durante a evolução das serpentes. Parece não haver dúvida de que ele é o reflexo da seleção natural favorecendo adaptações à vida fossorial. Os gêneros mais basais, embora forrageiem na superfície, já se enterram no substrato em busca de refúgio ou de temperaturas mais adequadas. A perda da pálpebra, outra novidade evolutiva da linhagem, presente nos gêneros que apresentam só quatro dedos na mão, confirma essa ideia. Os gêneros onde o processo de redução é mais acentuado – *Nothobachia*, *Scriptosaura* e *Calyptommatus* – apresentam corpo alongado, membros vestigiais, são totalmente fossoriais e locomovem-se por movimentos ondulatórios sob a areia (Figura 3), num *habitat* onde membros bem desenvolvidos associados a um corpo alongado seriam de pouca serventia, como bem pensava Darwin.

O estudo do esqueleto e dos embriões de *Calyptommatus sinebrachiatus* vem reforçar mais uma das predições darwinianas.

Não há vestígio externo de membro anterior na espécie, mas a cabeça do úmero está presente, como que indicando a condição do ancestral. Mais interessante ainda, uma de minhas alunas de doutorado (Juliana Roscito) descobriu que o membro anterior de *Calyptommatus sinebrachiatus* está presente no início do desenvolvimento embrionário, exatamente como pensava Darwin sobre os órgãos vestigiais.

Por que animais tão bem adaptados à vida subterrânea ainda manteriam membros vestigiais? Ainda não sabemos. É possível que eles tendam ao desaparecimento completo? Sim, talvez estejamos apenas presenciando uma etapa de um longo processo que levaria ao completo desaparecimento das estruturas. Mas é também possível que os membros vestigiais vistos nesses lagartos permaneçam ainda nessa condição rudimentar por um longo tempo porque apresentam alguma função que nos é desconhecida, talvez relacionada ao cortejo. Seria talvez o caso do esporão presente nas jiboias. Cabe a nós investigar.

Entre muitas outras dúvidas que temos, aqui vai mais uma. Por que a seleção natural passou em determinado momento a contrasselecionar animais com um corpo lacertiforme tão bem estruturado e a selecionar animais que apresentassem alongamento do corpo e redução de dígitos e apêndices? Não temos resposta definitiva, mas certamente ela está relacionada ao ambiente. Na fase de expansão das areias que culminaram com a formação do campo de dunas, é de se pensar que os demais *habitats* tiveram sua área progressivamente reduzida. Nesse sentido, animais que apresentassem adaptações favoráveis para a vida em solos arenosos foram favorecidos e deixaram mais descendentes. É possível que a fossorialidade tenha também sido o resultado de uma busca por temperaturas subsuperficiais mais amenas, evitando os extremos térmicos prevalentes na superfície. O fato de as espécies de *Calyptommatus* serem noturnas, ao passo que os demais representantes da linhagem são diurnos, parece apoiar esse modo de pensar.

André Luis Klein

Evolução e biodiversidade

Depois de sete anos de trabalho, um grupo de 575 botânicos do Brasil e de outros 14 países concluiu a versão mais recente de um amplo levantamento sobre a diversidade de plantas, algas e fungos do Brasil, agora calculada em 46.097 espécies. Quase metade, 43%, é exclusiva (endêmica) do território nacional. O total coloca o Brasil como o país com a maior riqueza de plantas do mundo (Revista *Pesquisa FAPESP*, 2016).

Quando lemos uma reportagem assim, geralmente voltamos nossos pensamentos para a conservação, o uso e a beleza de toda essa diversidade. Raramente questionamos “**por que** existe tudo isso?”. A biologia evolutiva, contudo, faz essas perguntas que às vezes parecem descabidas quando estamos fora do meio acadêmico, pois se preocupa com a origem e a história de tudo que há no mundo vivo. Seria um grande equívoco dizer, no entanto, que o estudo da evolução não traz contribuições importantes para questões práticas e mais urgentes, como as da biologia da conservação. Se quisermos preservar a biodiversidade¹, precisamos compreender os processos naturais que levam ao seu aumento, manutenção e redução, bem como formas eficientes de se identificar a que espécie pertence uma população que se encontra ameaçada. É a mesma lógica, portanto, de que para encontrar a cura ou tratamento de enfermidades as ciências da saúde se beneficiam do conhecimento de como se originam e se modificam seus agentes patogênicos. Outra área aplicada em que se envolvem os estudos sobre especiação é a da biossegurança de organismos

¹ O termo “biodiversidade” está sendo utilizado aqui como sinônimo de número de espécies. Uma definição mais técnica, no entanto, contempla três níveis de diversidade: a genética – dentro de cada espécie ou população –, a de espécies – como utilizada aqui – e a de ecossistemas.

geneticamente modificados, os quais, uma vez liberados em agroecossistemas, podem intercruzar com seus parentes silvestres, formando híbridos ou realizando a transferência gênica horizontal, introduzindo, assim, características fenotípicas novas em populações naturais e alterando potencialmente seu desempenho ecológico.

Agora, para contextualizar a especiação dentro da biologia evolutiva em um sentido mais teórico, vamos voltar nossa atenção para quatro dualidades que permeiam essa ciência. Primeiramente, pode-se dizer que a teoria da evolução, esta que é ensinada na academia ou qualquer outra candidata ao mesmo *status*, precisa dar conta de explicar duas características do mundo orgânico: **complexidade** e **diversidade**. Conceitualmente próximas dessa dualidade estão a **anagênese** e a **cladogênese**; a primeira referente às mudanças evolutivas que ocorrem ao longo do tempo de vida de uma espécie, em parte regidas pelo processo de adaptação, o qual consiste na principal fonte de complexidade biológica, e a segunda referente à multiplicação de espécies, ou seja, à produção de diversidade, representada pelas ramificações em uma árvore evolutiva ou filogenia (Figura 1).

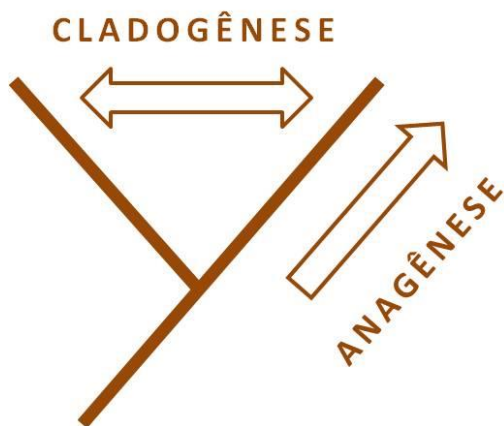


Figura 1. Anagênese – a evolução que ocorre dentro de uma espécie – e cladogênese – a divergência entre populações que dá origem a novas espécies.

A terceira dualidade é a da **microevolução** – a evolução que ocorre dentro de populações através de mutação, deriva, seleção natural e fluxo gênico –, em contraste com a **macroevolução** – as grandes transições evolutivas, ou seja, a origem e a extinção de **taxa** acima do nível das espécies, onde as contingências históricas assumem papel muito mais relevante do que na microevolução. A quarta e última dualidade é também, como a primeira, um compromisso explicativo de qualquer teoria da evolução, embora nesta os termos sejam mais genéricos. Uma boa teoria evolutiva deve dar conta de explicar **padrões** e **processos**, que são, respectivamente, a **história da vida**, como um todo ou em qualquer nível de organização (por exemplo: a história evolutiva de uma família de primatas), que também pode ser vista como uma investigação sobre **o que** aconteceu, e os **mecanismos e fatores evolutivos**, que podem ser entendidos em termos de **como** ou **por que** aconteceu, enquadrando-se aqui a mutação, a deriva, a seleção natural, o fluxo gênico e as contingências históricas. Tendo, agora, estas quatro dualidades em mente, podemos contextualizar melhor a **especiação** dentro da teoria evolutiva: o estudo da especiação trata dos **processos** responsáveis pela **cladogênese** e, portanto, pela produção de **diversidade** no mundo biológico, situando-se justamente na transição entre a **microevolução** e a **macroevolução**, pois seus modelos e teorias explicam **como** os mecanismos que agem sobre uma população podem dividi-la em duas e fazer com que as mesmas sofram divergências suficientes a ponto de resultar em duas espécies.

Neste capítulo vamos perceber que a especiação, assim como toda a evolução biológica, é um processo **sequencial**, mas que se diferencia por ser relativamente fácil estabelecer nele um começo, um meio e um fim – que aqui denominaremos **isolamento**, **divergência** e **contato secundário**. Não se costuma falar, por exemplo, do início e do fim de um processo de adaptação; as características simplesmente são modificadas a partir de formas ancestrais e não faz sentido se pensar que um processo de

adaptação está em fase mais inicial ou mais terminal. Na especiação, por outro lado, há um momento em que as populações ainda pertencem a uma mesma espécie, e há um momento posterior em que passam a constituir espécies diferentes. Essa medida de descontinuidade – a espécie –, contudo, não é completamente objetiva, como veremos a seguir.

Os conceitos de espécie

Muito do que se faz na biologia parte da **comparação**, ou da observação de **diferenças** e **semelhanças**, entre organismos, o que há faz parecer-se às vezes com um “jogo dos sete erros”. De fato, a variação e a herança são regras no mundo vivo, mas é intuitivo assumirmos que existem níveis distintos e descontínuos de variação, como o que há entre um ser humano e outro, em contraste com o que há entre um ser humano e um chimpanzé. Foi provavelmente necessário reconhecer esses níveis de variação para as populações de hominídeos caçadores-coletores, pois tratava-se de uma questão de sobrevivência diferenciar uma planta comestível de uma tóxica, bem como um animal pouco ameaçador de um predador em potencial. A biologia do “jogo dos sete erros” intuitiva, no entanto, começa a deixar de funcionar quando nos deparamos com as taxonomias que agrupam seres tão distintos como as borboletas das Figuras 2A e 2B em uma mesma espécie e separamos as aranhas da Figura 3 em duas espécies.

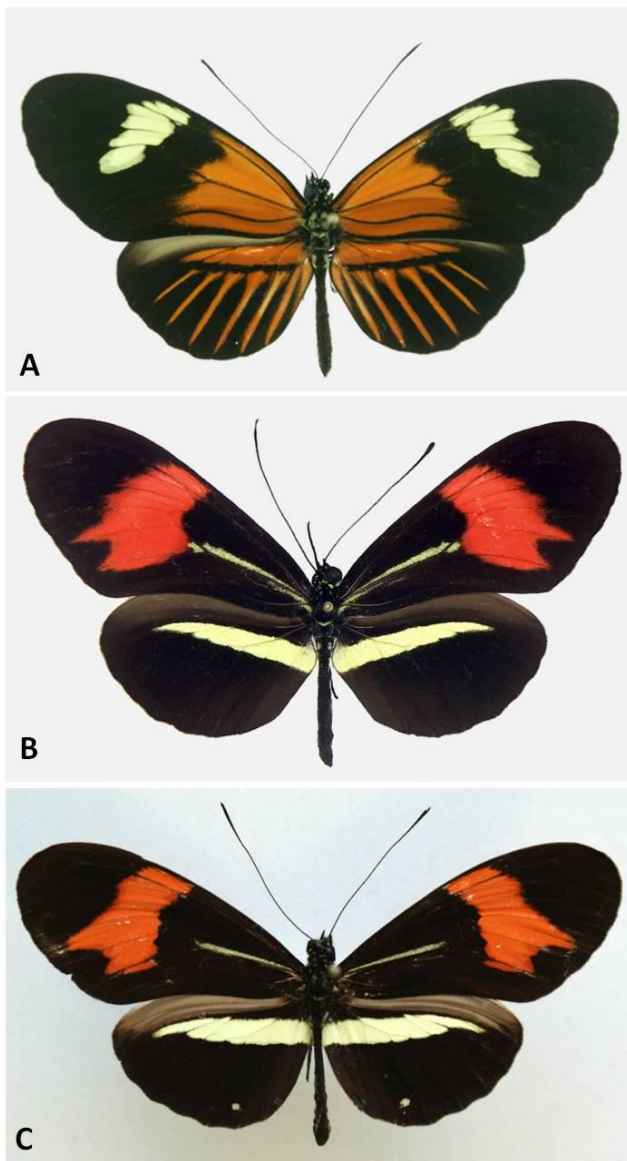


Figura 2. A espécie politípica *Heliconius melpomene* representada por duas de suas subespécies: A) *H. m. nanna*, que ocorre na faixa litorânea do Sul, Sudeste e Nordeste do Brasil; B) *H. m. aglaope*, do Peru. C), *H. besckei*, que ocorre principalmente em altitudes superiores a 700 m no Sul e Sudeste do Brasil. Há evidências de que a evolução do mimetismo entre *H. melpomene nanna* e *H. besckei* tenha sido facilitada pela introgressão de genes da primeira na segunda espécie (Zhang et al., 2016).

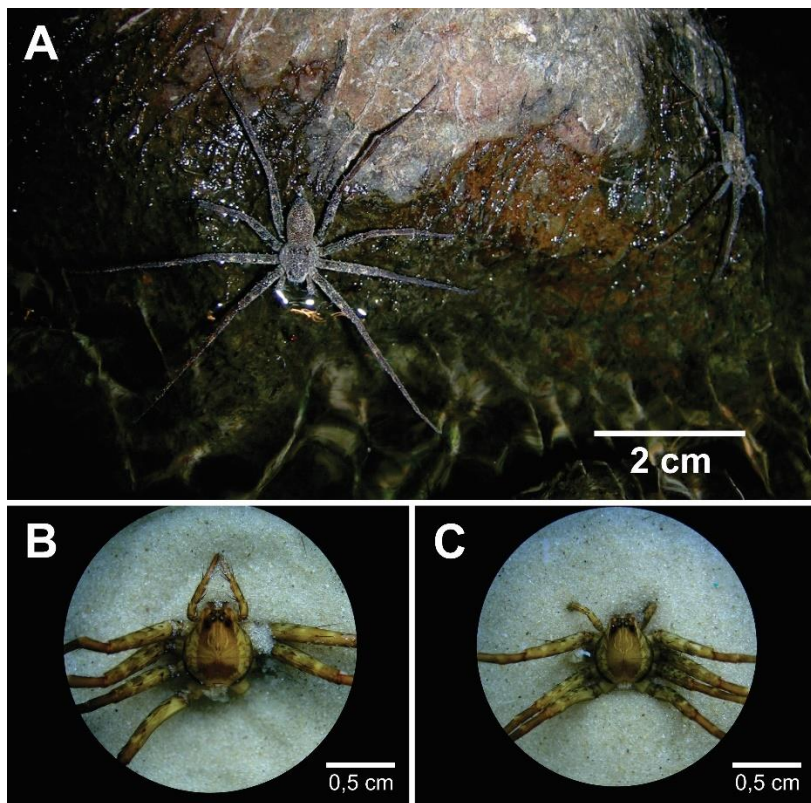


Figura 3. A) espécies crípticas e sintópicas *Paratrechalea azul*, mais à frente, e *P. ornata*, atrás (identificação feita posteriormente em laboratório através da genitália); B e C) vistas dorsais do cefalotórax de *P. azul* e *P. ornata*, respectivamente (fotografias de Luiz Ernesto Costa-Schmidt obtidas na localidade de Pedra de Amolar, em Barra do Ouro/RS, Brasil).

O mundo vivo é uma entidade altamente dinâmica e complexa, no espaço e no tempo, a curto, médio e longo prazo. Há muitos fatores a se levar em conta além da aparência, tais como nicho ecológico, reprodução e evolução. Assim, as borboletas das Figuras 2A e 2B podem inter cruzar entre si e gerar descendentes viáveis, mas as aranhas da Figura 3, não. Quando esse critério é levado em conta, estamos aplicando o **conceito biológico de espécie** (Mayr, 1942), segundo o qual “espécies são grupos de populações naturais que se inter cruzam e estão reprodutivamente isoladas de outros grupos

deste tipo”. Mas por que esse conceito nem sempre é aplicado? Há mais de uma razão, como veremos a seguir.

Primeiramente, devemos lembrar que reprodução e sexo são duas características que se originaram separadamente na evolução, a primeira sendo muito mais ancestral – na verdade, universal – do que a segunda. Em Bacteria e Archaea, a reprodução consiste na simples replicação molecular seguida de divisão celular, assexuadamente. O sexo – se entendido como recombinação de material genético entre diferentes indivíduos – ocorre independentemente da reprodução. De fato, se propõe que uma espécie de bactéria consista nos descendentes diretos de um ancestral comum que não receberam alelos novos via transferência horizontal, o que significa que o processo de transferência gênica funcione como o principal mecanismo de especiação nesse grupo (Lawrence & Ochman, 1998). A lógica dessa classificação é que, uma vez que haja ganhado novos alelos, uma bactéria ou arqueobactéria, bem como seus descendentes, ganham também alguma nova habilidade ecológica, como a capacidade para se metabolizar uma molécula e usá-la como um nutriente. Nesse caso, portanto, pode-se dizer que estamos utilizando tanto um **conceito ecológico de espécie** quanto um **conceito filogenético** (ou **evolutivo**) **de espécie**; o primeiro, referindo-se ao grupo de organismos adaptados para utilizar os mesmos recursos e, o segundo, como o menor conjunto que contém todos os descendentes conhecidos de um ancestral comum.

Os problemas com o **Conceito Biológico de Espécie** (CBE) vão além do fato de ele não fazer sentido para organismos assexuados. Se as populações não se encontram naturalmente, ou seja, se não há sobreposição geográfica de suas distribuições, muitas vezes não há como testar se elas são reprodutivamente isoladas. O CBE também é difícil de aplicar em grupos onde a hibridação é muito frequente (fenômeno que será discutido mais adiante) e é totalmente inaplicável para organismos fósseis.

O **Conceito Filogenético de Espécie** (CFE), no entanto, também não é imune a críticas. Sua verificabilidade é baseada nas

diferenças estatisticamente significativas para os caracteres utilizados na estimativa de filogenias. Um problema prático, portanto, é que para muitos grupos simplesmente não estão disponíveis filogenias boas e confiáveis. Há ainda o problema teórico de que as características utilizadas para tais filogenias podem ser arbitrárias ou triviais, como uma simples substituição de bases, por exemplo.

A despeito do exemplo das borboletas *Heliconius* – um caso de espécies politípicas (Figura 2 e Caixa 2) – e das aranhas *Paratrechalea* – espécies crípticas (Figura 3) –, a “aparência” dos organismos, principalmente sua morfologia, continua sendo o critério utilizado para se diagnosticar espécies em pelo menos duas situações: para espécimes de coleções e para fósseis. Na paleontologia, o conceito de **morfoespécies** apresenta a vantagem de ser altamente operacional e aplicável, mas por outro lado pode ser muito arbitrário e idiossincrático, além de ser ineficaz na detecção de espécies crípticas.

Para concluir a discussão em torno dos conceitos de espécie, resumidos na Tabela 1, é importante observarmos, primeiramente, que não se trata de um “problema”, como muitas vezes é referido (o “problema dos conceitos de espécie”), ou pelo menos não em alguns sentidos.

Tabela 1. Principais conceitos de espécie.

Conceito	Definição de espécie	Critério central
<i>Biológico</i>	Grupo de organismos que se inter cruzam e estão reprodutivamente isolados de outros grupos deste tipo.	Isolamento reprodutivo
<i>Ecológico</i>	Grupo de organismos adaptados para utilizar os mesmos recursos e tolerar as mesmas condições do ambiente.	Nicho ecológico
<i>Filogenético</i>	Menor grupo de organismos com todos os descendentes conhecidos de um ancestral comum e que compartilham os caracteres diagnósticos do ramo.	Monofilia
<i>Morfológico</i>	Conjunto de organismos, geralmente fósseis, que apresentam basicamente a mesma morfologia.	Morfologia

Não se trata de um problema no sentido de não requerer uma solução (a escolha do conceito definitivo). Se existem dificuldades ao se classificar os organismos, isso se deve, em parte, à natureza contínua da variação na evolução biológica. Alguns grupos mantêm um grau de fluxo gênico entre si porque o processo de divergência não avançou o suficiente para impedi-lo completamente. De modo geral, como veremos mais adiante neste capítulo, pode-se dizer que a diversificação da vida se dá de forma tão complexa que é inconcebível um único conceito de espécie com aplicabilidade universal na natureza. Não se pode negar, contudo, que quando nos voltamos para questões práticas, como as políticas conservacionistas, pode haver, de fato, um problema. As estimativas para o número total de espécies no planeta podem variar de nove a 100 milhões, dependendo se se aplica um conceito mais conservador ou menos.

Em segundo lugar, é fundamental encontrarmos o que há de comum entre os conceitos mais utilizados – resumidos na Tabela 1 – para extrairmos um tipo de ideia essencial, ainda que intuitiva e pouco operacional, acerca do significado do termo “espécie”. É praticamente consensual que, independentemente do conceito considerado, a espécie é uma unidade **evolutivamente independente**. Isso significa dizer que mutação, seleção, migração e deriva operam separadamente em cada espécie. Note que essa concepção está em plena concordância com o isolamento reprodutivo, a adaptação, a monofilia e a morfologia – os critérios centrais utilizados para se determinar a independência evolutiva de acordo com cada um dos conceitos. Esses critérios de diagnose são, então, as diferenças entre os conceitos de espécie, enquanto que a ideia emergente de todos é que **as espécies formam um limite para a dispersão de alelos**. Nossa pergunta agora é: como se estabelecem esses limites e como eles levam à origem de uma nova espécie?

Especiação I: o isolamento

Como se originam os limites para a dispersão de alelos? Essa “dispersão de alelos” é mais conhecida por **fluxo gênico** ou **migração** e constitui-se em um dos quatro fatores microevolutivos, que atuam em populações, juntamente com a mutação, a deriva e a seleção. É importante lembrar que para o fluxo gênico não basta que haja a passagem de indivíduos de uma população para outra, pois deve ocorrer também o acasalamento e a geração de descendentes, tornando efetiva a introdução dos alelos desse ou desses indivíduos no *pool* gênico da população que o(s) recebeu. A redução do fluxo gênico, assim entendida, é denominada **isolamento**, e este pode ocorrer por meio de qualquer fator que diminua a probabilidade ou a efetividade de cruzamento entre grupos de indivíduos. Mas que fatores são esses?

Se quiséssemos impedir o cruzamento entre dois grupos de organismos que estivéssemos criando, provavelmente os manteríamos bastante afastados e, de preferência, cercados. Esse tipo de isolamento é extremamente comum na natureza, quando as populações não se encontram devido à distância entre elas ou à existência de barreiras físicas, como o relevo ou corpos d’água, por exemplo, e é chamado de **isolamento geográfico**. De fato, o isolamento geográfico é o primeiro passo da forma mais comum de especiação, denominada **especiação alopátrica** (“lugares diferentes”), que pode ocorrer por **vicariância** – quando a área de distribuição de uma população é interrompida (Figura 4A) – ou pela **dispersão** de uma pequena parte da população para a colonização de uma nova área sem contato com a original – um subtipo de especiação alopátrica às vezes denominado de **especiação peripátrica** (“lugar periférico”) (Figura 4B).

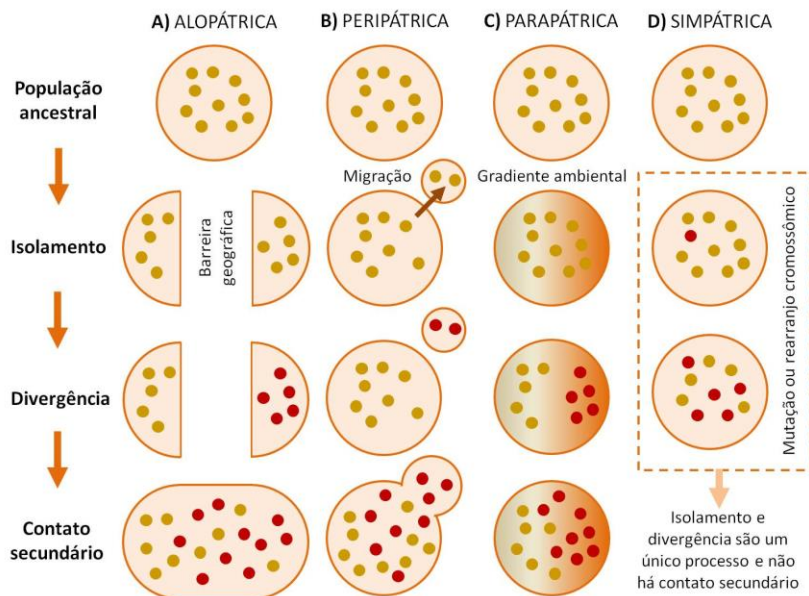


Figura 4. Modos de especiação de acordo com a configuração geográfica das três grandes etapas, conforme o texto principal (isolamento, divergência e contato secundário): A) especiação alopátrica: o isolamento se dá através de uma barreira geográfica e a divergência ocorre por deriva, seleção natural e/ou seleção sexual; B) especiação peripátrica: parte da população migra para colonizar um novo *habitat* distante do original. Geralmente, nesse caso, a divergência ocorre pelo efeito do fundador (deriva); C) especiação parapátrica: um gradiente ambiental seleciona fenótipos divergentes sem que as populações percam o contato entre si; D) especiação simpátrica: o isolamento e a divergência se dão simultaneamente através de uma incompatibilidade resultante de rearranjos cromossômicos ou aloploidia, ou através de mutações que aumentem a chance de indivíduos com o mesmo genótipo intercruzarem entre si e não com os demais. Os processos que podem ocorrer no contato secundário (última linha) estão resumidos na Tabela 2 e no texto principal.

O isolamento geográfico é a forma mais trivial de se reduzir o fluxo gênico entre grupos de indivíduos; contudo, não é a única. As **alterações cromossômicas**, que alteram a forma ou o número (**ploidias**) dos cromossomos, podem impossibilitar o pareamento destes após a fusão dos gametas, tornando inviável o desenvolvimento de um zigoto. Mutações gênicas também podem interromper ou reduzir substancialmente o fluxo gênico quando afetam traços importantes para o acasalamento, como o período de

reprodução, por exemplo. Em plantas, alterações no período de floração ou da morfologia floral (resultando na atração de diferentes polinizadores especializados) são causas comuns de isolamento que dispensam a existência de barreiras geográficas. Nos caracóis japoneses do gênero *Euhadra*, a mutação de um único gene pode fazer com que a prole mude a orientação da espiral de sua concha de destra para sinistra, ou vice-versa, causando uma incompatibilidade reprodutiva anatômica instantânea. Sugere-se, de fato, que a espécie *E. aomoriensis* tenha se originado de *E. quaesita* por meio desse mecanismo (Ueshima & Asami, 2003). Quando um processo de especiação se inicia sem isolamento geográfico e sem diferença na área de distribuição das populações, ele é denominado **especiação simpátrica** (“mesmo lugar”) (Figura 4D). Pode ocorrer, contudo, que mesmo na ausência de isolamento geográfico as populações divergentes distribuam-se sobre áreas adjacentes entre si, com uma estreita zona de contato, dando início à **especiação parapátrica** (“lugares lado a lado”) (Figura 4C). Esse é o caso de quando há algum gradiente ambiental, por exemplo, como a alcalinidade do solo ou a altitude, que selecione fenótipos distintos dentro de uma população dependendo de onde encontram-se os indivíduos ao longo de sua distribuição. A seguir, veremos o que deve acontecer, uma vez que duas populações tenham sido isoladas, para que a especiação prossiga.

Especiação II: a divergência

Caso o isolamento entre duas populações seja mantido, elas passarão a evoluir independentemente uma da outra, pois as variações que uma sofrer na frequência dos alelos por mutação, seleção, deriva ou migração (vinda de populações com as quais não esteja isolada) não influenciarão a frequência dos alelos da outra. Portanto, mesmo supondo que não haja diferenças entre os dois ambientes ocupados pelas populações, devemos esperar que elas tomem rumos distintos ao longo do tempo devido à deriva. A

flutuação aleatória nas frequências dos alelos que ocorre em qualquer população – e mais intensamente nas pequenas (como no caso da especiação peripátrica, que favorece o “efeito do fundador”) – fará com que sua composição genotípica e fenotípica se distancie cada vez mais da original. De fato, a intensa fragmentação da Mata Atlântica brasileira parece ter reduzido o fluxo gênico entre populações que ocupam manchas de *habitat* vizinhas em duas espécies de borboletas *Heliconius*, hipótese esta evidenciada por um alto grau de estruturação da variabilidade genética (de Moura et al., 2011). Os autores sugerem, inclusive, que a deriva tenha tido um papel central na diversificação dos padrões de coloração miméticos que, nesse grupo, são relacionados também com o isolamento reprodutivo (ver Caixa 2). “Uma hipótese é que eventos estocásticos em populações locais ocasionalmente permitiram que novos fenótipos flutuassem acima do limiar de frequência necessário para se tornar um padrão de advertência aprendido e, portanto, protegido”, afirmam no artigo supracitado.

Por mais que a deriva genética, sozinha, seja capaz de levar à divergência entre duas populações isoladas, geralmente a seleção natural exercerá também algum papel. Na verdade, não é exatamente a seleção natural que gera divergência, mas a **diferença**, em tipo ou em intensidade, entre as pressões seletivas agindo em cada população. O caso dos peixes troglóbios (de cavernas) de vários gêneros que ocorrem na região do Alto Tocantins, em Goiás, ilustra esse aspecto, conforme pode ser visto no trecho abaixo extraído de matéria da Revista *Pesquisa FAPESP* (2002):

Segundo os pesquisadores, ao se interromper a troca de genes entre as populações de peixes cavernícolas e aquelas do mundo exterior (chamadas epígeas), as sucessivas gerações de caverna sofrem uma progressiva redução do aparato visual e da pigmentação escura (melânica). Pode ocorrer também uma diminuição no tamanho corporal e modificações

comportamentais, como perda da fotofobia, dos ritmos circadianos (diários) de atividade e do hábito de se esconder. Outras modificações notáveis nos peixes estudados são o afilamento do focinho e a redução do tamanho relativo da cabeça. Tudo resulta de mutações genéticas que, sob as condições específicas das cavernas, não são eliminadas por seleção natural como seria normal (...) Num estágio das mudanças, o acúmulo de características divergentes define uma nova espécie, exclusivamente subterrânea ou troglóbia.

Assim, a adaptação local e o acaso estruturam a variabilidade genotípica e fenotípica alimentada por mutação e, ocasionalmente, pela entrada de novos alelos por migração. Esse é, na verdade, o processo básico da microevolução. A única peculiaridade que a divergência da especiação apresenta é tê-lo ocorrendo de forma independente em um grupo de indivíduos em relação a outro; independência esta que se dá através do isolamento – ou redução do fluxo gênico – entre elas.

O terceiro e último mecanismo de divergência (somando-se à deriva e à seleção natural) que abordaremos são os **cruzamentos preferenciais** – uma forma de seleção sexual em que indivíduos com fenótipos semelhantes possuem maior probabilidade de cruzarem entre si do que com indivíduos que apresentam fenótipos distintos. Se pararmos para pensar que o problema (no sentido de tema de pesquisa) da especiação é, acima de tudo, um problema de fluxo gênico e, portanto, de intercruzamento, devíamos esperar que a seleção sexual tivesse um papel importante nesse processo. Afinal de contas, se por alguma razão um grupo de indivíduos passa a escolher seus parceiros sexuais de forma diferente de outro grupo da mesma espécie – ou seja, passam a evitar o cruzamento com certos fenótipos –, isso já é, em si, uma forma de isolamento reprodutivo, dispensando, portanto, o isolamento geográfico, tanto quanto os papéis da deriva e da seleção natural para adaptação ecológica. Recentemente, descobriu-se que alterações no gene *paralytic* – o qual é associado

com o controle do som de cortejo nas moscas-da-fruta – podem ter levado o mosquito-palha (*Lutzomyia longipalpis*) – principal transmissor do protozoário causador da leishmaniose nas Américas – a se dividir em dois grandes grupos no Brasil, onde cada linhagem emitiria um canto diferente, gerando, assim isolamento reprodutivo entre elas (Revista *Pesquisa FAPESP*, dezembro 2012). Assim, mutações que alterem os traços e/ou preferências por traços envolvidos no reconhecimento e na escolha de parceiros podem funcionar simultaneamente como mecanismo de isolamento e de divergência. Essa seleção sexual independente de seleção natural, no entanto, é um tema polêmico, como pode ser visto no capítulo 6, o que levou pesquisadores a formularem modelos de especiação por seleção sexual onde a adaptação ecológica possui um papel indispensável (ver Caixa 1). A seleção sexual também possui um papel fundamental na terceira etapa da especiação, a qual começaremos a abordar a seguir: o contato secundário.

Especiação III: o contato secundário

Ao contrário do isolamento e da divergência – etapas necessárias para que ocorra a especiação –, o reencontro espacial entre duas populações que divergiram em alopatria, chamado **contato secundário**, pode ou não ocorrer. Em alguns casos, as barreiras (incluindo a distância) que isolaram geograficamente as populações não são transpostas, em outros simplesmente não houve isolamento geográfico, de modo que as populações sempre estiveram em simpatria. Neste texto, optou-se por organizar as consequências do contato secundário em sete possíveis desfechos, expostos abaixo e na Tabela 2.

Tabela 2. Consequências do contato secundário².

Sem hibridação	
<i>Nada</i>	As barreiras reprodutivas evitam eficientemente qualquer tipo de interação sexual.
<i>Interferência reprodutiva</i>	O reconhecimento específico incompleto resulta na atração e/ou no cortejo heteroespecífico.
Com hibridação	
<i>Zona híbrida</i>	Região geográfica de simpatria onde duas espécies se inter cruzam regularmente e produzem descendentes.
<i>Coalescência</i>	As diferenças acumuladas pela divergência são desfeitas e as populações voltam a constituir uma única espécie.
<i>Reforço</i>	Seleção natural para aumento do isolamento reprodutivo. Geralmente resulta em sinais de reconhecimento e atração mais eficientes.
<i>Especiação híbrida</i>	Formação de uma nova espécie a partir dos descendentes do inter cruzamento entre duas espécies parentais.
<i>Introgressão</i>	Transferência gênica horizontal de uma espécie para outra através do retrocruzamento dos híbridos com os parentais.

Primeiramente, devemos considerar a possibilidade trivial de que simplesmente não ocorra **nada**, isto é, a divergência entre as populações resultou em **barreiras reprodutivas** (ou “mecanismos de isolamento”) (Tabela 3) eficientes o bastante para que não ocorram mais interações sexuais entre elas e, portanto, também não ocorra mais fluxo gênico. Às vezes, no entanto, os mecanismos de isolamento impedem eficientemente o fluxo gênico, mas ainda permitem algum grau de interação sexual heteroespecífica. Como assim? As aranhas *Paratrechalea ornata* e *Paratrechalea azul* (Figura 3), que se distribuem do Uruguai ao Sudeste do Brasil, são espécies irmãs e crípticas, ou seja, divergiram recentemente e não acumularam diferenças suficientes para serem distinguíveis por sua morfologia com facilidade. Além disso, são sintópicas, caso especial de simpatria onde as espécies não apenas ocupam a mesma área geográfica, mas também

² Em relação à zona híbrida, na tabela 2: a sua formação pode preceder a coalescência, o reforço, a especiação híbrida e a introgressão.

utilizam o mesmo *habitat*, o que acaba por aumentar a probabilidade de encontro entre elas.

Tabela 3. Barreiras reprodutivas (ou “mecanismos de isolamento”) pré-copulatórias e pós-copulatórias.

Barreiras pré-copulatórias	
<i>Isolamento de hábitat</i>	O encontro é dificultado porque os hábitats são diferentes.
<i>Isolamento sazonal</i>	O encontro é dificultado porque os períodos reprodutivos não se sobrepõem.
<i>Isolamento etológico</i>	Não há reconhecimento específico devido a diferenças no cortejo ou nos sinais de comunicação utilizados para atração e estímulo.
<i>Incompatibilidade mecânica</i>	A transferência de gametas não ocorre devido ao desajuste anatômico, geralmente da genitália, entre os indivíduos.
Barreiras pós-copulatórias	
<i>Incompatibilidade gamética</i>	A fertilização é dificultada devido à incompatibilidade entre os gametas ou à competição com os gametas de machos coespecíficos.
<i>Mortalidade do embrião</i>	O zigoto ou o embrião não se desenvolvem e morrem.
<i>Inviabilidade do híbrido</i>	O indivíduo nasce, mas problemas no desenvolvimento resultam em uma drástica redução da sobrevivência.
<i>Esterilidade do híbrido</i>	O indivíduo adulto não é capaz de gerar descendentes.

Através de experimentos em laboratório, Costa-Schmidt & Machado (2012) constataram que os machos de *P. ornata* e, em menor grau, de *P. azul*, cometem erros de reconhecimento específico, sendo estimulados pelos sinais químicos depositados por fêmeas da outra espécie, o que lhes implica em custos de tempo e energia desperdiçados na construção de um presente nupcial, além do risco de serem atacados pela fêmea heteroespecífica. Não há registros, no entanto, de hibridação. O cortejo equivocado entre espécies devido a alguma similaridade fenotípica é denominado **interferência reprodutiva** e trata-se de um fenômeno comum em animais. Outra definição possível, mais completa, é “qualquer tipo de interação interespecífica durante o processo de aquisição de parceiros que afete negativamente a

aptidão de pelo menos uma das espécies envolvidas e que é causada por um reconhecimento específico incompleto” (Gröning & Hochkirch, 2008). Segundo esses autores, apesar de se tratar de um potencial processo estruturador de comunidades, a interferência reprodutiva é um fenômeno muitas vezes negligenciado tanto em Biologia Evolutiva quanto em Ecologia. Outro exemplo se dá entre espécies comímicas de borboletas *Heliconius* (ver Caixa 2); porém, nesse caso, a falha do reconhecimento específico não se deve à uma divergência recente, como nas aranhas acima, e sim devido à convergência evolutiva no padrão de coloração das asas – o mimetismo.

Nos casos ilustrados acima, outras vias de reconhecimento entram em ação posteriormente, ou por meio do sexo oposto, para funcionarem como o mecanismo de isolamento reprodutivo definitivo ou, pelo menos, mais eficiente. Muitas vezes, porém, as espécies que se reencontram após sua divergência realmente ultrapassam as barreiras pré-copulatórias de isolamento e acabam se inter cruzando – fenômeno denominado **hibridação**. Os próximos cinco desfechos possíveis do contato secundário, assim, se dão em decorrência da hibridação.

Uma região geográfica de simpatria onde duas espécies se inter cruzam regularmente e produzem descendentes é chamada de **zona híbrida**, e sua permanência como tal – geralmente uma área estreita entre as áreas de distribuição de espécies parapatricas – pode ser considerada, por si só, um desfecho da hibridação. Futuramente, no entanto, o destino da zona híbrida irá depender do valor adaptativo dos híbridos (w_h) em relação ao dos fenótipos parentais (w_p). Se os híbridos tiverem a mesma aptidão que os parentais ($w_h = w_p$), a zona híbrida poderá se expandir e as populações podem **coalescer**, isto é, “diluírem” as diferenças acumuladas durante a divergência, voltando a constituir uma mesma espécie. Se $w_h < w_p$, ou seja, se os híbridos forem inviáveis ou estéreis ou se a seleção natural estiver eliminando-os com mais frequência do que os parentais, esse processo favorecerá quaisquer

características – como sinais menos ambíguos, órgãos e sistemas sensoriais mais precisos, rituais de corte elaborados, maior seletividade na escolha de parceiros etc. – que aumentem a probabilidade dos indivíduos cruzarem com os de sua própria espécie/população, evitando o erro destes de realizarem cruzamentos híbridos. Estará ocorrendo, portanto, seleção natural para o aumento ou **reforço** do isolamento reprodutivo. O conceito de **reforço** foi proposto por Dobzhansky em 1937 (um dos “arquitetos” da teoria sintética da evolução) e desenvolvido por Coyne & Orr em 1997. Na verdade, o reforço nada mais é do que uma versão reprodutiva de **deslocamento de caractere** – o aumento da divergência fenotípica entre populações quando em simpatria, comparativamente ao seu grau de divergência quando separadas, devido a alguma sobreposição entre seus nichos ecológicos. O **nicho sensorial sexual** – entendido como as vias de comunicação e suas condições utilizadas na localização, reconhecimento e escolha de parceiros pelos membros de uma espécie, assim, pode ser considerado um dos componentes do nicho ecológico. Sendo assim, a interferência reprodutiva, e não apenas a hibridação, também pode promover o reforço.

A quarta possibilidade de consequência evolutiva da hibridação é esperada quando o valor adaptativo dos híbridos é maior que o dos parentais ($w_h > w_p$). Se o fenótipo resultante desses intercruzamentos apresentar vantagens competitivas no *habitat* em que ocorre a zona híbrida, a população de indivíduos híbridos tenderá a aumentar e quaisquer características que aumentem a chance de eles cruzarem entre si, perpetuando seu fenótipo, serão favorecidas – uma espécie de reforço do isolamento dessa terceira população em relação às duas parentais. Exatamente da mesma forma que na divergência entre duas populações isoladas, essa terceira população poderá evoluir como uma nova espécie, segundo um ou mais dos critérios considerados nos diferentes conceitos. Paradoxalmente, no entanto, esse isolamento e sua subsequente divergência se iniciaram justamente com a

quebra parcial do isolamento entre as duas populações originais. Fenótipos intermediários parecem ser mais comuns onde o ambiente também é intermediário entre os dos *habitats* em que ocorrem os fenótipos mais divergentes. Esse padrão pode se dar tanto por ser um local de mais provável encontro entre espécies quanto pela adaptação local (Guimarães, 2016), tornando-se fácil confundir, portanto, uma zona híbrida com um **ecótono** – região de transição entre duas comunidades ou biomas que apresenta características próprias.

Um fenômeno muito comum da hibridação ocorre quando os descendentes apresentam um número diferente de cromossomos que seus pais – a chamada **alopoliploidização** –, gerando uma incompatibilidade reprodutiva instantânea entre os híbridos e as espécies parentais, podendo, portanto, já serem considerados uma nova espécie. A especiação **homoplóide** – sem mudança no número de cromossomos –, no entanto, é um processo muito mais raro na natureza ou, no mínimo, mais polêmico dentro da comunidade científica. Um caso já relatado é o da borboleta *Heliconius heurippa* (Mavárez et al., 2006), que apresenta padrão de coloração e genótipo intermediários entre *H. cydno* e *H. melpomene*. Através de intercruzamentos em cativeiro, os autores desse estudo alegam ter conseguido reconstruir a espécie *H. heurippa*, dando forte suporte à hipótese de que este tenha sido também o processo de sua origem na natureza. Os pesquisadores também demonstraram que os indivíduos híbridos gerados manifestavam escolha preferencial por acasalar com indivíduos do seu próprio fenótipo, gerando assim um forte isolamento reprodutivo etológico por seleção sexual (Jiggins et al., 2008). Para uma análise crítica contrapondo esses estudos, veja Brower (2011).

A quinta e última consequência evolutiva da hibridação é a passagem de alguns genes de uma espécie para outra – denominada **introgressão** – e ocorre quando os híbridos passam a acasalar com uma ou ambas das espécies parentais, o que

podemos, portanto, chamar de “retrocruzamento”. Nesses casos, ao longo de gerações sucessivas de retrocruzamento a seleção natural eliminará a maioria dos genes heteroespecíficos, mas eventualmente preservará aqueles que confirmam ao seu portador alguma característica adaptativa. A introgressão, assim, nada mais é do que o fluxo gênico interespecífico. Esse processo, portanto, da mesma forma que a especiação híbrida, pode “bagunçar” um pouco as filogenias mais convencionais, tornando-as mais reticuladas (Figura 5).

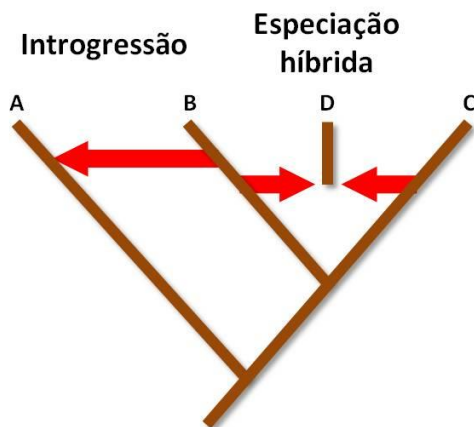


Figura 5. Introgressão e especiação híbrida podem tornar a evolução mais “reticulada”.

Considerações finais

Neste capítulo, optei por seguir a organização do processo de especiação separado em três grandes etapas – o isolamento, a divergência e o contato secundário –, conforme adotado em alguns livros texto (por exemplo: Herron & Freeman, 2014), ainda que outras partes do conteúdo tenham sido estruturadas de forma independente, mesclando o que se encontra em diversas bibliografias. É importante ressaltar que diferentes autores enfatizam diferentes aspectos da especiação, sendo enriquecedor, portanto, utilizar-se de mais de uma fonte nos estudos mais

aprofundados. A Figura 6 resume os principais conceitos e processos aqui abordados, de modo que seu contexto teórico e suas inter-relações se tornem mais claros.

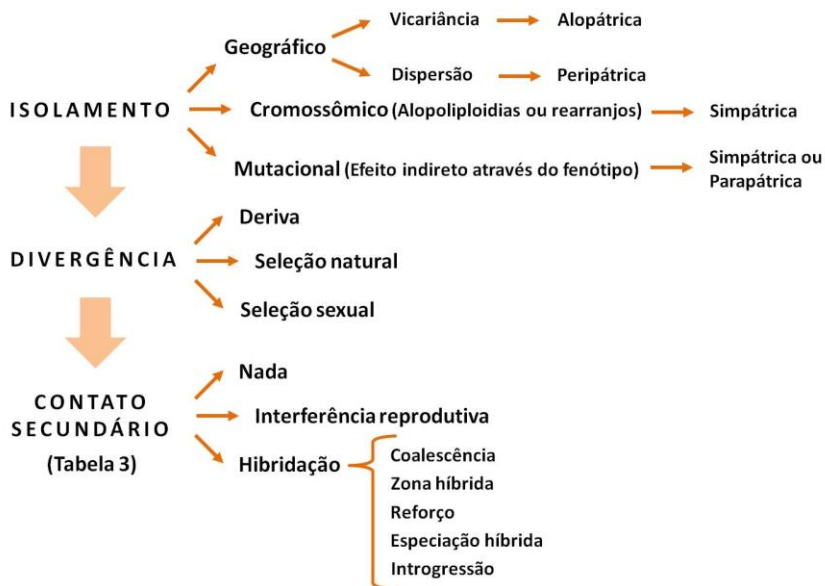


Figura 6. Visão geral dos processos que podem ocorrer durante a especiação.

A matéria de Fioravanti (Revista *Pesquisa FAPESP*, julho de 2011) – “Os primeiros passos de novas espécies” – relata uma série de estudos, principalmente com plantas, que também bagunçam (como acima, no melhor dos sentidos, por refletirem a complexidade real da evolução biológica) os conceitos abordados neste capítulo, servindo, assim, como um excelente fechamento para nossa discussão. Assim como a morfologia não é suficiente para se delimitar espécies, o isolamento reprodutivo também não obedece às regras clássicas para espécies de acordo com o CBE. São abundantes os casos de espécies que hibridizam, tanto quanto a existência de isolamento reprodutivo, em diferentes graus, **dentro** de espécies. O isolamento geográfico também tem cedido cada vez mais sua posição central nas teorias de especiação para outras configurações. Populações coespecíficas próximas no espaço

podem apresentar algum nível de isolamento reprodutivo entre si, enquanto que espécies diferentes que ocorrem em simpatria podem se intercruzar. A diferenciação genética também pode ser enganosa. Espécies de lagartos com apenas 85% de semelhança genética, mas cromossomicamente compatíveis podem gerar descendentes férteis. O autor lembra ainda da nossa proximidade de 98% com os chimpanzés, porém com uma diferença no número de cromossomos de 46 para 48, além de cerca de 10 grandes inversões cromossômicas. Deleções, fusões e rearranjos cromossômicos, afinal, também são causas de incompatibilidade reprodutiva. Diagnosticar espécies e compreender suas origens, portanto, são tarefas que não podem ser feitas sem antes reconhecermos que nossas necessidades de categorização da natureza podem ser limitantes para esse fim, e que os padrões e processos que almejamos preservar são extremamente intrincados.

Caixa 1 – Seleção sexual e especiação

Um desdobramento importante e relativamente recente da teoria da seleção sexual foi a sua incorporação em modelos de especiação. Um problema atual na compreensão da origem de espécies é que o processo se torna instável frente ao fluxo gênico entre populações em divergência. Isto é, as condições ecológicas podem produzir adaptação local por seleção natural, mas a migração e o cruzamento de indivíduos entre as populações divergentes desestabilizam os resultados genéticos do isolamento entre elas. Nesses casos, uma estrutura de acasalamento não randômico se faz necessária para reduzir o fluxo gênico entre populações especializadas. A seleção sexual é uma das formas de tal estruturação. Tradicionalmente, para que a seleção sexual exerça esse papel se assumia que deveria haver primeiramente, entre as espécies incipientes, **divergência nas preferências** sobre alguma característica na escolha de parceiros. Esses modelos de

especiação, portanto, tinham como base o Processo de Fisher da seleção sexual arbitrária – independente, em um primeiro momento, da seleção natural – também referida como evolução estética (ver capítulo 6). Ou seja, primeiro haveria divergência entre a preferência manifestada pelas fêmeas e só então suas escolhas baseadas nessas preferências divergentes conduziriam à divergência nas características dos machos. Contudo, a constatação de que as preferências na escolha de parceiros geralmente envolvem traços indicativos de alguma qualidade genotípica ou fenotípica – ou seja, que raramente envolvem traços arbitrários – somada à herança da perspectiva wallacista da seleção sexual, resultou na resistência para se considerar a ocorrência de evolução estética na natureza. Outra possibilidade considerada é a existência de **traços mágicos** – características que já são, desde o início, vinculadas tanto ao desempenho ecológico quanto à atração de parceiros (a coloração das borboletas *Heliconius*, por exemplo – ver a Caixa 2). Novamente, a improbabilidade de que uma característica se enquadre nessa categoria dupla gerou várias críticas e ceticismo quanto aos modelos de especiação simpátrica e parápátrica, isto é, quando as populações permanecem em contato entre si durante o processo de divergência genotípica e fenotípica.

Mais recentemente, simulações computacionais deram suporte à ideia de que a divergência na escolha de parceiros não necessita ser o passo inicial para a seleção sexual contribuir para a especiação (van Doorn et al., 2009). Inicialmente, nesse modelo, foram acentuados os efeitos do fluxo gênico entre as populações, simulando justamente as condições em que a especiação se torna menos provável frente às recorrentes recombinações genotípicas entre populações em processo divergente de adaptação local. Tendo observado que a seleção natural disruptiva ecológica sozinha não é suficiente para resultar em especiação, o modelo posteriormente considerou a existência de um ornamento, tal como uma característica da plumagem dos machos, que se expressa de forma **dependente de condição**: indivíduos adaptados

para as condições ambientais locais conseguem expressar a plumagem mais vistosa do que indivíduos menos ajustados ao seu meio. Assim, o ornamento acaba por funcionar como um indicador de adaptação local e qualquer fêmea que manifestar preferência por plumagens mais vistosas será favorecida por seleção natural, enquanto que as demais, que acasalam com machos com fenótipos recombinantes, são selecionadas negativamente. Ou seja, assumindo base genética para o comportamento de escolha, a preferência pelos fenótipos divergentes evoluirá e o isolamento reprodutivo será reforçado. Em longo prazo, pode-se prever que esse ornamento dos machos se converta de critério de **escolha** de parceiros para critério de **reconhecimento** (isto é, passa a ser uma exigência para o acasalamento), quando então cruzamentos entre as populações divergentes não mais ocorram mesmo frente ao contato secundário e pode-se considerar que estas constituem espécies diferentes (de acordo com o CBE). Em resumo, com base nesse modelo passou-se a assumir que também possuem potencial contribuição para a especiação os processos de seleção sexual **não arbitrária**, em que a característica surge **antes** da preferência por ela, desde que a primeira funcione como indicadora de adaptação local.

Caixa 2 – Especiação e hibridação em borboletas miméticas ***Mimetismo e isolamento reprodutivo***

As borboletas *Heliconius* (*Nymphalidae*, *Heliconiinae*) formam um grupo diverso, composto por 42 espécies, algumas das quais possuem ainda uma enorme diversidade fenotípica representada por dezenas de subespécies – formas separadas geograficamente que divergiram no padrão de coloração das asas. Essas borboletas são impalatáveis e cada espécie ou subespécie

mimetiza um padrão de outra espécie que ocorra na mesma localidade. Assim, em uma dada região, podem-se encontrar duas ou mais espécies com o mesmo padrão de coloração, enquanto que em regiões diferentes ocorrem formas distintas pertencentes a uma mesma espécie. O foco de diversidade do gênero é a região amazônica, mas sua distribuição geográfica se estende do Uruguai ao sul dos Estados Unidos.

A divergência no padrão de coloração das asas foi um passo crucial da especiação nesse grupo, já que além de servirem como mecanismo de defesa, as cores também são usadas para o reconhecimento específico. Diversos trabalhos têm demonstrado que os machos têm preferência por fêmeas com o seu próprio padrão de coloração, gerando um grau intermediário de isolamento reprodutivo entre as subespécies (Merril et al., 2015). Assim, uma vez que o isolamento geográfico tenha levado à divergência fenotípica intraespecífica pela evolução para diferentes anéis miméticos, a seleção sexual pelos machos atua como um reforço do isolamento reprodutivo. Esse processo é facilitado por uma forte associação genética entre o *loco* responsável pela preferência sexual por um padrão de coloração e o *loco* responsável pela manifestação do padrão em si.

As funções de defesa e reconhecimento específico, conforme já discutido acima, podem ser conflitantes em borboletas, já que o mimetismo gera a convergência interespecífica de sinais, enquanto que para o reconhecimento eles devem ser exclusivos de cada espécie. Estrada e Jiggins (2008) demonstraram a imperfeição do mecanismo de reconhecimento de parceiros entre subespécies de *H. erato* e seus respectivos comímicos de *H. melpomene*. Os machos de cada espécie de um par mimético utilizam os mesmos sinais visuais das asas para a localização e o reconhecimento de fêmeas e gastam um tempo considerável abordando e cortejando seus comímicos. Essa **interferência reprodutiva** (ver definição no texto principal) pode significar um

custo ou *trade-off* do mimetismo e, portanto, uma restrição em potencial para a sua evolução.

Mimetismo e hibridação

Pelo menos 13 das 40 espécies de *Heliconius* hibridizam na natureza, sendo os pares mais representativos *H. erato* com *H. himera* – espécies parapatricas cujos híbridos constituem 9,8% da população em uma estreita zona de contato – e *H. melpomene* com *H. cydno* – espécies simpátricas com uma fração de híbridos na ordem de 0,05% da população inteira (veja Mallet et al., 2007 para uma compilação de todos os dados referentes a registros de híbridos naturais nos gêneros *Heliconius* e *Eueides*).

Além da hibridação *stricto sensu*, isto é, entre espécies distintas, há uma série de estudos em zonas híbridas entre subespécies de *Heliconius* apresentando evidências de especiação incipiente e cruzamentos preferenciais intraespecíficos (Arias et al., 2008; Blum, 2007; Muñoz et al., 2010), assim como de seleção sítio-específica em regiões do genoma relacionadas aos padrões de coloração (Baxter et al., 2008; Counterman et al., 2010).

Mimetismo e introgressão

A incorporação de genes de uma espécie no genoma de outra – introgressão – é outra possível consequência da hibridação (ver texto principal). Diferentemente dos casos citados acima, quando o papel dos híbridos na especiação se dá através do seu menor valor adaptativo, a introgressão geralmente está associada ao surgimento de novas adaptações. Análises de sequências de DNA revelaram intercâmbio genético entre *H. melpomene*, *H. timareta* e *H. elevatus*, especialmente em duas regiões genômicas que controlam o padrão mimético de coloração (The *Heliconius* Genome Consortium, 2012), entre *H. hecale*, *H. melpomene*, *H. cydno* e *H. pachinus* (Kronforst et al., 2006; Kronforst, 2008) e

entre as espécies da Mata Atlântica *H. melpomene nanna* (Figura 2B) e *H. besckei* (Figura 2C) (Zhang et al., 2016). O fato de o genoma ser capaz de permanecer aberto ao fluxo gênico por tanto tempo após a especiação expande as possibilidades evolutivas que podem ser geradas pela introgressão. No caso das borboletas *Heliconius*, a introgressão parece ter permitido a evolução do mimetismo de forma muito mais rápida e eficiente do que se a seleção natural agisse simplesmente sobre mutações que alterassem de forma sutil e gradual o padrão de coloração das asas.

Referências

- A origem das espécies. *Pesquisa FAPESP*, 72, 44-46. 2002.
- Arias, C. F., Munoz, A. G., Jiggins, C. D., Mavarez, J., Bermingham, E., & Linares, M. A hybrid zone provides evidence for incipient ecological speciation in *Heliconius* butterflies. *Molecular ecology*, 17(21), 4699-4712. 2008.
- Baxter, S. W., Papa, R., Chamberlain, N., Humphray, S. J., Joron, M., Morrison, C., Ffrench-Constant, R. H., McMillan, W. O., Jiggins, C. D. Convergent evolution in the genetic basis of müllerian mimicry in *Heliconius* butterflies. *Genetics* 180: 1567-1577. 2008.
- Blum, M. J. Ecological and genetic associations across a *Heliconius* hybrid zone. *Journal of evolutionary biology*, 21(1), 330-341. 2008.
- Brower, A. V. Hybrid speciation in *Heliconius* butterflies? A review and critique of the evidence. *Genetica*, 139(5), 589-609. 2011.
- Costa-Schmidt, L. E., & Machado, G. Reproductive interference between two sibling species of gift-giving spiders. *Animal Behaviour*, 84(5), 1201-1211. 2012.
- Counterman, B. A, et al. Genomic Hotspots for Adaptation: The Population Genetics of Müllerian Mimicry in *Heliconius erato*. *PLoS* 6(2). 2010.
- Coyne, J. A. e Orr, H. A. *Speciation*. Sunderland, MA. 2004.

- Dobzhansky, T. *Genetics and the Origin of Species* (Vol. 11). Columbia university press. 1937.
- Estrada, C. & Jiggins, C. D. Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species? *J. Evol. Biol.* 21: 749-760. 2008.
- Gröning, J., Hochkirch, A. Reproductive interference between animal species. *Quart. Rev. Biol.* 83 (3): 257-282. 2008.
- Guimarães, M. As aparências enganam. *Pesquisa FAPESP*, 248, 62-65. 2016.
- Herron, J. C. & Freeman, S. *Evolutionary Analysis* 5th ed. Pearson Education. 2014.
- Jiggins, C. D., Salazar, C., Linares, M., & Mavarez, J. Hybrid trait speciation and *Heliconius* butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1506), 3047-3054. 2008.
- Kronforst, M. R. Gene flow persists millions of years after speciation in *Heliconius* butterflies. *BMC Evolutionary Biology*. 8(98). 2008.
- Kronforst, M. R., Young, L. G., Blume, L. M. & Gilbert, L. E. Multilocus analyses of admixture and introgression among hybridizing *Heliconius* butterflies. *Evolution* 60(6): 1254-1268. 2006.
- Lawrence, J. G. & Ochman, H.. Molecular archaeology of the *Escherichia coli* genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 9413-9417. 1998.
- Mallet, J., Beltrán, M., Neukirchen, W. & Linares, M. Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum. *BMC Evolutionary Biology* 7(28). 2007.
- Mavárez, J., Salazar, C. A., Bermingham, E., Salcedo, C., Jiggins, C. D., & Linares, M. Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, 441(7095), 868-871. 2006.
- Mayr, E. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press. 1942.
- Mérot, C., Frérot, B., Leppik, E. & Joron, M. Beyond magic traits: Multimodal mating cues in *Heliconius* butterflies. *Evolution* 69(11), 2891-2904. 2015.
- Merrill, R. M., Dasmahapatra, K. K., Davey, J. W., Dell'Aglio, D. D., Hanly, J. J., Huber, B., & Martin, S. H. The diversification of *Heliconius* butterflies:

what have we learned in 150 years? *Journal of evolutionary biology*, 28(8), 1417-1438. 2015.

Moura, P. A., Quek, S. P., Cardoso, M. Z., & Kronforst, M. R. Comparative population genetics of mimetic *Heliconius* butterflies in an endangered habitat; Brazil's Atlantic Forest. *BMC genetics*, 12(1), 9. 2011.

Muñoz, A. G., Salazar, C., Castaño, J., Jiggins, C. D. & Linares, M. Multiple sources of reproductive isolation in a bimodal butterfly hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1312-1320. 2010.

O canto da especiação. *Pesquisa FAPESP*, 202, p.14. 2012.

Servedio, M. R., Van Doorn, G. S., Kopp, M., Frame, A. M., & Nosil, P. Magic traits in speciation: 'magic' but not rare?. *Trends in ecology & evolution*, 26(8), 389-397. 2011.

The *Heliconius* Genome Consortium. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature*, 487(7405), 94-98, 2012.

Ueshima, R., & Asami, T. Evolution: Single-gene speciation by left-right reversal. *Nature*, 425(6959), 679-679. 2003.

Van Doorn, G. S., Edelaar, P., & Weissing, F. J. On the origin of species by natural and sexual selection. *Science*, 326(5960), 1704-1707. 2009.

Zhang, W., Dasmahapatra, K. K., Mallet, J., Moreira, G. R., & Kronforst, M. R. Genome-wide introgression among distantly related *Heliconius* butterfly species. *Genome biology*, 17(1), 25. 2016.

Gilberto Cavalheiro Vieira

Introdução

Quando observamos um organismo, como o ser humano, notamos que há uma grande diversidade de tecidos, que são compostos por outra grande diversidade de tipos celulares. Em um indivíduo, as hemácias, os neurônios, as células do fígado ou da pele apresentam formas e funções diferenciadas, apesar de carregarem em seu interior a mesma informação genética. Então, como a partir de uma única célula primordial (o zigoto), temos o desenvolvimento de um organismo portando seus mais de 130 tipos celulares, em que cada tipo possui sua forma e função específica (Figura 1)?

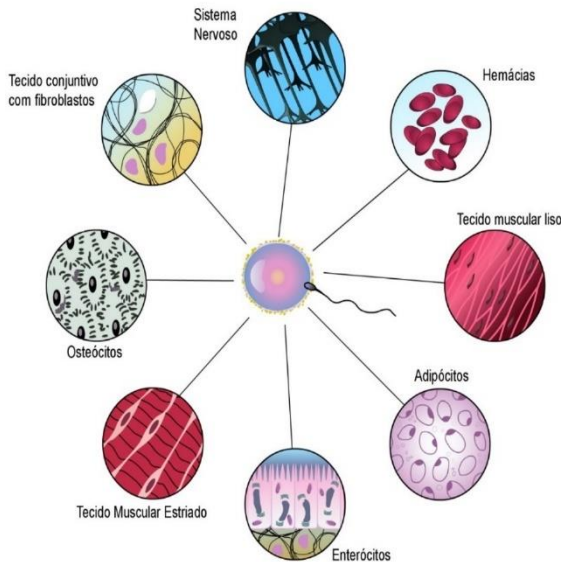


Figura 1. A partir da célula primordial, zigoto, temos o processo de desenvolvimento do organismo, desencadeado por eventos de citodiferenciação e consequente morfogênese. Todas as informações estão contidas no genoma, porém a forma como essas informações são utilizadas (quando, como e quanto) são controladas de maneira diferencial ao longo da ontogenia do organismo.

Salvo raras exceções onde ocorre edição do material genético, as especialidades dessa variedade de tipos celulares que

compõem o corpo humano têm como origem as diferenças **epigenéticas**, e não genética. O termo “epigenética” foi cunhado por Conrad H. Waddington, em 1942, a partir da palavra grega *epigenesis*. Em parceria com Ernst Hadorn, Waddington tinha seus estudos focados em uma área que combinava a genética e o desenvolvimento biológico, procurando descrever e entender os processos genéticos envolvidos no desenvolvimento dos organismos (Figura 2).

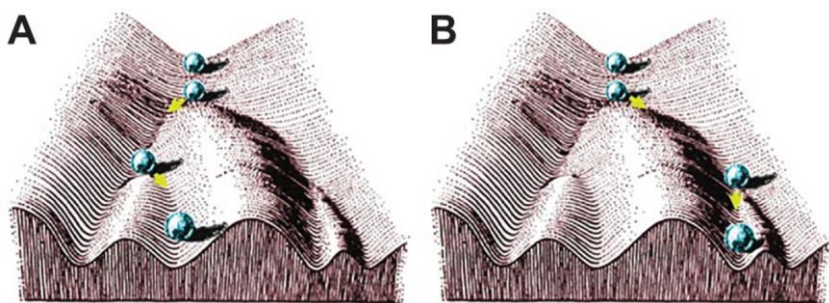


Figura 2. Paisagem de Waddington ou Cenário Epigenético. Essa ilustração representa os caminhos (picos e fendas) percorridos ao longo do processo de diferenciação celular (esfera no topo) até seu destino final de citodiferenciação (esfera abaixo). Modificado de K. Mitchell.

O interessante é que através de suas observações, Waddington notou que fatores ambientais estressores poderiam causar a emergência de fenótipos não esperados em *Drosophila* (Quadro 1), como um processo de assimilação genética (Waddington, 1942), e esses novos fenótipos eram transmitidos para as gerações seguintes, se fixando, mesmo quando cessavam os fatores ambientais estressores – fenômeno esse conhecido como **herança transgeracional**, o qual discutiremos mais adiante. Contudo, apenas no início da década de 1990 foi possível a elucidação dos mecanismos moleculares envolvidos nas observações descritas por Waddington (Figura 3).

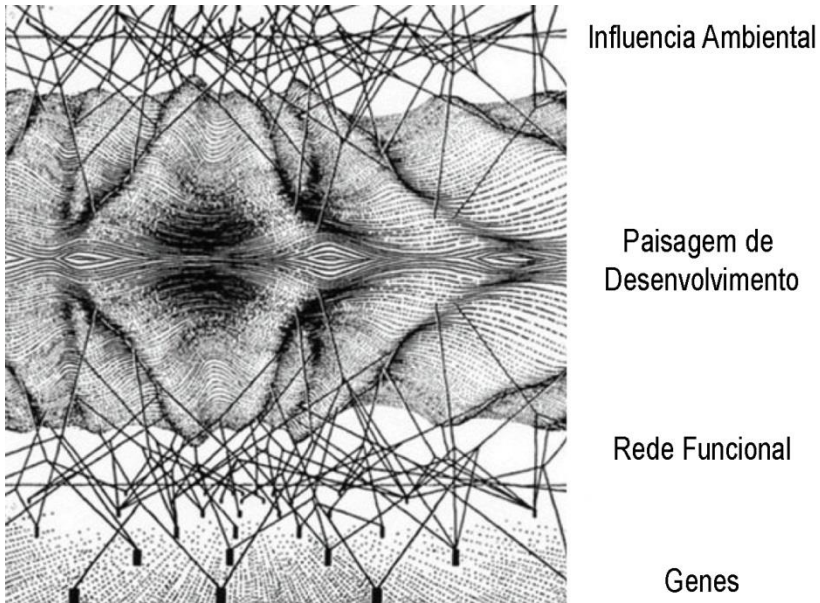


Figura 3. Redes de interações entre ambiente-genes e genes-genes, formando a paisagem de desenvolvimento. Modificado de Waddington, 1942.

Quadro 1. Moscas-da-fruta (*Drosophila*), essas pequenas notáveis das Ciências Biológicas



Drosophila melanogaster. Créditos: Shutterstock

Na ciência, a experimentação é um passo importante (para não dizer fundamental) quando procuramos estabelecer relações e implicações de determinados fenômenos observados. Entretanto, muitos experimentos na área das Ciências Biológicas são inviáveis ou muito complicados de serem observados quando tratamos da questão de tempo de desenvolvimento do organismo, da taxa de

reprodução, do tamanho, da necessidade de controlar variáveis ambientais em que esse organismo estará exposto, etc. Em pesquisas médicas, ficam mais claros os obstáculos éticos e práticos em se testar novos fármacos ou terapias usando seres humanos. Dessa maneira, diversos estudos focam-se no uso de organismos modelos.

Um dos organismos clássicos em estudos nas áreas da genética, hereditariedade, desenvolvimento embrionário, aprendizado, comportamento e envelhecimento são as moscas-da-fruta, *Drosophila*. Apesar de humanos e drosófilas não parecerem tão similares, sabe-se que os mecanismos biológicos mais fundamentais e redes de controle de desenvolvimento e sobrevivência são conservados ao longo da evolução entre essas duas espécies.

O primeiro registro do uso desses organismos em laboratório foi feito por William Castle, em 1901, porém o “pai” das pesquisas com *Drosophila* é inquestionavelmente Thomas Hunt Morgan. Morgan é responsável por “refinar” a teoria da hereditariedade proposta pela primeira vez por Gregor Mendel. Com o uso desses organismos ele foi capaz de definir que os genes estavam de alguma maneira estabelecidos nos cromossomos – e isso muito tempo antes de se demonstrar que o material genético é o DNA.

Nessas cinco décadas, as drosófilas passaram a ser organismo modelo predominante em pesquisas que visavam o entendimento de como os genes dirigem os processos de desenvolvimento embrionário, a partir de uma única célula até chegar ao estágio de um indivíduo maduro multicelular. Em 1995, Christiane Nüsslein-Volhard, Eric Wieschaus e Ed Lewis descobriram os genes-mestres responsáveis pelo controle do desenvolvimento embrionário. O mais interessante é que esses genes-mestres, que desempenham importante papel no desenvolvimento de drosófilas, também são críticos para o desenvolvimento de todos os animais, incluindo a espécie humana.

O que se descobriu é que, apesar da arquitetura corporal de humanos e drosófilas diferenciarem-se enormemente, diversos blocos de construção e processos de engenharia celular que controlam o desenvolvimento embrionário são conservados ao longo da evolução e são incrivelmente similares em suas sequências de DNA entre espécies evolutivamente distantes. Contudo, isso será assunto para um próximo capítulo.

Mas que características conferem a esses pequenos insetos tamanha presença nos estudos científicos?

As drosófilas são excelentes organismos modelos, pois possuem um ciclo de vida complexo, mas de curta duração, possibilitando a análise de diversas gerações em pouco tempo, visto que em um período de 8-14 dias temos novas gerações surgindo. Cada fêmea pode colocar em média de 40 a 60 ovos por dia durante sua vida. A manutenção delas é relativamente simples e barata, se alimentando de frutas fermentadas ou meio de cultura elaborado com farinha de milho e fermento biológico colocados em pequenos vidros, podendo ser estocadas em câmaras com temperatura controlada. Além disso, apesar de serem pequenas, a visualização de fenótipos e mutações é muito simples, bastando uma lupa.

Em questão molecular, a similaridade entre os genes de drosófilas e humanos é alta, pois diversos genes envolvidos em doenças em humanos estão presentes no genoma de drosófilas – aproximadamente 75% desses genes. Outro aspecto de grande interesse é a simplicidade com que se pode criar animais transgênicos que expressam certas proteínas, como a proteína fluorescente verde da água-viva, por exemplo.

Fundamentalmente, o processo epigenético caracteriza-se por contribuir com diferentes fenótipos alternativos emergindo em um organismo a partir de seu genótipo. Esses fenótipos

alternativos podem ser induzidos por determinados cenários ambientais (interno ou externo ao organismo) que, por sua vez, influenciam diferentes estados epigenéticos, de um ou mais loci do genoma do organismo. Sabe-se ainda que a herança epigenética viabiliza a transmissão de informações que não são codificadas pelos genes de uma célula-mãe para a célula-filha, ou de geração para geração. Esse fenômeno ocorre, principalmente, quando observamos uma célula do fígado se dividir e dar origem a duas outras células idênticas. Isso ocorre porque as marcações epigenéticas são herdadas de uma geração de linhagem celular para a próxima geração de células.

Os mecanismos envolvidos nos fenômenos epigenéticos atuam na alteração da expressão gênica, mudando a acessibilidade à cromatina para a regulação transcricional por meio das modificações do DNA, mas sem haver alterações na sequência das bases do genoma. Esses processos são críticos no desenvolvimento normal e na especialização de funções das diferentes células, dos diferentes tecidos de um organismo. Entretanto, as modificações epigenéticas desreguladas podem resultar em efeitos danosos ao organismo, com a emergência de diversas doenças como transtornos mentais, dependência de drogas (Tsankova et al., 2007; Sweatt et al., 2009; Kumar et al., 2008) e câncer (Feinberg et al., 1983; Hardy et al., 2011; Park et al., 2011).

De maneira resumida, as regulações epigenéticas podem ser descritas como as interações mútuas entre três eventos: a) a metilação de DNA; b) as modificações de histonas com a remodelação do nucleossomo (Lo et al., 2008); e c) a ação de RNA não codificantes (Dozmorov et al., 2013; Spitale et al., 2011; Ørom and Shiekhattar, 2011) (Figura 4). Nas próximas seções iremos abordar cada um desses mecanismos epigenéticos.

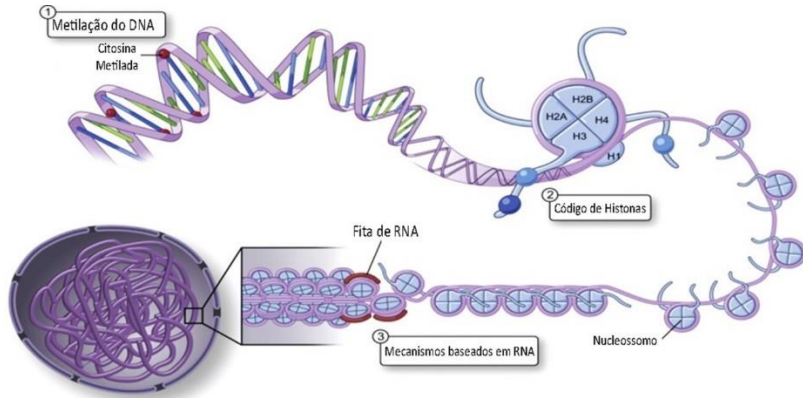


Figura 4. Mecanismos epigenéticos envolvidos no controle de expressão gênica. Modificado de Yan, 2010.

O fenômeno de metilação

A metilação do DNA genômico é um dos principais mecanismos de regulação epigenética nos organismos. O fenômeno de metilação do DNA consiste no processo de substituição de um átomo de hidrogênio (H) por um grupo metil (CH_3), sendo a reação catalisada por diversos tipos de metiltransferases (MTases). O controle de expressão gênica, de *imprinting* genômico, de estabilidade genômica e do silenciamento de transposons e de retrovírus endógenos, por exemplo, são mediados por metilação (Bird, 2002; Yoder et al., 1997) (Figura 5).

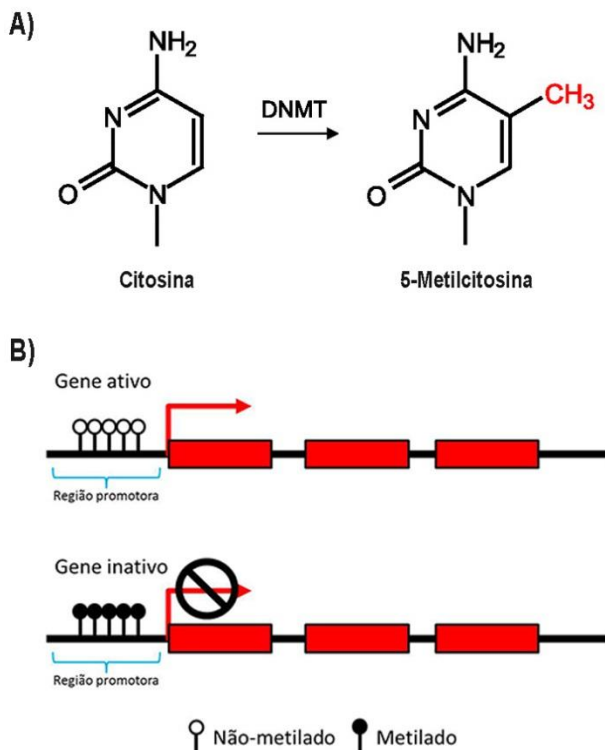


Figura 5. Modificações de citosinas: A) metilação de citosina genômica, modificando o carbono-5 do anel aromático da base nitrogenada pela ação de enzimas DNA-metiltransferases, transformando citosina em 5-metilcitosina (5mC); B) controle de expressão gênica por ação de metilação de citosinas em regiões promotoras de genes, impedindo que fatores de transcrição e a RNA-polimerase possa ancorar de maneira adequada ao DNA e, assim, iniciar a transcrição gênica.

Porém, os mecanismos de controle de expressão gênica envolvendo a metilação não atuam somente de maneira direta na atividade transcricional do gene, podendo atuar por vias indiretas, impedindo fatores de transcrição de acessarem genes metilados ou interagindo com fatores *trans* do processo transcricional, como as histonas deacetilases e proteínas de ligação ao DNA metilado (MDBs) – essas últimas parecem competir por sítios alvos de fatores de transcrição (Nan et al., 1998; Fuks et al., 2000).

Outro aspecto interessante no fenômeno de metilação é que o mesmo não é homogêneo em posição e função ao longo do genoma. Em mamíferos são amplamente descritas metilações nas ilhas CpG nos sítios de início de transcrição como sendo um mecanismo de silenciamento ou diminuição de expressão gênica (Okano et al., 1999); contudo, em genes que não possuem sítios de início de transcrição ricos em CpG pode ocorrer metilação em sequências não CpG (Farthing et al., 2008; Han et al., 2011). As ilhas CpG são regiões do genoma compostas por citosinas e guaninas em sequência como, por exemplo, na sequência: 5'-ATTTCGCGCGCGCGCGCGCATC-3'.

Além disso, a localização das citosinas metiladas ao longo das diversas regiões que compõem um gene pode resultar em diferentes fenômenos, não estando somente envolvidas no processo de silenciamento gênico. Regiões a jusante do sítio promotor geralmente possuem depleção em dinucleotídeos CpG e possuem metilação em elementos repetitivos e no corpo do gene (Weber et al., 2005). O que se observa é que o processo de alongamento transcricional não é impedido pelas citosinas metiladas ao longo do gene, ao contrário do que ocorre no processo de início de transcrição, além delas poderem estar envolvidas no controle de *splicing* (Sharma et al., 2011; Laurent et al., 2010). Dessa forma, os estudos de epigenômica (mais especificamente o metiloma), favorecidos pelo crescente acúmulo de informações advindas dos mais diversos organismos que possuem seus genomas sequenciados, demonstram que os padrões de metilação se estendem para além das regiões promotoras dos genes, sendo mais heterogêneas em sua distribuição do que se supunha anteriormente.

Desvendando a linguagem das histonas

A cromatina é o estado em que o DNA está empacotado dentro da célula, onde o nucleossomo é a unidade fundamental,

sendo composto por um octâmero de quatro histonas centrais (H3, H4, H2A e H2B) envolvidas por aproximadamente 147 pares de bases do DNA (Figura 6). Estruturalmente, as histonas possuem forma globular com caudas nas porções N-terminais. São nessas caudas que residem a chave do entendimento da linguagem das histonas. Existem ao menos oito diferentes modificações na cauda das histonas até então descritas (Tabela 1). A lista de modificações que as histonas podem receber continua em crescimento.

Tabela 1. Diferentes classes de modificações identificados nas histonas				
Modificações da cromatina	Resíduos modificados			Função regulatória
Acetilação	K-ac			Transcrição, reparo, replicação, condensação
Metilação (lisinas)	K-me1	K-me2	K-me3	Transcrição, reparo
	R-me1	R-me2	R-me3	
Metilação (argininas)				Transcrição
Fosforilação	S-ph	T-ph		Transcrição, reparo, condensação
Ubiquitilação	K-ub			Transcrição, reparo
Sumoilação	K-su			Transcrição
ADP ribosilação	E-ar			Transcrição
Deiminação	R > Cit			Transcrição
Isomerização de prolina	P-cis > P-trans			Transcrição

As histonas podem ser modificadas em diversos sítios ao longo de suas caudas. Existem mais de 60 diferentes resíduos nas histonas onde ocorrem essas modificações (Figura 6). Entretanto, tudo indica que esses dados estão subestimados. Para termos uma ideia da complexidade dessas modificações, a metilação de lisinas ou argininas pode ser feita de três diferentes formas: (mono-), (di-) ou trimetiladas para lisinas e (mono-) ou (di-) para argininas. Esse arranjo vasto de combinações permite um enorme potencial para respostas funcionais, além disso, cabe lembrar que nem todas essas modificações irão ocorrer na mesma histona ao mesmo

tempo. O momento que essas marcações ocorrem dependerá dos sinais e condições dentro da célula.

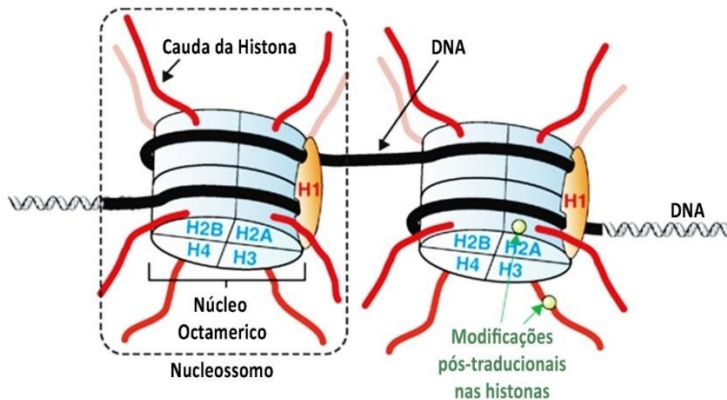


Figura 6. Octâmero de Histonas. Modificado de Carey e Workman, 2007.

As duas modificações mais bem descritas são a acetilação e a metilação de histonas. A acetilação de histonas é catalisada pela enzima histona acetiltransferase (HAT, em inglês) e essa marcação pode ser removida pela histona deacetilases (HDAC). A acetilação de histonas está associada com o aumento da atividade gênica, aumentando a acessibilidade dos fatores transcricionais ao DNA. A acetilação neutraliza a característica básica da lisina, diminuindo a interação entre histona-DNA. Quando da modificação promovida pelas histonas deacetilases, a cromatina adquire uma nova estrutura conformacional que desfavorece a iniciação transcricional. Já a metilação de lisinas é catalisada pela metiltransferase de lisinas de histonas (HKMT) e a remoção dessa marcação é realizada pelas histonas demetilases. A trimetilação da lisina 4 da histona 3 (H3me3K4) está associada com a região promotora de genes ativos e a monometilação com regiões potenciadoras (*enhancers*) dos genes. A metilação de histonas pode estar envolvida com a supressão de sinais de expressão gênica como, por exemplo, H3me2K9 e H3meK27. Nesse contexto, os grupos metila interagem com as histonas formando nucleossomos

que dificultam o acesso dos fatores transcricionais a determinadas regiões do DNA. A fosforilação é outra modificação que acarreta importantes modificações na compactação da cromatina via modificações de cargas. Entretanto, a função dessa modificação ainda não está bem descrita (Figura 7).

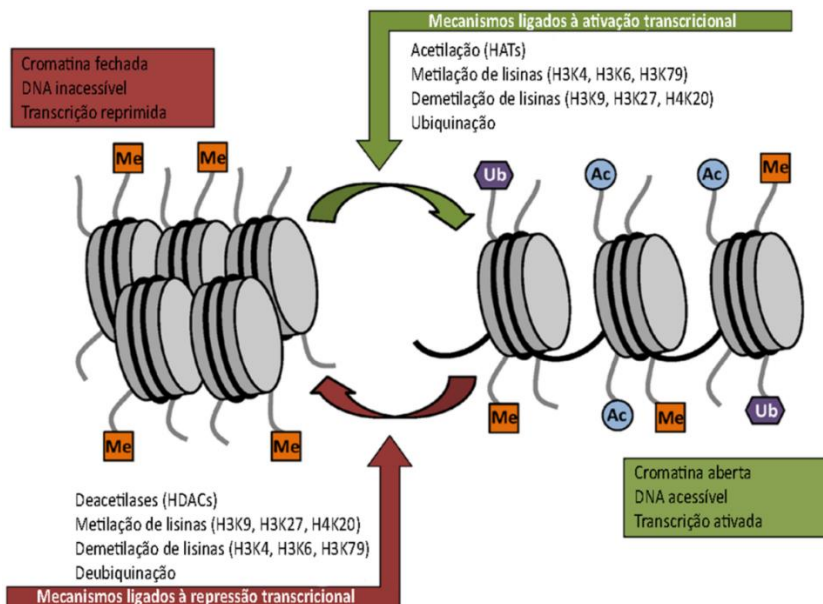


Figura 7. Principais modificações de histonas envolvidos na ativação ou repressão transcricional. Modificado de Carey e Workman, 2007.

As modificações podem afetar a organização global da cromatina, afetando o contato entre diferentes histonas adjacentes no nucleossomo ou a interação das histonas com o DNA. De maneira simples, podemos dizer que as funções das modificações nas histonas podem ser divididas em duas categorias: a) estabelecimento do ambiente global da cromatina; e b) orquestração das demandas biológicas baseadas nas informações contidas no DNA. Para estabelecer o ambiente global da cromatina, as modificações atuam no particionamento do genoma em domínios distintos, como a eucromatina e heterocromatina. Na

eucromatina, o DNA se mantém acessível aos fatores de transcrição, enquanto na heterocromatina o DNA se torna inacessível aos mecanismos de transcrição. Para facilitar as funções baseadas nas informações contidas no DNA, as modificações de histonas orquestram a cromatina de tal maneira a ajudar a executar uma determinada função. Pode ser uma função bem localizada, como a transcrição de um gene ou o reparo de DNA, ou algo mais amplo em questão genômica, como a replicação do DNA ou a condensação do cromossomo. Todas essas atividades biológicas requerem recrutamento ordenado do maquinário para deixar o DNA acessível, manipular e então novamente empacotar de maneira correta a cromatina em seu estado anterior.

No que diz respeito ao entendimento de todos esses mecanismos envolvidos nas modificações de histonas e suas funcionalidades, pode se afirmar que ainda há muito que ser desvendado e analisado. Cada uma das etapas das modificações é precedida de uma série de eventos de sinalização. Essa intensa troca de informações dentro e fora do núcleo e da célula tem que ser traduzida de alguma forma para que o maquinário nuclear possibilite a ativação ou desativação de determinados genes de maneira finamente coordenada.

Mecanismos baseados em RNA – Modulação da expressão gênica mediada por RNA não codificante (ncRNA)

Silenciamento gênico pós-transcricional mediado por RNA (ou TGS, em inglês) foi descrito pela primeira vez em 1989, em estudos com a planta do tabaco (Matzke et al., 1989). Posteriormente, estudos demonstraram que pequenas moléculas de RNA não codificante (small nuclear RNA – snRNA) podem ser direcionadas às regiões de sítios promotores de genes-alvos promovendo a modulação do estado de silenciamento gênico e indução de modificação da cromatina (Kim et al., 2006) (Figura 8). Além de estar envolvido no processo de silenciamento gênico,

existem evidências sugerindo o envolvimento das snRNA em aspectos ligados à regulação transcricional. Essas moléculas poderiam, assim, ativar determinados genes quando ligadas aos sítios promotores com baixo conteúdo GC (Janowski et al., 2007).

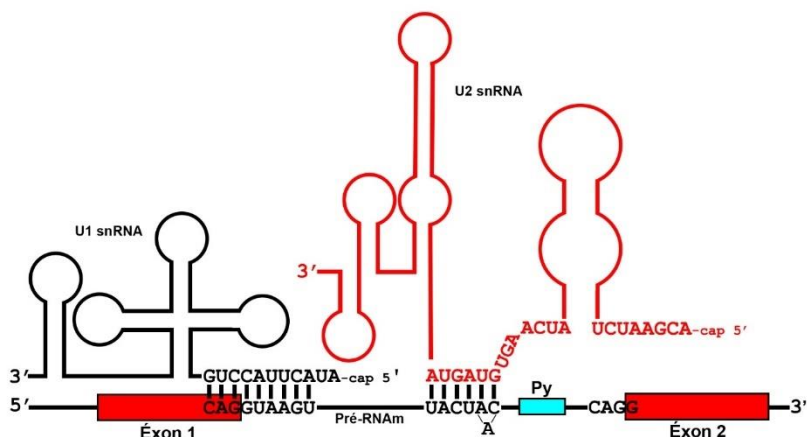


Figura 8. Interações entre pré-RNA mensageiro (pré-RNA_m) e os RNA não codificantes U1 e U2 envolvidos no processo de *splicing* do RNA_m. De acordo com as interações entre o complexo de *splicing* e o pré-RNA_m alvo, poderá haver a geração de transcritos truncados, que não serão traduzidos, promovendo, assim, o controle de expressão gênica pós-transcricional.

Outro tipo de snRNA descrito e que carrega importante função nos mecanismos de controle de expressão gênica pós-transcricional são os microRNAs. Os microRNAs atuam influenciando a estabilidade, compartimentalização e tradução dos RNAs mensageiros (mRNAs). Dessa maneira, a expressão de diversos genes é regulada de acordo com o estabelecimento de diversos processos biológicos-chave, como a proliferação, morfogênese, apoptose e diferenciação (Carthew et al., 2006).

Os RNA transportadores (tRNAs) são melhor conhecidos por sua função de adaptadores durante o processo de tradução do código genético, porém em procariotos e eucariotos também estão envolvidos na regulação de expressão gênica (Figura 9). Essas moléculas de tRNA também possuem implicação como substrato

na formação de ligação peptídica não ribossomal, marcação pós-traducional de proteínas, modificação de fosfolípidios em membranas celulares e na síntese de antibióticos. Mais recentemente, os fragmentos de tRNA, ou tRFs, também foram reconhecidos por possuírem funções regulatórias. Inicialmente, esses produtos de clivagem foram considerados como resultado de degradação aleatória, no entanto, vários estudos revelaram a sua produção como resultado de clivagens específicas e possivelmente regulada em resposta a eventos estressores, como fome ou invasão viral (Raina & Ibba, 2014).

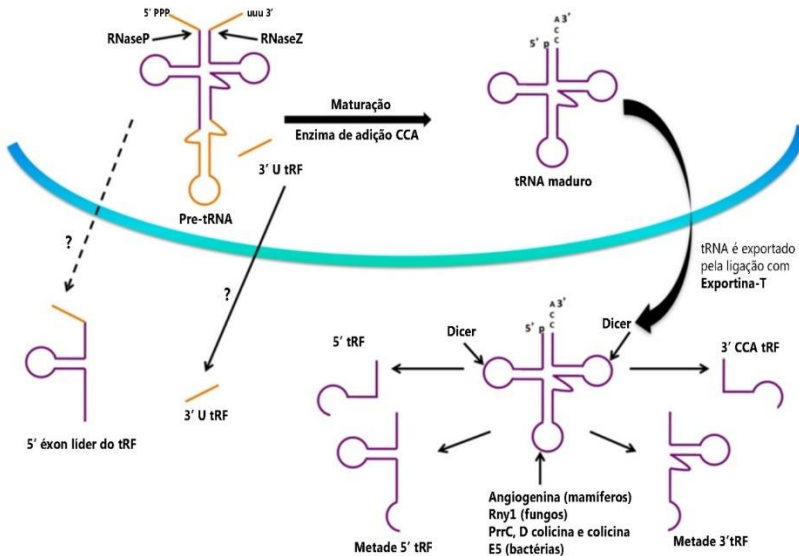


Figura 9. Processos envolvidos na formação dos fragmentos de tRNA (tRFs). Os precursores são processados pelas enzimas RNaseZ e RNaseP, por uma endonuclease de *splicing* e pela adição da terminação CCA, formando, assim, o tRNA maduro no núcleo. Tanto o processamento do pre-tRNA como o tRNA maduro podem dar origem aos pequenos fragmentos de RNA. As prováveis rotas são apresentadas na figura. As linhas pontilhadas e os pontos de interrogação indicam que os mecanismos de formação ou transporte desses tRFs são desconhecidos ainda. Modificado de Raina & Ibba, 2014.

Em estudos recentes, foi demonstrado que os fragmentos de tRNA sensibilizam as células para a ativação induzida por estresse oxidativo da via supressora de tumor p53 (Hanada et al.,

2013). Isso sugere que a clivagem de tRNAs ativa a apoptose via ativação do gene p53 e, portanto, atua como mecanismo de proteção contra câncer, enquanto a não clivagem do tRNA o induz a se ligar ao citocromo-c, evitando a apoptose e auxiliando, assim, o desenvolvimento do câncer. Claramente, ainda há muito a ser descoberto sobre os vários papéis reguladores do tRNA (Figura 10).

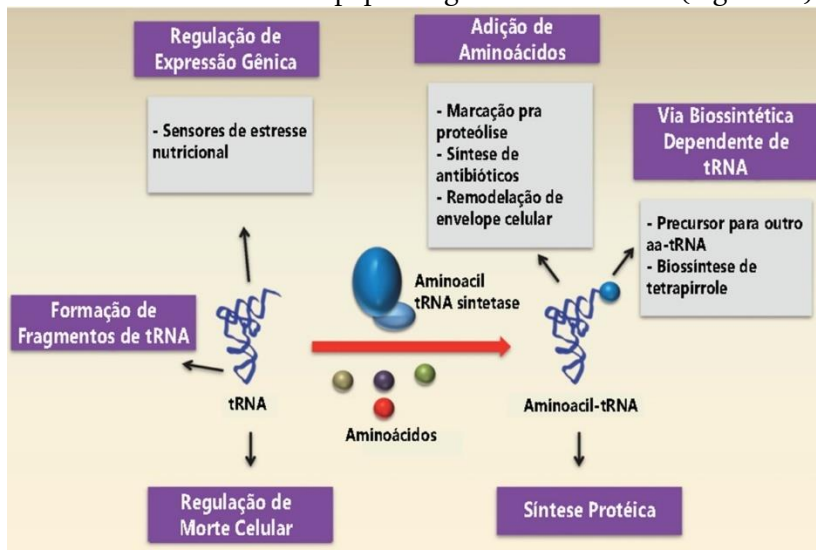


Figura 10. As várias funções desempenhadas pelos tRNAs (carregados ou não com aminoácidos). Modificado de Raina & Ibba, 2014.

O pecado de nossos pais: a herança transgeracional

Quando Lamarck, sendo o bom cientista que era, postulou sua hipótese sobre a transformação das espécies, ele tomou o cuidado de levantar o máximo possível de dados que dessem suporte à sua hipótese. Um dos exemplos mais famosos foi o recordado por Lamarck a respeito dos filhos de ferreiros (um labor que exigia demais do físico) que tendiam a ter braços mais musculosos do que os filhos de tecelões (um trabalho que exigia bem menos do físico). Lamarck interpretou essa observação como se os filhos de ferreiros herdassem as características adquiridas pelos pais – no caso, o de ter braços musculosos.

É claro que nossa interpretação contemporânea a respeito desses fatos é diferente. Reconhecemos que um homem que possui genes que lhe confirmam a habilidade de desenvolver mais massa muscular poderia ter algum tipo de vantagem em uma profissão como a de ferreiro. Assim, essa profissão atrairia e destacaria aqueles que estivessem geneticamente melhor amparados para o exercício do labor. Dessa maneira, nossa interpretação assumiria que os filhos desses ferreiros herdariam a sua tendência genética a ter uma maior massa muscular.

Seria um erro olharmos para trás e pintarmos Lamarck como um bobo, ou alguém digno de chacotas. Infelizmente, o que observamos na maioria das vezes em sala de aula é a caracterização do trabalho de Lamarck como digno de piadas frente ao trabalho desenvolvido por Darwin. É claro, também, que as hipóteses lamarckianas não são mais aceitas cientificamente, mas há de se ressaltar que Lamarck foi o primeiro a querer responder de maneira genuína os mecanismos envolvidos na transformação das espécies. O modelo explicativo para a evolução das espécies proposto por Darwin, via seleção natural, é um dos conceitos mais poderosos já descritos no campo das ciências biológicas. O poder de seu modelo teórico se torna maior quando, em torno de 1930, ocorre o casamento entre a sua teoria de evolução por seleção natural e os trabalhos de Mendel (redescobertos em 1900), conferindo um poder explicativo ímpar sobre hereditariedade e o nosso entendimento molecular sobre o DNA como matéria-prima da hereditariedade.

Se pudéssemos resumir o último século e meio a respeito da teoria evolutiva em um parágrafo, diríamos que: A variação ao acaso em genes cria a variação fenotípica nos indivíduos. Alguns indivíduos sobrevivem diferencialmente em relação aos demais, em um dado ambiente, e esses indivíduos deixarão para seus herdeiros suas aptidões genéticas. Essa linhagem, assim, terá um maior sucesso reprodutivo. Eventualmente, com o passar de diversas gerações, espécies distintas irão evoluir.

A matéria-prima para a variação ao acaso é a mutação nas sequências do DNA dos indivíduos de uma população. É nesse ponto que o modelo lamarckiano de características adquiridas realmente sucumbe frente ao modelo darwiniano de evolução. Uma mudança adquirida no fenótipo deveria de alguma forma ser refletida sobre as sequências do DNA, mudando-o dramaticamente. Dessa maneira, a característica adquirida poderia ser transmitida para a próxima geração, dos pais para os filhos. Entretanto, há pouquíssimas evidências de que esse fenômeno possa realmente vir a ocorrer, exceto em casos de respostas a elementos químicos ou irradiação que possam danificar o DNA (mutagênicos), causando uma mudança na sequência original dos nucleotídeos.

August Weismann, em 1893, formulou sua hipótese sobre hereditariedade, denominada “germoplasma”. A partir dessa hipótese, o autor ficou conhecido como responsável por derrubar de vez o modelo lamarckiano, afirmando que somente os gametas são as células responsáveis pela transmissão de informações genéticas para a geração seguinte, em que as células somáticas não assumem qualquer função hereditária. Assim, a **Barreira de Weismann** estabelece a premissa de que informações hereditárias não podem passar do soma para a linhagem germinativa. O que temos é um amplo corpo de dados e evidências que se colocam contra a herança lamarckiana e, dessa forma, há poucas razões para que os cientistas trabalhem dentro dessa linha de pensamento.

Realmente é difícil imaginar como diferentes fatores ambientais seriam capazes de influenciar as células de um indivíduo, podendo agir em um gene específico, fazendo com que este mude a sua sequência de pares de base. Porém, é extremamente óbvio que modificações epigenéticas – metilação de DNA, modificações de histonas, RNAs não codificantes – possam, de fato, ocorrer em genes específicos como resposta a influências ambientais em uma célula, ou conjunto de células. Mas aqui

novamente encontramos uma dificuldade de estabelecer uma ligação de modificações entre gerações.

É sabido que as marcações epigenéticas adquiridas no desenvolvimento e também ao longo da vida são “resetadas” em dois momentos – algo análogo ao ato de formatar um disco-rígido de computador, preparando para receber um novo sistema operacional –, o que seria o programa de desenvolvimento do novo organismo. O primeiro momento de “formatação” ou reprogramação ocorre durante a fase de proliferação e migração da linhagem de células germinativas nos órgãos reprodutivos dos progenitores. Em seguida, ao longo da espermatogênese e da oogênese o genoma recebe marcações epigenéticas específicas (espermatozoides recebem uma assinatura epigenética diferente dos oócitos). O segundo momento de reprogramação ocorrerá após a fecundação. Assim que ocorre a cariogamia (fusão dos pró-núcleos espermáticos e do oócito), as assinaturas epigenéticas depositadas no genoma do espermatozoide e do oócito são novamente apagadas para que sejam estabelecidas novas marcações pertencentes ao programa de desenvolvimento do zigoto (Figura 11).

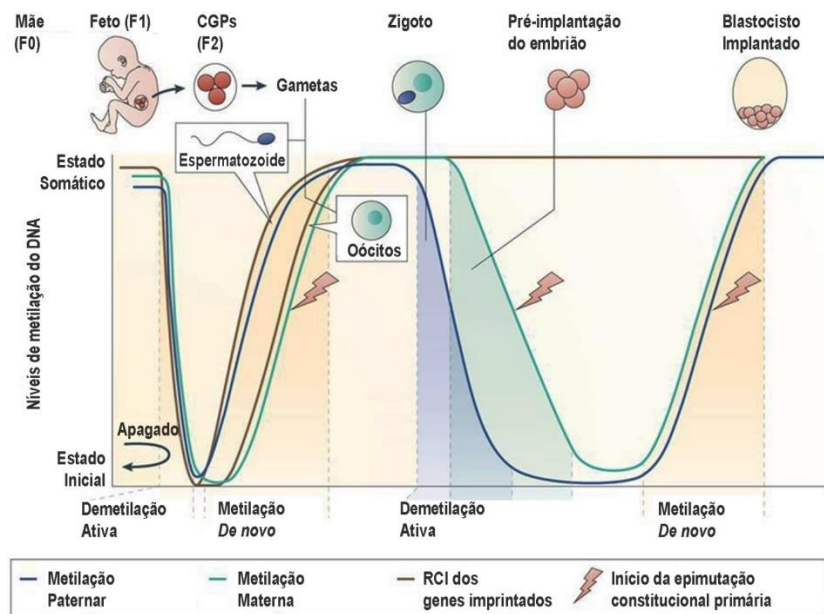


Figura 11. Reprogramação epigenética. Os estádios mais vulneráveis em que é mais provável que uma epimutação constitucional primária seja estabelecida, devido às perturbações ambientais ou celulares, são mostradas pelas áreas marcadas em laranja. O estágio em que é maior a chance de ocorrer o apagamento de uma epimutação parental existente, reduzindo a probabilidade de herança epigenética transgeracional, está representado pela seta preta curva. Modificado de Hitchins, 2015.

Entretanto, o que vem se observando é que esse mecanismo de reformatação das marcações epigenéticas não é a prova de erros. Simplificadamente, o que se observa é que há três momentos-chave onde modificações nos padrões de metilação podem ocorrer: a) durante a gametogênese, onde fatores ambientais podem alterar os padrões de metilação dos gametas (epimutação); b) na fase de proliferação celular após a fecundação, quando há a demetilação, ou seja, retirada das marcas epigenéticas oriundas dos pró-núcleos maternos e paternos, nesse caso, as marcações epigenéticas podem persistir e, assim, modificar os padrões posteriores de desenvolvimento; e c) no momento de implantação do embrião, que é quando ocorre o processo de metilação *de novo*, necessário para o desenvolvimento

embrionário, dando identidade às células, promovendo, dessa forma, a citodiferenciação e a morfogênese (Figura 11).

Mas de que maneira fatores ambientais poderiam modificar as marcações epigenéticas? Podemos usar como exemplo a resposta a uma determinada rota de sinalização hormonal. Tipicamente, um hormônio como o estrogênio irá se ligar a um receptor na membrana plasmática da célula, como da glândula mamária. O estrogênio e o seu receptor são direcionados ao núcleo da célula, onde irão se ligar a regiões específicas no DNA, o sítio promotor de determinados genes. Esse evento ajuda o processo de ativação dos genes. Quando o estrogênio se liga ao sítio promotor, ele atrai várias enzimas do maquinário epigenético. Essas enzimas, por sua vez, irão implementar modificações nas histonas (como vimos anteriormente), removendo marcações que promoviam a repressão da expressão gênica e colocando marcas que irão manter a expressão ativa do gene. Assim, o ambiente agindo via hormonal poderá induzir marcações epigenéticas diferenciais em genes específicos.

Nota-se que as modificações epigenéticas não alteram a sequência do DNA, mas alteram como os genes são expressos. Esse processo, de modo geral, é a base da programação genética do desenvolvimento de um organismo, podendo desencadear uma série de doenças quando desregulado. Sabe-se, ainda, que as modificações epigenéticas são transmitidas de células-mãe para células-filhas. É por isso que não nascem dentes no globo ocular, por exemplo, pois os padrões epigenéticos são mantidos, conferindo identidade celular e, por conseguinte, tecidual a esses órgãos. Se eventos estressores modificarem os padrões de assinaturas epigenéticas em células gaméticas, teremos um mecanismo no qual modificações epigenéticas induzidas pelo ambiente poderão ser transmitidas para as próximas gerações. Teremos assim uma espécie de mecanismo similar à herança lamarckiana. Ou seja, uma modificação epigenética (ao contrário de genética) poderia ser passada dos pais para os filhos.

Antes de continuarmos, é interessante deixarmos claro algumas terminologias, visto que na literatura científica podemos

encontrar algumas confusões referentes aos termos empregados. Artigos científicos mais antigos referiam-se à transmissão epigenética de algum traço adquirido, mas sem descrever qualquer evidência de mudanças na metilação de DNA genômico ou alterações nas histonas. Entretanto, isso não demonstrava negligência por parte dos autores, mas era reflexo das diferentes formas com que a palavra “epigenética” era empregada. Por muito tempo, o termo “transmissão epigenética” referia-se à herança de alguma característica que não pudesse ser explicada pela genética. Nesse caso, a palavra epigenética foi utilizada para descrever um fenômeno, e não um mecanismo molecular. Na tentativa de manter a terminologia mais clara possível, utilizaremos o termo “herança transgeracional” para descrever o fenômeno de transmissão de uma característica adquirida e somente utilizaremos “epigenética” para descrever os eventos moleculares envolvidos.

Terminologia esclarecida, passaremos a analisar se existe alguma evidência de herança transgeracional. Sim, há fortes evidências que ocorre herança transgeracional em humanos. Uma das mais fortes evidências vem dos sobreviventes do período conhecido como “Fome do Inverno Holandês”. Graças à excelente infraestrutura médica holandesa, os altos padrões de dados coletados e preservados, foi possível aos epidemiologistas seguirem e traçarem os sobreviventes de um período de fome que perdurou por muitos anos na Holanda no período da II Grande Guerra. Resumidamente, os epidemiologistas puderam monitorar não somente aquela geração que viveu nesse período, mas também os filhos e netos.

Esse monitoramento trouxe à tona um extraordinário efeito. Quando uma mulher grávida passa por má-nutrição durante os três primeiros meses de gestação, seus filhos irão nascer com peso dentro da média (peso normal), mas quando adultos terão maiores chances de desenvolverem obesidade e outras desordens fisiológicas, como diabetes e problemas cardíacos. Estranhamente, quando uma mulher dessa linhagem de crianças se tornam mães, seus primogênitos tendem a ser mais pesados do que aqueles de grupos controles (mais

pesados e maiores que a média) (Lumey et al., 2007; Lumey et al., 2008) (Figura 12).

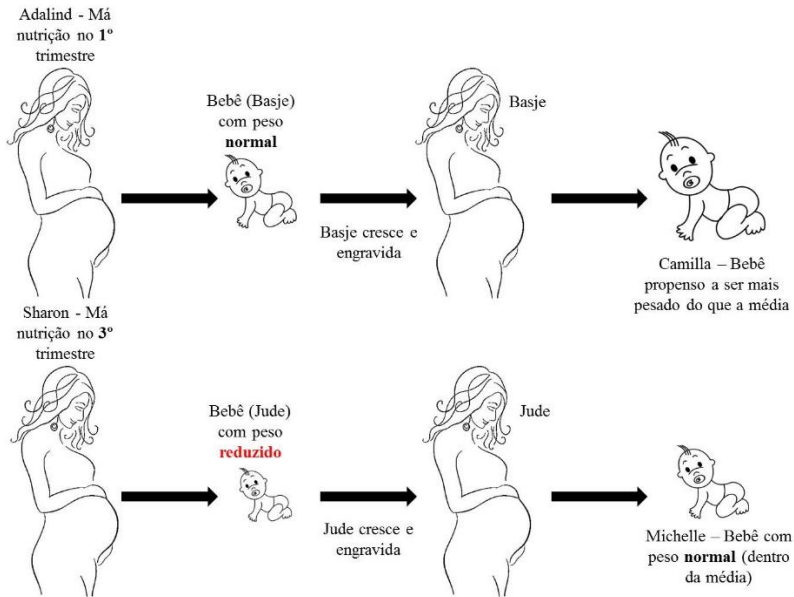


Figura 12. Efeitos da má nutrição através de duas gerações de filhas e netas de uma mulher que engravidou durante a “Fome do Inverno Holandês”. O período em que ocorre a má nutrição é crítico para os efeitos subsequentes no peso corporal. Os nomes são meramente ilustrativos. Modificado de Carey, 2012

Os efeitos no peso no nascimento do bebê Camilla são realmente surpreendentes. Quando Camilla estava se desenvolvendo, sua mãe Basje presumivelmente era saudável. O único período pela qual Basje passou por má nutrição foi quando ela estava em seus primeiros estágios de desenvolvimento no útero materno (Adalind). O que parece é que houve algum efeito sobre sua filha (Camilla), mesmo que Camilla nunca tenha sido exposta a algum período de má nutrição durante os estágios iniciais de desenvolvimento.

Estaríamos observando alguma forma de herança transgeracional (lamarckiana), mas sendo causada por mecanismos epigenéticos? Será que as mudanças nos padrões de metilação, ou modificações nas histonas, que ocorreram em Basje como resultado

da má nutrição no período inicial de suas 12 primeiras semanas de desenvolvimento no útero de sua mãe (Adalind) passaram via núcleo de seus oócitos para sua filha (Camilla)? Talvez, mas também não podemos excluir outras explicações potenciais para essas observações.

Poderia, por exemplo, algum efeito não identificado nos estágios iniciais de má nutrição de quando Adalind estava grávida de Basje ter feito com que Basje passasse mais nutrientes do que o normal através da placenta para sua filha em desenvolvimento, Camilla. Isso poderia ter criado um efeito transgeracional, mas não seria um efeito causado pela Basje passando alguma modificação epigenética para Camilla. Ou seja, seria uma mudança causada pelas condições da vida intrauterina quando Camilla estava em desenvolvimento e crescendo. Também devemos lembrar que o oócito é muito grande, carregando em seu citoplasma uma série de funções para quando o oócito é fertilizado. Talvez algo tenha sido modificado durante os estágios iniciais de desenvolvimento em Basje, que tenha resultado em conteúdo citoplasmático não usual em seus oócitos, fazendo com que Camilla tivesse um padrão de crescimento não usual. Cabe ressaltar que a produção dos gametas femininos se inicia logo cedo no desenvolvimento embrionário.

Assim, percebemos que existem vários mecanismos que poderiam ser utilizados para explicar os padrões de herança observados na linha materna nos sobreviventes da “Fome do Inverno Holandês”. Facilitaria o entendimento de como a epigenética atuaria na herança adquirida se pudéssemos estudar uma situação humana menos complicada. O ideal seria a observação em um cenário onde não tivéssemos a preocupação sobre os efeitos do ambiente intrauterino ou influência do conteúdo citoplasmático do oócito. Ou seja, seria interessante ouvirmos os pais, pois homens não engravidam e os espermatozoides colaboram quase nada em questão de conteúdo citoplasmático.

Outro estudo histórico lança luz no caso de herança transgeracional por via paterna (Kaati et al., 2002). Em uma região isolada do norte da Suécia, chamada Överkalix, entre o final do século

XIX e início do século XX, houve um período de forte estiagem causada por diversos fatores (problemas na colheita, ações militares, problemas com o armazenamento adequado dos alimentos), entremeada com um período de grande fartura. Os pesquisadores estudaram os padrões de mortalidade para os descendentes de pessoas que viveram durante esses períodos, em particular, analisaram a quantidade de calorias ingeridas durante o estágio da infância conhecido como Período de Crescimento Lento (PCL). Em um cenário onde todos os fatores se mantenham iguais e estáveis, o crescimento infantil é mais devagar nesse período da vida, que antecede a puberdade. É algo completamente normal, sendo registrado na maioria da população humana.

Ao analisarem os dados, os pesquisadores verificaram que se a demanda de comida era escassa durante a fase em que os pais estavam na PCL, seus filhos tinham menos risco de morrerem por causa de doenças cardiovasculares (derrame, pressão alta, doenças coronarianas). Se, por outro lado, um homem tivesse acesso à comida em excesso durante a PCL, seus netos tiveram aumentado os riscos de morte em decorrência de problemas ocasionados pela diabetes. Assim como o caso da Camilla na “Fome do Inverno Holandês”, os filhos e netos tiveram seus fenótipos alterados em resposta às mudanças ambientais, as quais eles não vivenciaram.

Esses dados, claramente, não podem ser em decorrência da vida intrauterina, nem efeitos citoplasmáticos, pelas razões anteriormente e obviamente descritas. Dessa maneira, parece que a hipótese de herança transgeracional seja mais plausível, em decorrência da disponibilidade de comida na geração dos avôs, sendo mediado via epigenética. Esses dados são mais impressionantes quando consideramos o fato de que o efeito nutricional original ocorreu quando os garotos estavam na pré-puberdade e, assim, não começaram a produção de gametas. Mesmo assim, esse fato foi capaz de ser passado para os seus filhos e netos.

Entretanto, existem diversas ressalvas que devem ser levadas em consideração nesse trabalho sobre herança transgeracional

através da linhagem parental. Em particular, existem riscos envolvendo os registros de óbitos antigos, extrapolando os dados históricos. Além disso, alguns efeitos que foram observados não eram demasiadamente amplos, em questão de frequência. Eis um problema de estudos envolvendo humanos, pois frequentemente lidamos com problemas de tamanho amostral, variação genética e impossibilidade de controlar os fatores ambientais. Assim, sempre haverá o risco de se estabelecer conclusões equivocadas dos dados obtidos, da mesma forma como acreditamos que Lamarck fez com seus estudos envolvendo as famílias de ferreiros.

Diante dessa problemática e, principalmente, com o intuito de averiguar se a herança transgeracional é realmente um processo existente, os cientistas voltaram seus olhos para organismos modelos, como camundongos e até mesmo drosófilas (moscas-da-fruta). Um dos estudos clássicos que teve como objetivo compreender os mecanismos epigenéticos envolvidos na herança transgeracional foi o trabalho elaborado por Dolinoy e colaboradores em 2006. Nesse estudo, Dolinoy e colaboradores avaliaram a ação de genisteína em camundongos com pelagem agouti amarela. A genisteína é um fitoestrógeno presente na soja, que diminui a fertilidade feminina, atua na quimioprevenção de câncer e na diminuição da deposição adiposa. O que foi observado é que a suplementação materna de genisteína durante a gestação, em níveis comparáveis aos seres humanos, que possuem dietas com consumo elevado de soja, alterou a cor da pelagem de animais agouti heterozigotos (A^{vy} / a) para pseudoagouti. Outros dois estudos também foram realizados com essa mesma linhagem de camundongos: Morgan (1999) e Blewitt (2006) com Bisfenol-A (BPA) e ácido fólico.

O BPA é utilizado na produção do policarbonato de bisfenol A, policarbonato mais comum presente em materiais plásticos e reconhecidamente um disruptor estrogênico. O ácido fólico, ou folato, é fonte de grupamento metil, matéria-prima no processo de produção de S-Adenosilmetionina (SAM), cofator presente nas enzimas DNA

metiltransferases, que irá atuar como doador do grupamento metil à citosina alvo (Figura 13).

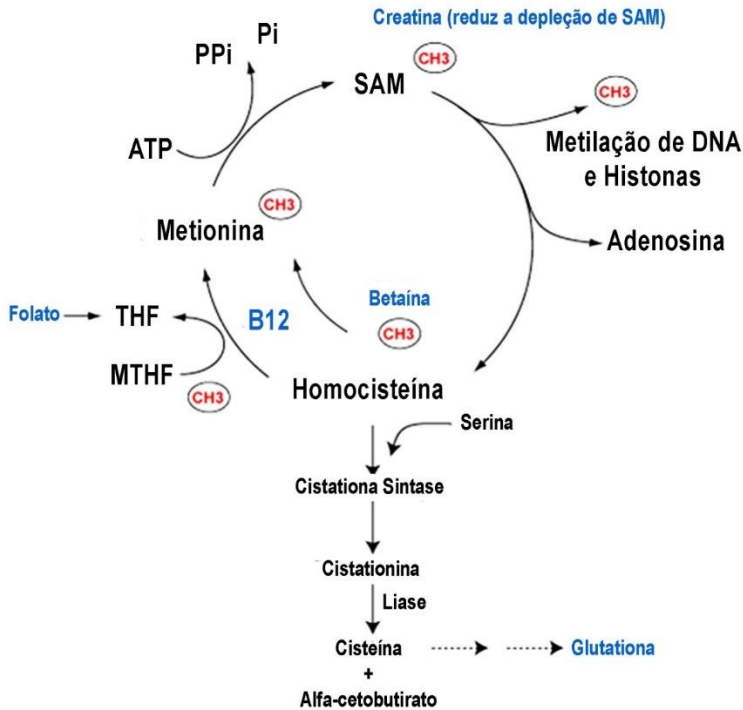


Figura 13. Diagrama de várias rotas que teoricamente aumentam a disponibilidade de grupos metil em sistemas biológicos. Alguns destes são usados como suplementos alimentares. Por exemplo, betaina é uma fonte de grupos metil e, teoricamente, está disponível para metionina. A creatina pode ajudar a reduzir a depleção de SAM, uma vez que a síntese *de novo* de creatina consome SAM. O ácido fólico pode ser tomado por via oral e, claro, a vitamina B12 pode ser tomada por via oral ou por injeção.

O que Morgan e Blewitt observaram foram mudanças semelhantes às observadas por Dolinoy na pelagem de camundongos quando esses eram expostos ao BPA, ou suplementação de folato em sua alimentação durante o período de gestação, sendo que essas mudanças persistiram ao longo de diversas gerações, mesmo quando cessado o contato com o BPA ou ácido fólico (Figura 14).

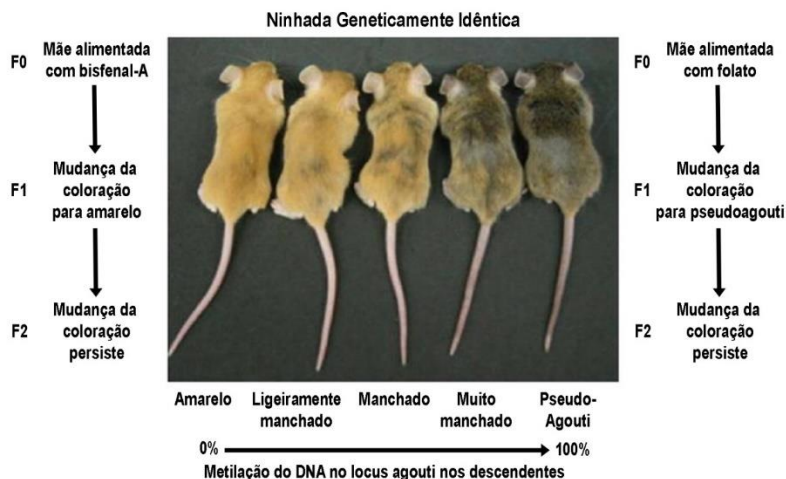


Figura 14. As alterações de metilação do DNA no *locus* Agouti amarelo (A^{vy}) são fenotipicamente detectáveis e influenciadas pelo meio ambiente. A cor da pelagem varia nesses camundongos em um espectro de amarelo para agouti. As diferenças na cor da pelagem se devem a uma alteração na metilação do DNA no *locus* de Agouti. Os camundongos que possuem *loci* Agouti com baixo nível de metilação (por exemplo, 0%) são amarelos, enquanto que aqueles que possuem alto nível de metilação do DNA (por exemplo, 100%) aparecem com pelagem agouti (marrom). O tratamento com BPA ou ácido fólico pode mudar a distribuição da cor da pelagem para amarelo ou pseudoagouti, respectivamente. Essa mudança de cor da pelagem persiste nas gerações subsequentes indicando que a mudança epigenética que ocorre no *locus* agouti é hereditária.

Molecularmente falando, o que ocorre é que no *locus* Agouti está presente um retrotransposon próximo ao sítio promotor do gene responsável pela coloração agouti amarelo (retrotransposon é um tipo de elemento móvel autônomo de DNA, capaz de se mobilizar e se inserir em novos locais do genoma do hospedeiro). Nos camundongos que possuem baixos níveis de metilação do retrotransposon, o gene é continuamente expresso, fazendo com que tenham pelagem mais clara. Entretanto, quando há alterações no metabolismo envolvido com os mecanismos epigenéticos, temos maiores níveis de metilação no retrotransposons, que consequentemente diminui os níveis de expressão do gene agouti, fazendo com que a pelagem fique escura, no caso da suplementação com folato (quando normalmente seria

amarelo claro). Já quando temos camundongos com pelagem escura, e estes são submetidos a uma dieta com a presença de BPA, a coloração se torna amarela, quando deveria ser mais escura, pois o BPA desregula o metabolismo de SAM, diminuindo a disponibilidade de doadores de grupamento metil e, conseqüentemente, diminuindo os níveis de metilação na região onde está presente o retrotransposons (Figura 15).

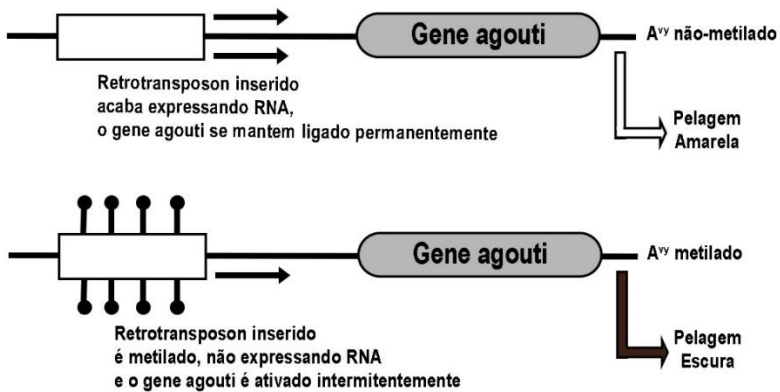


Figura 15. Variações nos padrões de metilação de DNA (representado pelos círculos pretos) influenciam a expressão de um retrotransposons inserido junto ao sítio promotor do gene agouti. A variação na expressão do retrotransposon afeta a expressão do gene agouti, em contrapartida, fazendo com que a coloração da pelagem varie entre animais geneticamente idênticos.

Atualmente, diversos estudos apresentam de forma robusta os mecanismos envolvidos nos fenômenos de herança transgeracional. Além das modificações dos padrões de metilação de DNA ou modificações de histonas, um novo candidato a intermediar essas relações inter e transgeracionais são os RNA não codificantes (apresentados anteriormente). A herança transgeracional é mais frequentemente transmitida através da linhagem germinal em consequência de eventos primários que ocorrem em células somáticas, o que implica a transmissão de informações do soma para linhagem germinal. O interessante é que até pouco tempo nenhum exemplo de transmissão de

informações mediada por DNA ou RNA da linhagem celular somática para as células germinativas havia sido relatado. Porém, esse panorama passou a mudar recentemente. Em trabalho realizado por Cossetti e colaboradores (2014), a equipe gerou um camundongo modelo xenoenxertado com células de melanoma humano, que expressavam de forma estável o gene EGFP (uma proteína fluorescente). O que eles encontraram foi incrível. Cossetti encontrou RNA do gene EGFP liberado das células humanas xenoenxertadas na corrente sanguínea e nos espermatozoides dos camundongos. A forma como esse RNA chega às células germinativas é através de exossomas.

De fato, os snRNA apresentam-se como vetores potenciais na interface entre genes e meio ambiente. Um exemplo notável emerge da recente descoberta de que o estresse traumático no início da vida é capaz de alterar a expressão do microRNAs (miRNAs) em camundongos, e as respostas comportamentais e metabólicas na progênie. Se injetarmos esses RNAs de espermatozoides de machos que sofreram algum tipo de evento traumático em oócitos de fêmeas que não passaram por esse evento estressante, os descendentes acabam reproduzindo as alterações comportamentais e metabólicas, tal qual a geração paterna. Assim como eventos ambientais estressores podem modificar os padrões da programação epigenética no ambiente intrauterino, o mesmo pode ser observado na linhagem paterna. De modo geral, a janela para que esses exossomas contendo snRNAs possam ser passados da linhagem somática para a germinativa ocorre um pouco antes da primeira divisão meiótica do espermatócito, quando é estabelecido o estoque de RNAs, proteínas de ligação ao RNA e sistemas de repressão traducional (Figura 16). Uma vez que ocorreu a compactação de DNA paterno, que envolve a substituição da maioria das histonas por protaminas, não existe um mecanismo claro pelo qual as marcações epigenéticas possam ser alteradas. O tempo entre a compactação da cromatina e o trânsito do espermatozoide maduro para o epidídimo é de pelo menos 10 dias, período no qual

a maquinaria epigenética e transcricional não está mais ativa. No entanto, a secreção de exossomos e outros fatores que interagem com os espermatozoides em amadurecimento no epidídimo podem conferir marcas epigenéticas duradouras, como os microRNAs.

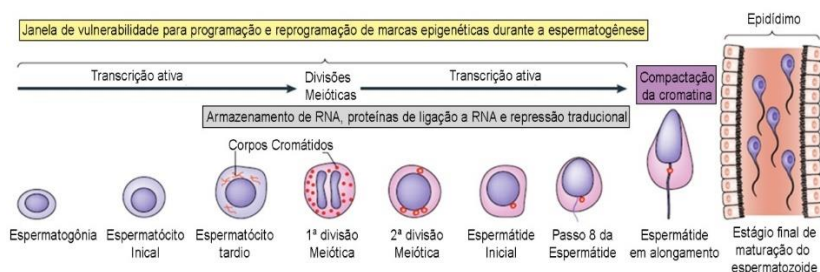


Figura 16. Janelas de vulnerabilidade à reprogramação ambiental na espermatogênese. A figura mostra os estágios da espermatogênese e maturação do espermatozoide, destacando os períodos em que exposições ambientais podem reprogramar as marcações epigenéticas. Modificado de Bale, 2014.

Os dados acumulados ao longo das décadas de estudos epigenéticos acabaram propiciando um campo fértil de teste de hipóteses e explicações a respeito de fenômenos transgeracionais que possuem padrões de herança não mendeliana. Diversos estudos começaram a se preocupar em questionar os efeitos de disruptores hormonais, efeitos da alimentação, hormônios artificiais que são lançados no ambiente (desde o efeito de pílulas contraceptivas até a ação de pesticidas) na tarefa de avaliar potenciais causas sutis, mas com potenciais efeitos transgeracionais na população humana e também na vida dos demais organismos na natureza. Por exemplo, temos pesquisas que demonstram claramente os efeitos danosos do BPA nas populações de peixes, diminuindo a fertilidade desses animais – o mesmo já se observa em populações humanas. Como vimos anteriormente, questões nutricionais também podem afetar os padrões de programação epigenética, levando as gerações futuras a desenvolverem uma série de problemas cardiovasculares, de diabetes, de câncer, problemas renais, entre outros. É provável que

uma série de doenças que se alastram dentro de nossa população seja em decorrência do pecado de nossos avós e pais, mesmo que não tenhamos sido expostos a esses fatores geradores. Da mesma forma, podemos nos questionar sobre o legado que deixaremos para nossos filhos, netos e bisnetos.

Assim, percebemos que as informações contidas em nosso genoma não estão isoladas do ambiente que nos cerca. Há uma intensa troca de informações, numa via de mão dupla. A epigenética justamente nos traz as ferramentas moleculares que fazem o papel de mediador entre o ambiente e a genótipo. Modificações nos padrões epigenéticos – as epimutações – são capazes de modificar os padrões de expressão dos genes, alterando o transcriptoma ao longo do desenvolvimento do organismo. Essas alterações, por sua vez, dão à luz a fenótipos não esperados, com respostas fisiológicas diferentes, o que, por conseguinte, alimentará o *pool* fenotípico de uma população com novas variantes fenotípicas, aumentando ou diminuindo a aptidão dos indivíduos. Essas variantes poderão ser alvo dos mecanismos evolutivos, como a seleção natural, modificando o rumo da evolução da espécie. Um admirável mundo novo de possibilidades se abriu frente aos nossos olhos entre o final do século XX e esse início de século XXI. Ainda temos muito a compreender. A cada dia novas peças nesse quebra-cabeça são acrescentadas, e isso torna a epigenética um campo por demais fascinante.

Referências

- BIRD, A. DNA methylation patterns and epigenetic memory. *Genes & development*, 1 jan. 2002. v. 16, n. 1, p. 6-21. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11782440>>. Acesso em: 22 maio 2013.
- BLEWITT, M. et al. The Use of Mouse Models to Study Epigenetics The Use of Mouse Models to Study Epigenetics. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 2014. p. 1-28.

- CAREY, N. *The Epigenetics Revolution : How Modern Biology Is Rewriting Our Understanding of Genetics, Disease, and Inheritance*. New York :Columbia University Press, 2012
- CARTHEW, R. W. Gene regulation by microRNAs. *Current Opinion in Genetics and Development*, 2006. v. 16, n. 2, p. 203-208.
- COSSETTI, C. et al. Soma-to-germline transmission of RNA in mice xenografted with human tumour cells: Possible transport by exosomes. *PLoS ONE*, 2014. v. 9, n. 7.
- DOLINOY, D. C. et al. Maternal genistein alters coat color and protects Avy mouse offspring from obesity by modifying the fetal epigenome. *Environmental Health Perspectives*, 2006. v. 114, n. 4, p. 567-572.
- DOZMOROV, M. G. et al. Systematic classification of non-coding RNAs by epigenomic similarity. *BMC bioinformatics*, 2013. v. 14 Suppl 1, n. Suppl 14, p. S2. Disponível em: <<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3851203&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>>.
- FARTHING, C. R. et al. Global mapping of DNA methylation in mouse promoters reveals epigenetic reprogramming of pluripotency genes. *PLoS Genetics*, 2008. v. 4, n. 6.
- FEINBERG, A. P.; VOGELSTEIN, B. Hypomethylation distinguishes genes of some human cancers from their normal counterparts. *Nature*, 1983. v. 301, n. 5895, p. 89-92. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/301089a0>>.
- FRANÇOIS FUKS, WENDY A. BURGERS, ALEXANDER BREHM, L. H.-D. & T. K. DNA methyltransferase Dnmt1 associates with histone deacetylase activity. 2000. v. 24, n. *Nature*, p. 1-4.
- HAN, H. et al. DNA methylation directly silences genes with non-CpG island promoters and establishes a nucleosome occupied promoter. *Human Molecular Genetics*, 2011. v. 20, n. 22, p. 4299-4310.
- HANADA, T. et al. CLP1 links tRNA metabolism to progressive motor-neuron loss. *Nature*, 2013. v. 495, n. 7442, p. 474-480.
- HARDY, T. M.; TOLLEFSBOL, T. O. Epigenetic diet: impact on the epigenome and cancer. *Epigenomics*, 2011. v. 3, n. 4, p. 503-518.

- HITCHINS, M. P. Constitutional epimutation as a mechanism for cancer causality and heritability? *Nature Reviews Cancer*, 2015. v. 15, n. 10, p. 625-634. Disponível em: <<http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nrc4001>>.
- JANOWSKI, B. A. et al. Activating gene expression in mammalian cells with promoter-targeted duplex RNAs. *Nature Chemical Biology*, 2007. v. 3, n. 3, p. 166-173. Disponível em: <<http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nchembio860>>.
- KAATI, G.; BYGREN, L. O.; EDVINSSON, S. Cardiovascular and diabetes mortality determined by nutrition during parents' and grandparents' slow growth period. *European Journal of Human Genetics*, 2002. v. 10, n. 11, p. 682-688. Disponível em: <<http://www.nature.com/doifinder/10.1038/sj.ejhg.5200859>>.
- KIM, D. H. et al. Argonaute-1 directs siRNA-mediated transcriptional gene silencing in human cells. *Nature Structural & Molecular Biology*, 2006. v. 13, n. 9, p. 793-797. Disponível em: <<http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nsmb1142>>.
- LAURENT, L. et al. Dynamic changes in the human methylome during differentiation. 2010. n. *Genome Res*, p. 320-331.
- LI, B.; CAREY, M.; WORKMAN, J. L. The Role of Chromatin during Transcription. *Cell*, 2007. v. 128, n. 4, p. 707-719.
- LO, P.-K.; SUKUMAR, S. Epigenomics and breast cancer. *Pharmacogenomics*, 2009. v. 9, n. 12, p. 1879-1902.
- LUMEY, L. H. et al. Cohort profile: The Dutch Hunger Winter families study. *International Journal of Epidemiology*, 2007. v. 36, n. 6, p. 1196-1204.
- LUMEY, L. H. et al. Lipid profiles in middle-aged men and women after famine exposure during gestation: The Dutch Hunger Winter Families Study. *American Journal of Clinical Nutrition*, 2009. v. 89, n. 6, p. 1737-1743.
- MATZKE, M. A. et al. Reversible methylation and inactivation of marker genes in sequentially transformed tobacco plants. *The EMBO journal*, 1989. v. 8, n. 3, p. 643-649. Disponível em: <<http://pmc/articles/PMC400855/?report=abstract>>.

- MORGAN, H. D. et al. Epigenetic inheritance at the agouti locus in the mouse. *Nature genetics*, 1999. v. 23, n. 3, p. 314-318.
- MULLER, H. J. The Production of Mutations by X-Rays. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1928. v. 14, n. 9, p. 714-726.
- NAN, X. et al. Transcriptional repression by the methyl-CpG-binding protein MeCP2 involves a histone deacetylase complex. *Nature*, 28 maio. 1998. v. 393, n. 6683, p. 386-389. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9620804>>.
- OKANO, M. et al. DNA methyltransferases Dnmt3a and Dnmt3b are essential for de novo methylation and mammalian development. *Cell*, 29 out. 1999. v. 99, n. 3, p. 247-257. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10555141>>.
- ØROM, U. A.; SHIEKHATTAR, R. Long non-coding RNAs and enhancers. *Current opinion in genetics & development*, 2011. v. 21, p. 194-198.
- PARK, Y. J. et al. Genome-wide epigenetic modifications in cancer. *Progress in Drug Research*, 2011. v. 67, p. 25-49.
- prizes/medicine/laureates/1995/
- RAINA, M.; IBBA, M. TRNAs as regulators of biological processes. *NULL: Frontiers in Genetics*, 2014. v. 5, n. JUN, p. 1-14.
- RODGERS, A. B. et al. Transgenerational epigenetic programming via sperm microRNA recapitulates effects of paternal stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015. v. 112, n. 44, p. 13699-13704.
- SHARMA, S. et al. Nucleosomes containing methylated DNA stabilize DNA methyltransferases 3A/3B and ensure faithful epigenetic inheritance. *PLoS Genetics*, 2011. v. 7, n. 2.
- SPITALE, R. C.; TSAI, M. C.; CHANG, H. Y. RNA templating the epigenome: Long noncoding RNAs as molecular scaffolds. *Epigenetics*, 2011. v. 6, p. 539-543.
- SWEATT, J. D. Experience-Dependent Epigenetic Modifications in the Central Nervous System. *Biological Psychiatry*, 2009. v. 65, n. 3, p. 191-197. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsych.2008.09.002>>.
- The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1995. h http://nobelprize.org/nobel_

- TSANKOVA, N. et al. Epigenetic regulation in psychiatric disorders. *Nature reviews. Neuroscience*, 2007. v. 8, n. May, p. 355-367.
- WADDINGTON, C. H. The epigenotype. *Endeavour*, 1942. v. 1, p. 18-20.
- WEBER, M. et al. Chromosome-wide and promoter-specific analyses identify sites of differential DNA methylation in normal and transformed human cells. *Nature genetics*, 2005. v. 37, n. 8, p. 853-862.
- YAN, M. S.-C.; MATOUK, C. C.; MARSDEN, P. A. Epigenetics of the vascular endothelium. *Journal of Applied Physiology*, 2010. v. 109, n. 3, p. 916-926. Disponível em: <<http://jap.physiology.org/cgi/doi/10.1152/japphysiol.00131.2010>>.
- YODER, J. A.; WALSH, C. P.; BESTOR, T. H. Cytosine methylation and the ecology of intragenomic parasites. *Trends in Genetics*, 1997. v. 13, n. 8, p. 335-340.

EVO-DEVO E A EXPANSÃO DAS FRONTEIRAS DA BIOLOGIA EVOLUTIVA

Gilberto Cavalheiro Vieira

Apresentação

Evo-Devo é uma das designações dadas à disciplina conhecida como Biologia Evolutiva do Desenvolvimento, ou Evolução do Desenvolvimento. Relativamente nova no campo da Biologia Evolutiva, a Evo-Devo tem como objetivo o entendimento dos mecanismos responsáveis pelas mudanças evolutivas dos organismos, através de estudos comparativos entre sequências de genes e processos que regulam o desenvolvimento embrionário dos mais diversos organismos, de modo a compreender como novas formas, funções e comportamentos poderiam emergir. O termo “Biologia Evolutiva do Desenvolvimento” foi utilizado pela primeira vez no livro de Peter Calow, em 1983, chamado *Princípios Evolutivos*, em que descreveu a Evo-Devo como uma área relativamente nova e de grande complexidade, que unificava os campos da evolução e do desenvolvimento (embriologia). Contudo, as raízes da Evo-Devo são bem mais profundas, como iremos perceber a seguir. Ao longo do presente capítulo, iremos passear um pouco pela origem, desafios, questões abordadas, mecanismos e as consequências advindas desse novo campo da Biologia Evolutiva – sem qualquer pretensão de exaurir o tema, que por si só é complexo e encantador.

Os primeiros passos da embriologia na evolução

Quando Charles Darwin publicou *A origem das espécies*, em 1859, destacou a importância dos estudos de embriologia (desenvolvimento dos organismos) para o entendimento dos

mecanismos e processos evolutivos das espécies. A partir de então, diversos morfologistas/embriologistas passaram a abordar o desenvolvimento dos organismos sobre uma nova ótica – à luz da evolução. A teoria da recapitulação de Ernst Haeckel (1866) desempenhou forte influência sobre a área: o autor propunha que a ontogenia (desenvolvimento) recapitula a filogenia (evolução) dos organismos. O interessante desse contexto histórico é que o primeiro estudo publicado testando a teoria evolutiva de Darwin, utilizando embriões e larvas, foi o de Fritz Müller (1864). Através da observação da ontogenia de crustáceos, Müller demonstrou que a ontogenia poderia ser utilizada para entender os padrões da história evolutiva das espécies (filogenia); ou seja, mecanismos evolutivos podem ser encontrados na ontogenia (desenvolvimento).



Figura 1. Johann Friedrich Theodor Müller (1821-1897) – formado em Filosofia na Universidade de Berlim, Alemanha. Em 1852 deixou a Alemanha e firmou residência em Blumenau, Santa Catarina. Lá desenvolveu um intenso trabalho com observações de diversos organismos, com destaque aos crustáceos. Fritz Müller foi o primeiro a testar experimentalmente as ideias de Darwin, realizando estudos comparativos de embriologia, ontogenia, ecologia, fisiologia e morfologia. Era chamado carinhosamente por Darwin de “Príncipe dos Observadores”. O capítulo 12 deste livro é dedicado ao autor.

As estratégias de vida dos crustáceos observados por Müller eram tão variadas que o autor percebeu que poderia usar os detalhes e as variedades dos estágios da vida desses organismos para estabelecer as relações evolutivas entre as diversas espécies.

Entretanto, Haeckel tomou o caminho completamente oposto ao de Müller em sua abordagem, teorizando que a filogenia (evolução) explicaria a ontogenia (desenvolvimento), como descrita nas bases de sua Lei Biogenética. Por sinal, para desgosto de Darwin, Haeckel considerava a evolução das espécies por seleção natural apenas um fragmento de sua teoria universal do desenvolvimento das espécies.

Dessa maneira, a embriologia providenciou uma forma de estudar e entender a evolução das espécies. Ao final de 1860 até a metade de 1880, a embriologia evolutiva foi o campo que mais atraiu pesquisadores, destacando-se grandes zoólogos, como William Bateson, pesquisador inglês que cunhou o termo “genética”, mas que começou sua carreira no campo da embriologia evolutiva. Seu entusiasmo com a área era tal que chegou a comentar que a embriologia seria a quintessência da morfologia, sendo que todo zoólogo deveria ser um embriologista, e o tema central de toda e qualquer conversa profissional deveria ser a evolução (Bateson 1922). Porém, alguma coisa fez com que esse encanto se desfizesse. A tal ponto que, mesmo nos dias de hoje, a embriologia seja ensinada nas escolas (e no ensino superior) como uma área praticamente restrita ao campo descritivo-morfológico, como que desconectada com as bases evolutivas da Biologia. Mas em que momento essa fogosa paixão se apagou?



Figura 2. Theodosius Dobzhansky (1900-1975) geneticista e evolucionista russo (nasceu na Ucrânia, que fazia parte do Império Russo na época), sendo um dos responsáveis pela unificação da Biologia Evolutiva na Síntese Moderna da Evolução. Aos 27 anos migrou para os Estados Unidos a convite da Fundação Rockefeller, onde trabalhou ao lado de Thomas Hunt Morgan (pioneiro no uso de drosófilas em experimentos genéticos). Em sua obra, *Genética e a Origem das Espécies*, definiu evolução como um processo de mudanças nas frequências alélicas dentro do conjunto de uma população ao longo das gerações.

Até 1880, diversos trabalhos procurando abordar a reconstrução das relações evolutiva das espécies utilizando as sequências do desenvolvimento embrionário comparado com diversos organismos se mostraram infrutíferos; além disso, diferentes problemáticas com abordagens vitalistas e obscuras para a explicação de como se dava o desenvolvimento dos organismos e, principalmente, a redescoberta da genética mendeliana, em 1900, acabaram colocando toda a embriologia evolutiva de lado, posição que demorou mais de um século para ser mudada. A genética mendeliana, apresentando a segregação dos fatores hereditários (genes), suportada por estudos com moscas-da-fruta (*Drosophila*), estabeleceram as fundações onde a ciência genética seria erguida poderosamente.

A publicação do livro seminal *Genética e a Origem das Espécies*, de Theodosius Dobzhansky (1937), sentenciou ao ostracismo a embriologia evolutiva, estabelecendo as bases do entendimento da evolução das espécies através da genética de populações, fundamentada em modelos matemáticos desenvolvidos na década de 1920. A partir da metade do século XX

temos um cenário evolutivo baseado na fusão das leis mendelianas e a genética de populações, em conjunto com a paleontologia, que trazia os registros historiográficos da evolução das espécies.

O reencontro entre a filogenia (evo) e a ontogenia (devo)

Em 1922, William Bateson – o mesmo biólogo entusiasmado com a embriologia apresentado anteriormente – lança um ensaio intitulado “Evolutionary Faith and Modern Doubts”, onde sentenciou à morte a embriologia no campo evolutivo, exaltando a genética ao afirmar que os geneticistas seriam os sucessores dos morfologistas/embriologista no século XX. Nesse princípio de século, os experimentos com *Drosophila*, organismo-modelo para genética, acabaram eliminando o desenvolvimento embriológico e o ambiente de papéis significativos dentro da discussão da teoria evolutiva.

Diversos pesquisadores tentaram ao longo das primeiras sete décadas do século XX estabelecer a ligação entre a embriologia e a evolução, como foi o caso do geneticista Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958). Goldschmidt se destacou por seus trabalhos visando ao entendimento de processos como a determinação do sexo, metamorfose (questionando como um mesmo genótipo pode dar origem a uma lagarta e a uma mariposa) e o surgimento de fenocópias (como um mesmo genótipo pode dar origem a formas alternativas em resposta às mudanças ambientais), sendo pioneiro no entendimento dos eventos de heterocronia (mudança do tempo na ocorrência de certos eventos do desenvolvimento embrionário, que podem levar a mudanças de tamanho e de forma final do organismo) (Goldschmidt 1918). Assim como Conrad Waddington (1940), Goldschmidt também se debruçou em pesquisas com o intuito de compreender fenômenos como a norma de reação (descreve o padrão de expressão fenotípica a partir de um dado genótipo em resposta às variações ambientais) e assimilação genética (processo

pelo qual um fenótipo originalmente produzido em resposta a uma condição ambiental, como a exposição a um teratógeno, torna-se posteriormente geneticamente codificado por seleção artificial ou seleção natural).

Vale destacar a criação do termo “Monstro Esperançoso”, por Goldschmidt, apresentado em seu livro *The Material Basis of Evolution* (1940). Em seu livro, Goldschmidt defende a ideia de que as mudanças evolutivas não são sempre graduais e contínuas, mas eventualmente grandes mudanças macroevolutivas podem ser geradas via “reações sistêmicas” e macromutações. Ou seja, Goldschmidt argumentava que as grandes mudanças evolutivas eram consequências de macromutações e tal hipótese foi conhecida como “Hipótese do Monstro Esperançoso”. O pressuposto da Síntese Moderna de evolução por acumulação lenta e gradual de pequenas mutações era um fator importante, porém, só poderia dar conta de explicar as variações dentro das espécies (microevolução), não sendo robusta o suficiente para explicar a evolução de novidades morfológicas de novas espécies. Assim, o autor defendia a ideia de que as diferenças genéticas profundas entre as espécies seriam necessárias (macromutações) como recurso para grandes mudanças genéticas (macroevolução) que, por conseguinte, em alguma ocasião poderia originar os “monstros esperançosos”, sendo que essas mudanças poderiam ocorrer nos programas genéticos de desenvolvimento dos organismos.

Não é difícil imaginar que hipóteses como as de Goldschmidt não encontrariam eco diante do cenário em que a Teoria Evolutiva se erguia (genética populacional, modelos matemáticos, seleção natural, modificações cumulativas por mutações ocorrendo de maneira lenta e gradual). Suas ideias não eram nada ortodoxas diante do paradigma dominante das décadas de 1940 e 1950.

A reunião entre a embriologia e evolução só se daria no final da década de 1970 e início da década de 1980, mais precisamente – se é que podemos estabelecer um marco histórico –

com a publicação do livro *Ontogeny and Phylogeny*, de Stephen J. Gould (1977). Nessa incrível obra de mais de 500 páginas, intensa, densa e rica em detalhes, Gould nos leva de volta ao passado, até 450 a.C., relatando como se deu, ao longo de mais de dois milênios, a relação entre embriologia e evolução. Um trabalho de fato hercúleo, que nos apresenta que desde muitos séculos viemos buscando estabelecer as relações envolvidas entre desenvolvimento e evolução. Gould revisa o conceito elaborado por Haeckel, em 1860, e por Gavin de Beer, em 1930, conhecido como “heterocronia” – mudanças nos padrões temporais dos processos de desenvolvimento entre um descendente e seus ancestrais.

Inspirado nos trabalhos de Goldschmidt (1918), em suas discussões sobre como genes podem afetar os padrões fisiológicos em insetos a partir de resposta às mudanças no ambiente, de Beer sugeriu que tais mudanças poderiam ter implicações na evolução das espécies. Temos um exemplo claro de como os estudos investigativos da embriologia comparada podem lançar luz às questões evolutivas. A heterocronia, como um mecanismo genuíno do desenvolvimento, opera durante determinado estágio ontogenético, podendo ser alvo da seleção natural e, assim, importante para as mudanças evolutivas.

Interessante notar que Julian Huxley, um dos responsáveis pela Síntese Moderna, destacava a importância dos estudos no campo do desenvolvimento, mais precisamente em relação aos genes envolvidos na ontogenia dos organismos – “o estudo de genes durante o desenvolvimento é tão essencial para uma compreensão da evolução quanto o estudo da mutação e seleção” (Huxley 1942, p. 8) –, porém assim como os demais proponentes da Síntese, Huxley não advogou a favor de incorporar a embriologia ao corpo da teoria evolutiva.

Já Ernst Mayr utilizou de outra abordagem para retirar a importância da embriologia da evolução, argumentando que a biologia das causas “próximas” (no qual o desenvolvimento está inserido) e a biologia das causas “últimas” (evolução e interações

ecológicas) seriam dois campos distintos e que não teria sobreposição ou interação uma com a outra (Mayr 1982, 1997). De fato, a Evo-Devo ganharia destaque somente quando a heterocronia foi se mostrando cada vez mais presente em diversos estudos comparativos de tecidos ao longo do desenvolvimento de espécies de diferentes classes e até mesmo filos, a partir da década de 1980 (MacDonald and Hall, 2001; Tills et al., 2011).

A “caixa de ferramentas” e a inesperada falta de diferenças

Foi em 1978, através do trabalho publicado por Lewis, *A gene complex controlling segmentation in Drosophila*, que a Evo-Devo teve seu maior impulso. Não foi uma forma de ressurgimento das cinzas do que previamente se sabia sobre os mecanismos evolutivos de desenvolvimento, mas uma descoberta desconcertante em um cenário baseado na ideia de diferenças genéticas sustentando a diversidade biológica ao longo da evolução: os genes **homeóticos**. Genes homeóticos, também conhecidos como “Hox”, são genes responsáveis pela produção de fatores de transcrição que apresentam uma sequência conservada de 180 pares de bases, conhecida como “homeobox”. Esses genes estão presentes em todos os animais, plantas e fungos, com alto grau de conservação. Nos animais, os genes homeóticos são responsáveis pela determinação dos eixos antero-posterior, dorso-ventral e na especificação de regiões (como número de segmentos) ao longo do corpo do organismo – cabeça em uma extremidade, cauda na outra, tórax antes do abdômen, asas presentes em um par específico de segmentos e assim por diante (Lewis 1978; Gehring 1985, 1998; Averof 1997; Grenier et al. 1997; Carroll 2008).

Ironicamente (ou não), o mesmo organismo modelo que lançou os estudos da evolução do desenvolvimento ao limbo na teoria evolutiva foi o ser vivo que a resgatou: a *Drosophila*.

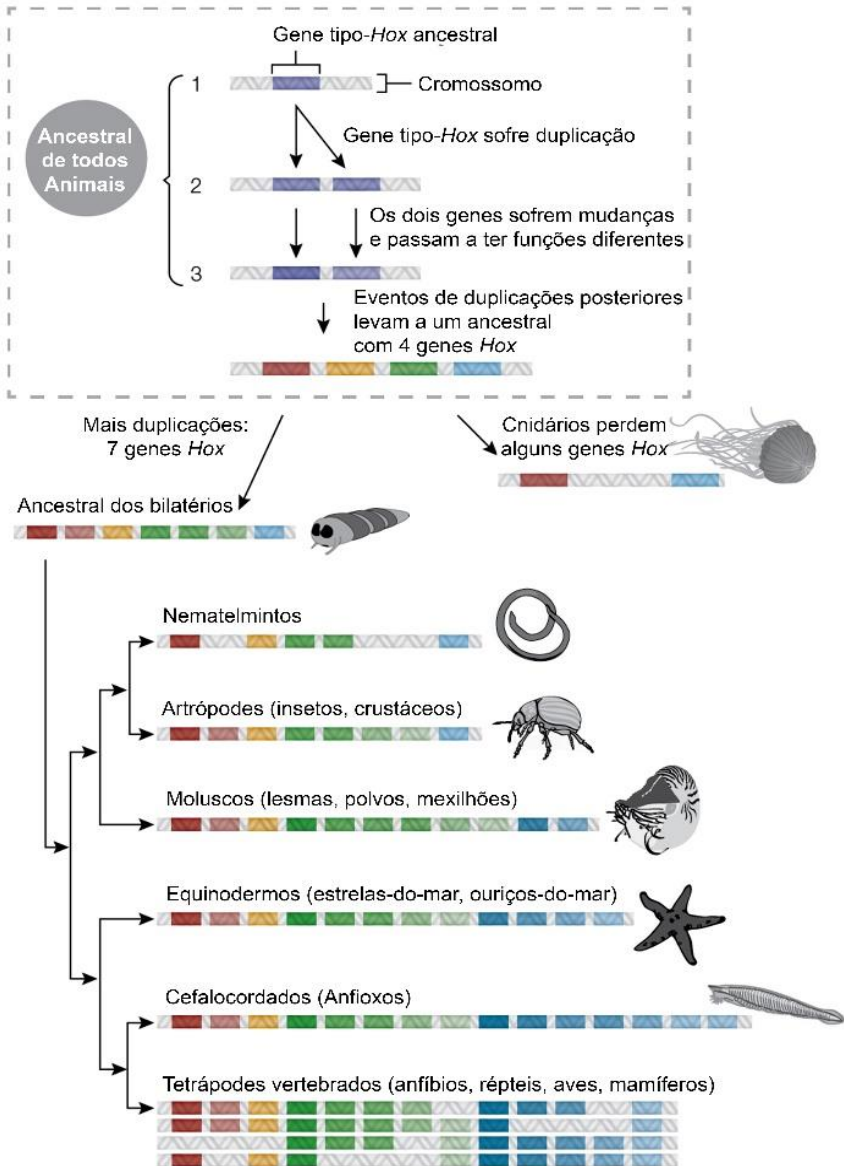


Figura 3. Os genes *Hox* são mais similares entre espécies próximas evolutivamente. Através da comparação das sequências dos genes *Hox*, os cientistas podem determinar a história evolutiva das espécies, verificando quando ocorreram os eventos de duplicação e em quais ramos ocorreram eventos de perda de um ou outro gene *Hox* (adaptado de <http://learn.genetics.utah.edu>).

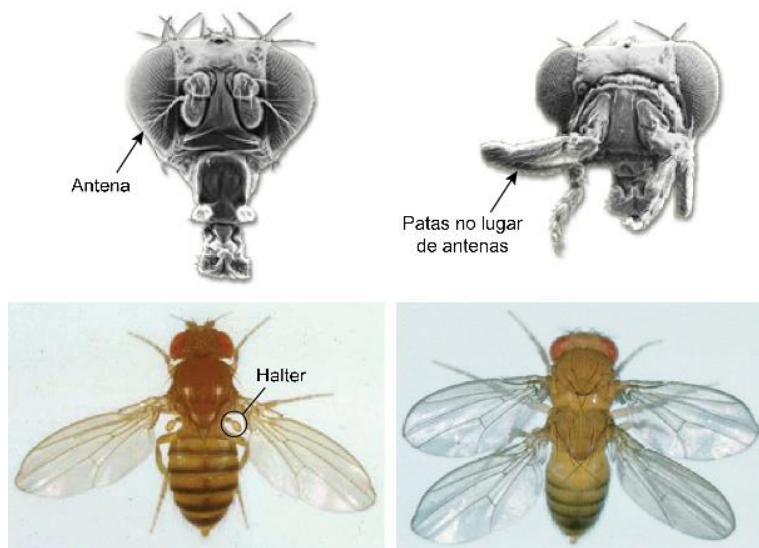


Figura 3. Alguns fenótipos oriundos de mutações em genes Hox. Acima, o fenótipo resultante de mutação no gene *antennapedia*, onde a drosófila acaba apresentando patas no lugar que deveriam ser as antenas. Abaixo, o fenótipo correspondente à mutação no gene *ultrabitorax*, fazendo com que o indivíduo se desenvolva com dois tórax. Fotografia: F. R. Turner, Indiana University.

Quanto mais os estudos avançavam na descoberta de mais genes homeóticos e sua profunda conservação entre os mais diversos organismos (mesmo aqueles muito distantes filogeneticamente), mais surpresos os pesquisadores na área da Biologia Evolutiva ficavam: **quando nós mais esperávamos encontrar variação, encontramos conservação, uma falta de mudança** (Gerhart e Kirschner, 1997). A descoberta dos “genes-mestres”, também conhecidos como “genes do desenvolvimento” ou “genes regulatórios”, abriu campo para novas formas de observar os mecanismos pelo qual novas formas poderiam emergir através da modulação desses genes. Um dos genes mais bem estudados de genes-mestres são os conhecidos como *paired-box*, mais especificamente o *Pax-6* (em vertebrados) ou *eyeless* (em *Drosophila*). O gene *Pax-6* está presente em todos os organismos do reino animal e sua função está ligada na “anteriorização” do corpo do embrião e formação das estruturas e órgãos sensoriais

dos animais. Esse gene é reconhecido, principalmente, pelo controle do desenvolvimento dos olhos.

O mais interessante é que os genes homeóticos possuem equivalência funcional entre genes ortólogos distantes (genes que divergiram por especiação); ou seja, genes provenientes de organismos cujo ancestral comum viveu há mais de 500 milhões de anos atrás podem ter funções semelhantes.

Voltemos ao gene homeóticos *Pax-6*, que é responsável pelo desenvolvimento dos olhos nos organismos: de fato, o gene *eyeless* (que o correspondente ao *Pax-6* em vertebrados) de moscas-da-fruta pode iniciar olhos em sapos e o *Pax-6* de sapos podem iniciar olhos em *Drosophila* (Dahl et al., 1997; Kammermeier et al., 2001; Suga et al., 2010). Isso é uma conservação genética surpreendente e que jamais foi cogitada, até então, que pudesse ocorrer em animais cuja morfologia varia tão enormemente. É claro que nesse caso as moscas não terão olhos de sapos e nem sapos terão olhos de moscas, pois os genes homeóticos apenas endereçam as regiões e planos corporais, a estrutura final será dada pela ação de diversos outros genes.

Entre as décadas de 1980 e 1990, temos o campo da Biologia Evolutiva fervilhante com o advento de novas tecnologias de análise molecular, em conjunto com os estudos de mecanismos de desenvolvimento como a heterocronia, genes homeóticos, estudos no campo da ecologia com as interações entre ambiente e o ressurgimento da epigenética, levando a Evo-Devo a tomar forma como uma nova disciplina robusta dentro do campo de estudos evolutivos.



Figura 4. Diferentes fenótipos resultantes de mutações ocorridas no gene homeóticos *Pax-6*. Os fenótipos tipo selvagem (TS) estão representados acima e as mutações (MT) ocorridas nos ortólogos de *Pax-6* em humanos, camundongos, peixe-zebra e *Drosophila*, abaixo. As descrições dos fenótipos mutantes (FT) estão listadas abaixo das imagens de cada uma das espécies. Interessante notar a correspondência fenotípica entre os mutantes de espécies tão distantes filogeneticamente. Adaptado de Washington et al., 2009.

Os estudos de Evo-Devo passaram a abordar questões como:

- A origem e evolução do desenvolvimento embrionário;
- O papel exercido pelas modificações nos processos de desenvolvimento e suas consequências na produção de novas características (fenótipos);
- Como a plasticidade adaptativa do desenvolvimento facilita a origem e manutenção de ciclos de vida complexos, com embriões, larvas e adultos (de certa forma, um resgate dos trabalhos de Waddington e Goldschmidt);
- De que maneira a interação dos organismos com o ambiente pode fomentar mudanças evolutivas;
- Integração entre os mecanismos genéticos e epigenéticos;
- Manutenção das novidades e variações fenotípicas em resposta às mudanças ambientais e nos programas de desenvolvimento embrionário.

Expandindo as fronteiras da Biologia Evolutiva

Assim como o que ocorreu com a Epigenética, os avanços tecnológicos na área da Biologia Molecular promoveram o que podemos denominar como uma revolução da Evo-Devo. Em questão de duas décadas, diversos trabalhos detalharam os mecanismos moleculares que operam à nível celular e tecidual ao longo do desenvolvimento dos organismos. É como que se a caixa-preta, antes inacessível, que ligava o genótipo e fenótipo fosse aberta. O mais interessante dentro desse novo cenário é que, como já dito anteriormente, acabou-se revelando que os genes envolvidos no desenvolvimento dos organismos se apresentam com alto grau de conservação, dentre os mais diversos filós e até mesmo entre reinos. Dessa forma, os olhares passaram a vasculhar os sistemas de regulação desses genes, as mudanças nos sistemas de regulação-cis dos genes seriam mais significantes que mudanças no número de genes ou função proteica (Carroll 2000).

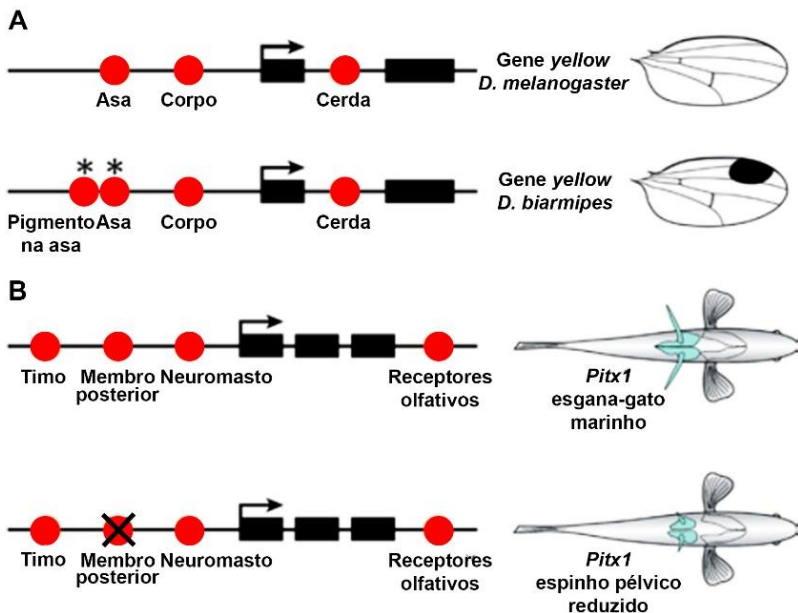


Figura 5. A relação de modularidade de regiões cis-regulatórias de genes pleiotrópicos permite que diferentes partes do corpo possam evoluir de maneira independente: a) a

expressão do gene de pigmentação *yellow* em *Drosophila* está sob o controle de diversas regiões cis-regulatórias (círculos vermelhos). As diferenças existentes no aparecimento de pigmentação nas asas de *D. biarmipes* (espécie irmã de *D. melanogaster*) resultam do aparecimento de uma nova região cis-regulatória na linhagem de *D. biarmipes*; b) da mesma maneira, a expressão do gene *Pitx1* em vertebrados é controlado a partir de múltiplas regiões cis-regulatórias (círculos vermelhos). Na região pélvica de peixes esgana-gato (*Gasterosteus aculeatus*) há espinhos pélvicos. Em algumas linhagens de água-doce, esses espinhos são reduzidos em decorrência de uma perda seletiva de atividade do elemento regulador do membro posterior. Adaptado de Carroll, 2005.

Ao longo das últimas três décadas, a Biologia Evolutiva vem ampliando seu arcabouço, integrando novos campos, antes deixados de lado pela Síntese Moderna na década de 1930. Biologia do desenvolvimento e paleontologia, além de áreas que surgiram depois, como a Biologia Molecular e Genética Molecular, passaram a integrar e transformar o cenário de estudos evolutivos, revelando questões nunca antes imaginadas. As concepções de como os processos evolutivos ocorrem acabaram se transformando, pois as mudanças evolutivas não se dão diretamente da transformação de um adulto ancestral para um descendente adulto, mas sim quando os processos de desenvolvimento produzem novas características a cada geração ao longo da evolução de uma dada linhagem. Darwin (1859) já havia descrito que o desenvolvimento é responsável por introduzir variações ao nível do indivíduo. Se por um lado, o desenvolvimento pode ser descrito como um processo geneticamente programado e cíclico, a evolução é não programada e contingente. A Evo-Devo, dessa forma, delega uma base teórica para explicar a origem de novidades fenotípicas (Pigliucci e Müller, 2010) como as penas das aves, a origem das flores, o desenvolvimento de asas em insetos, a origem das carapaças em tartarugas, entre outros exemplos (Prum e Brush 2002; Xu et al., 2011; Leiarert et al., 2011; Carrol et al., 1995; Gilbert et al., 2001).

No campo da Biologia Evolutiva, passamos a entender como pequenas mudanças no genótipo levam ao surgimento de novos fenótipos durante a evolução, levando à compreensão de como a microevolução pode contribuir com a macroevolução, com

o surgimento de novas classes e ordens de organismos. Os pesquisadores, então, passam a questionar dentro da Evo-Devo como os processos de desenvolvimento podem impor um viés e restrições no direcionamento da evolução e no surgimento de novas variantes fenotípicas. Assim, qualquer limitação imposta pelos programas de desenvolvimento sobre os fenótipos irá afetar os tipos morfológicos possíveis de surgirem e suas respostas à seleção natural. É justamente essa limitação nos programas de desenvolvimento dos organismos que, por exemplo, não faz possível o surgimento de asas nas costas de mamíferos ou rodas no lugar de patas.

O surgimento de novas variantes fenotípicas pode ocorrer de maneira rápida ou muito lentamente, dependendo de como se dá as modificações entre as interações em diversos níveis ao longo do desenvolvimento dos organismos. Os mecanismos de desenvolvimento evolutivo são multiníveis, podendo ser genético, celular, ontogenético, fisiológico, hormonal ou qualquer combinação entre esses. Como o desenvolvimento é cíclico e programado, percebe-se que há uma hierarquia, com novas propriedades e mecanismos emergindo ao longo do processo de desenvolvimento embrionário, sendo cada passo dependente do processo ou estágio anterior. Por exemplo, quando ocorrem sucessivas divisões celulares, temos uma crescente rede de interações célula-célula, formando o que podemos chamar de “ambiente interno”. Modificações das interações dentro desse ambiente interno podem desencadear alterações nas redes de interações genéticas, respondendo, assim, com o surgimento de variantes fenotípicas a cada estágio, fornecendo a ligação regulatória entre o genótipo e os módulos celulares (Davidson 2006; Wagner et al. 2007; Wilkins 2007).

As restrições impostas aos sistemas interativos ao longo do desenvolvimento estão ligadas às limitações mecanicistas definidas pelo próprio desenvolvimento, em decorrência da modularidade dentro da ontogenia. Em insetos, o crescimento das características

do corpo, como os chifres (Stern & Emlen 1999), está ligado ao tamanho do corpo, através de uma regulação comum mediada pelo hormônio juvenil, sugerindo mecanismos para a variação evolutiva. A variação na alocação de recursos de uma parte do corpo tem potencial de afetar a forma ou tamanho de outras partes do corpo, indicando interações que controlam o crescimento corporal do organismo que podem impor limitações no desenvolvimento (Figura 6). A escala de partes do corpo também pode ser modificada em resposta à seleção artificial, o que fornece uma ligação entre a microevolução e o desenvolvimento.

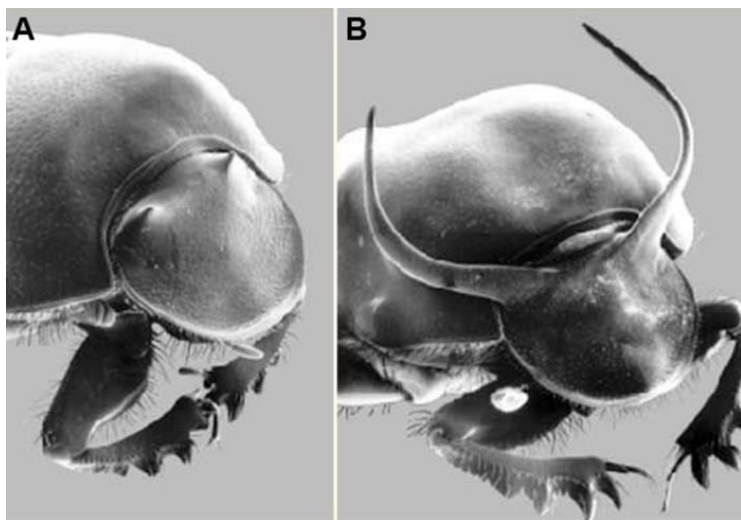


Figura 6. Polifenismo em besouros machos da espécie *Onthophagus taurus*.

Uma estruturação modular acaba por gerar restrições evolutivas porque algumas interações entre módulos podem ser difíceis de desacoplar. No entanto, de maneira paradoxal, a modularidade também pode permitir uma mudança evolutiva acentuada, porque muitas interações inter-modulares podem ser dissociadas no tempo (heterocronia) ou em outras formas que permitem padrões de desenvolvimento viáveis, embora alterados (Raff, 1996; Wagner, 1996). Novamente, o que podemos observar é

que os mecanismos genéticos que permitem tais dissociações modulares provavelmente se encontram em uma combinação de regiões promotoras dos genes (ao invés dos genes propriamente ditos), que permitem a modificação de expressão gênica de várias maneiras, e podendo ser prontamente cooptado a novas funções. Dessa maneira, podemos ter redes de interações modulares com caminhos de desenvolvimento diferentes que podem convergir para estruturas similares.

Para resumir, de forma geral, podemos dizer que a Evo-Devo está amparada sobre oito princípios básicos:

- **Pleiotropia:** a maior parte das proteínas envolvidas na regulação do desenvolvimento participam de múltiplos e independentes processos na formação e padronização de estruturas morfológicas bem distintas;
- **Complexidade da Ancestralidade Genética:** animais morfológicamente distintos (principalmente quando adultos) e que divergiram a partir de um ancestral comum há muitos milhões de anos atrás possuem um constituinte genético (*toolkit* – caixa de ferramentas) muito similar de genes responsáveis pela padronização do corpo;
- **Equivalência funcional de ortólogos e parálogos distantes filogeneticamente:** genes provenientes de organismos cujo ancestral comum viveu há mais de 500 milhões de anos atrás podem ter funções semelhantes e estar envolvidos em rotas similares ou distintas no desenvolvimento;
- **Homologia profunda:** geralmente homoplasias (diferentes ambientes ou pressões seletivas que possibilitam o aparecimento ou o reaparecimento de características semelhantes em organismos que não compartilham um ancestral comum mais recente) são descartadas imediatamente em cladogramas, pois podem provocar problemas nas relações evolutivas entre grupos distantes filogeneticamente. Entretanto, tal ortodoxia é desafiada pela Evo-Devo. Por exemplo, para o desenvolvimento do coração de um humano, assim como para o desenvolvimento das bombas do sistema circulatório de um artrópode, o mesmo gene-mestre é requisitado: o *Tinman* (“homem de lata”, em referência ao personagem do Mágico de Oz que procura por um coração). Poderíamos assumir que o coração de invertebrados e vertebrados surgiram por convergência, sendo assim uma característica homoplásica, porém, com as evidências que temos agora,

sabemos que o mesmo gene é necessário para a formação desse órgão em grupos tão distintos e distantes filogeneticamente. A presença de coração nesses organismos passa a ser descrita como uma homologia profunda;

- **A queda do principal fator conhecido como “motor evolutivo”:** diferentemente do que se pensava até então, as duplicações gênicas passam a não ser mais consideradas o principal mecanismo fomentador de novidades evolutivas. Ao invés disso, temos que as modificações nas sequências cis e trans regulatórias dos genes envolvidos no desenvolvimento é que passam a ser os motores evolutivos, fomentando o aparecimento de novos padrões morfológicos;
- **Os mecanismos centrais da Biologia do Desenvolvimento: heterotopia, heterocronia, heterometria e heterotipia:** a **heterotopia** é a mudança na localização da expressão dos fatores de transcrição e proteínas de sinalização parácrinas, ou seja, uma modificação espacial da expressão gênica. A **heterocronia**, já descrita anteriormente, é a mudança no *timing* dos processos de desenvolvimento. Na heterocronia, um módulo pode ter seu tempo de expressão ou de crescimento alterado em relação a outros módulos do embrião em desenvolvimento, sendo amplamente observada nos vertebrados, por exemplo, no desenvolvimento das estruturas ósseas do organismo. A **heterometria** é a modificação da quantidade de um determinado produto gênico ou de uma estrutura. Por fim, a **heterotipia** está relacionada com a modificação de regiões codificantes de um determinado gene, fazendo com que ocorra a mudança de suas propriedades funcionais da proteína sintetizada. Cabe notar que diferentemente da heterotipia, heterocronia e heterometria em que as mutações nas regiões regulatórias dos genes é que fomentam as alterações, na heterotopia as mutações ocorrem no próprio gene;
- **Modularidade das regiões cis-regulatórias:** como descrito anteriormente, com a emergência da Evo-Devo, os olhares dos biólogos evolutivos voltam-se muito mais às modificações nas regiões regulatórias dos genes do que propriamente às mutações das regiões codificantes. A modulação da expressão de um dado gene é capaz de, associado com as redes de interações do programa de desenvolvimento, sustentar a emergência de variantes fenotípicas;
- **Fatores de transcrição:** mutações em genes responsáveis pela codificação de fatores de transcrição podem fomentar modificações nas interações das sequências-alvos que tais fatores atuavam anteriormente. Por consequência, podemos ter a modificação espaço-

temporal e na quantidade de determinados genes, alterando o programa de desenvolvimento.

Em um cenário de entendimento mais amplo no contexto evolutivo, vemos que os genes não fazem estruturas, mas sim, os processos de desenvolvimento é que são responsáveis pela estruturação do organismo – através de forças físicas como estímulos mecânicos, temperatura do ambiente, interação com produtos químicos produzidos por outras espécies, entre outros. Dois pontos aparecem intimamente relacionados nesse contexto: a **citodiferenciação** (nível celular) e a **morfogênese** (organização 3D dos diferentes tipos celulares) – nível supracelular, interações célula-célula e célula-ambiente. Ambos os fenômenos (citodiferenciação e morfogênese) são passíveis das ações de modulação dos mecanismos de Evo-Devo, promovendo o surgimento de novos padrões fenotípicos.

A plasticidade fenotípica

A plasticidade fenotípica nada mais é do que a capacidade de um organismo modificar seu fenótipo em resposta às mudanças do ambiente, devido à interação no desenvolvimento biológico (West-Eberhard, 2003). Vale lembrar que quando nos referimos às mudanças ambientais, fazemos referência aos estímulos interno e externos ao longo do desenvolvimento. Diferentemente dos demais mecanismos da Evo-Devo, a plasticidade do desenvolvimento possui uma abordagem de contexto populacional, enquanto os demais estão inseridos em um cenário do organismo individual.

Por diversas décadas, a plasticidade fenotípica foi estudada, sendo abordada como consequência de modificações ao longo do desenvolvimento e não como causa e matriz de emergência de novos fenótipos (Levins 1968; Via e Lande 1985; Schlichting 1986; Stearns 1989; Pigliucci, 2001). A principal contribuição dos

estudos, levando-se em conta a plasticidade fenotípica no campo da evolução, está ligada à forma como a **acomodação genética e fenotípica** proporcionam a oportunidade de fixação de novidades oriundas da mudança de programas do desenvolvimento.

Por **acomodação fenotípica** entende-se como ajustes funcionais de partes de um organismo ao longo do desenvolvimento embrionário que não envolvem mutações genéticas. As acomodações fenotípicas podem promover o que chamamos de **acomodação genética** se esses novos fenótipos forem estabilizados e ajustados ao longo das gerações por seleção de variações genéticas existentes, por variações genéticas que eram crípticas ou por mutações recentes que fixem o novo programa de desenvolvimento (West-Eberhard 2003; Lande 2009; Baldwin 1902; Schmalhausen, 1949). A acomodação genética, dessa maneira, pode proporcionar um mecanismo de rápida adaptação em resposta às mudanças ambientais, no qual o ambiente induz e seleciona fenótipos alternativos simultaneamente. Dentro desse campo, verifica-se que a plasticidade dentro das espécies pode gerar diferenças fenotípicas paralelas às exibidas por espécies estreitamente relacionadas e a divergência evolutiva entre linhagens descendentes também tem sido associada à plasticidade fenotípica ancestral.

Outro conceito central relacionado à plasticidade fenotípica é o da **modularidade**, um conceito em que o plano corporal (*Bauplan*) dos organismos está organizado em diversas unidades fenotípicas (módulos). Os módulos fenotípicos estão dispostos de maneira que não sejam completamente dependentes, nem totalmente independentes, dos demais módulos que compõem o corpo de um organismo. Dessa maneira, as partes de um organismo possuem propriedades de dissociabilidade e integração ao longo do desenvolvimento. Para West-Eberhard, o processo fundamental que define a organização modular é o desenvolvimento, sendo que uma unidade modular deve possuir três critérios:

- Ter uma função principal;
- Estar integrado em seus diversos caracteres por efeitos pleiotrópicos; e
- Ser semi-independente de outras unidades modulares.

A plasticidade fenotípica se faz presente e observável quando temos, por ação de fatores ambientais ou mutações, a modificação da regulação de genes pleiotrópicos que resultam na expressão de diferentes subunidades modulares (fenótipos alternativos). Quando efeitos ambientais ou mutações, de maneira cumulativa, extrapolam o limiar de determinação de um dado padrão (via de desenvolvimento) de uma subunidade fenotípica A, temos a mudança de “chave” dessa via, que resulta na coexpressão de uma subunidade fenotípica B. Um exemplo clássico desse mecanismo pode ser encontrado na modulação hormonal na formação dos bicos dos diferentes tentilhões de galápagos (Figura 7).

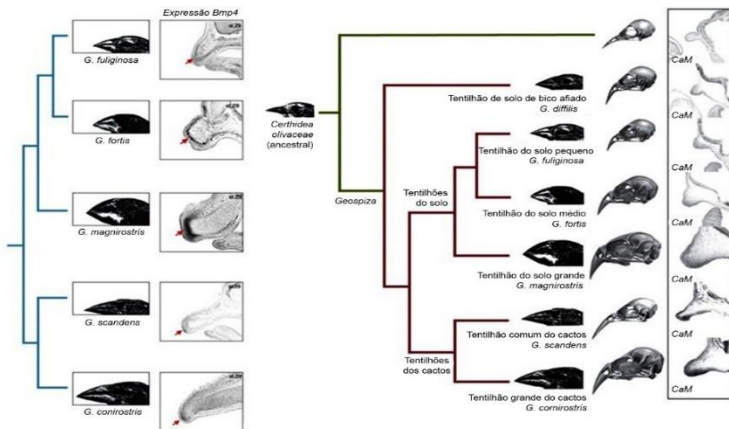


Figura 7. A expressão dos genes *Bmp4* e *Calmodulina* (*CaM*) podem lançar luz à respeito das variações encontradas nos Tentilhões de Darwin. A proteína BMP4 acaba por ser regulada por heterocronia, assim como por heterometria. Já a calmodulina é regulada por heterometria. Ao longo do desenvolvimento, as modulações desses dois genes promovem a manifestação de diferentes formas de bicos, ao passo que a seleção natural irá permitir que determinadas morfologias sobrevivam diferencialmente de acordo com as pressões seletivas envolvidas. Imagens modificadas de Abzhanov et al., 2006 e 2004.

Os módulos de desenvolvimento parecem ter emergido através da integração de processos genéticos que regularam eventos separados. Mais tarde, à medida que as ontogenias mais complexas evoluíram, módulos mais individualizados podem ter surgido através de elementos de unidades integradas maiores em entidades modulares separadas, cada um sendo alvo independente de seleção. Como a plasticidade fenotípica está intimamente ligada às vias de desenvolvimento (e às interações modulares), temos que diferentes genótipos podem convergir em suas vias de desenvolvimento em fenótipos similares em resposta às mudanças ambientais – uma **norma de reação**. É interessante analisar tal fato, pois organismos evolutivamente distantes podem convergir em estruturas ou planos corporais através da modulação de suas vias de desenvolvimento.

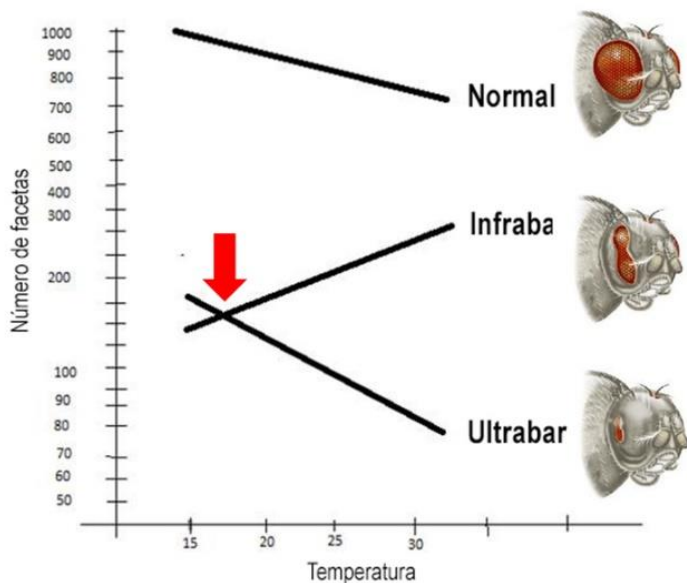


Figura 8. A norma de reação fica aparente quando diferentes genótipos, em resposta às variações ambientais, acabam por apresentar fenótipos semelhantes. Esse fenômeno pode ser observado quando as retas das moscas infrabar e ultrabar se cruzam numa determinada temperatura, o que significa que dois genótipos distintos podem resultar num mesmo fenótipo (número de facetas) dependendo do ambiente (temperatura).

Um exemplo clássico desse processo, onde genótipos diferentes originam fenótipos similares, pode ser observado através da exposição de diferentes mutantes de moscas-da-fruta (*Drosophila melanogaster*) a diferentes temperaturas. Os olhos desses organismos são compostos, sendo formados por diversas facetas. Existem dois tipos de mutantes que acabam por ter diferentes números de facetas em relação ao tipo-selvagem: ultrabar e infrabar. *Drosophila* ultrabar possui por volta de 200 facetas compondo os olhos, enquanto a infrabar possui ao redor de 100 facetas (o tipo-selvagem possui mais de 1000 facetas). Em resposta às mudanças de temperaturas, essas três linhagens acabam apresentando fenótipos diferentes. É nesse instante que surge um fenômeno interessante: nas moscas do tipo-selvagem, o número de facetas decresce quando a temperatura aumenta, o mesmo acontecendo para as moscas de genótipo ultrabar, que é ainda mais acentuado. Já as moscas infrabar respondem de maneira diferente, aumentando o número de facetas quando a temperatura aumenta. Nesse instante, há um momento, em uma determinada temperatura, em que o fenótipo das moscas infrabar e ultrabar acaba sendo o mesmo. **Temos dois genótipos distintos com um mesmo fenótipo.** Isso significa que uma variação do fenótipo ocorre em resposta às mudanças ambientais (plasticidade fenotípica), promovendo o aparecimento de fenocópias.

Outro exemplo muito interessante que compreende as questões de plasticidade fenotípica e acomodação genética é a evolução do dígito oposto (hálux – corresponde ao dedão das mãos ou pés nos humanos) nas aves, permitindo com que se segurem firmemente aos galhos ou na captura de presas.

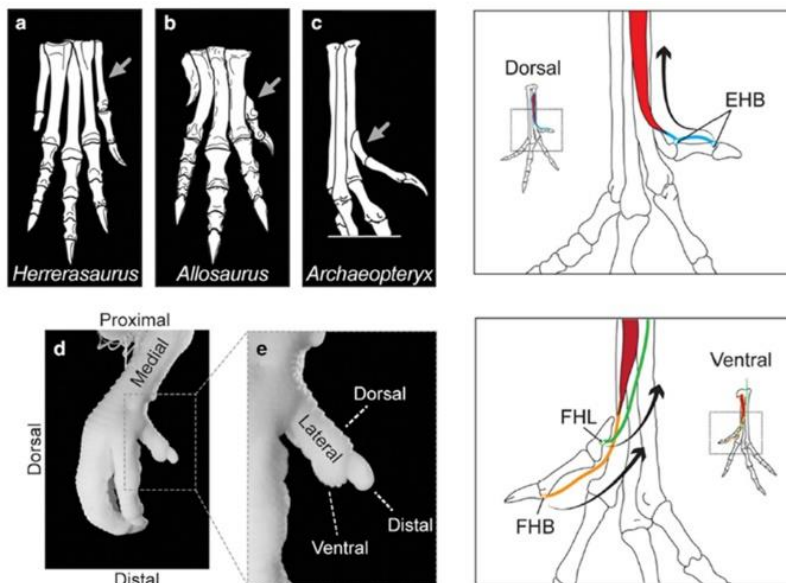


Figura 9. Principais transformações do *Mt1* na evolução do hallux oposto nas aves. Imagens de Botelho et al., 2015.

O hálux das aves evoluiu a partir do hálux não opositor dos primeiros dinossauros terópodes. Através da administração de fármacos que causa paralisia parcial nas atividades musculares em embriões de galinhas, Botelho e colaboradores (2015) verificaram que o hálux não retrovertia, apresentando uma fenocópia da morfologia das patas dos primeiros dinossauros tetanuranos (como os alossauros). O que se verifica é que as interações de diferentes módulos, como a musculatura embrionária, bem como o início de sua atividade, são necessárias para a torção do metatarso 1 e a retroversão do hálux. Além disso, a diferença no *timing* (heterocronia) na maturação e ossificação é crucial para que ocorra a torção do metatarso 1, logo, o atraso na maturação óssea acaba por fornecer uma maior plasticidade, facilitando a torção muscular. Tais experimentos demonstram que as interações ao nível dos sistemas de órgãos podem influenciar os rumos da

evolução dos organismos, através da mecânica do desenvolvimento e posterior seleção desse novo padrão ontogenético (Figura 9).

A Evo-Devo emerge como uma disciplina sistêmica, redefinindo as prioridades no campo da própria Biologia Evolutiva com um enfoque que abarca a complexidade e a integração entre os diversos níveis biológicos, desde os níveis físicos, onde o desenvolvimento pode ser visto em termos de sequências de DNA, ao nível celular e histológico, passando pelo nível sistêmico, com teorias que promovem a complementariedade do fenômeno ontogenético. Essa abordagem lança uma visão onde o desenvolvimento é tratado dentro de um contexto de intenso fluxo de informação entre os diversos níveis. De fato, o que observamos é que o fluxo de informação é o processo que torna viável a unificação desses diversos níveis (do molecular ao ambiental), proporcionando a chance de estabelecer equações e modelos para o fenômeno do desenvolvimento e de uma visão ampliada de hereditariedade.

Ao longo da história da Biologia Evolutiva, o desenvolvimento passou de “quintessência” ao ostracismo absoluto; passou de uma abordagem vitalista, proposta por Driesch (que defendia a ideia de que existiriam fatores não físicos direcionando a ontogenia), ao reducionismo radical de Roux (que sustentava a ideia de que o embrião nada mais seria uma máquina que seguia uma programação pré-estabelecida). Porém, através de Oskar Hertwig (1894), emergiu uma proposta capaz de contemplar essa relação multinível do desenvolvimento, a qual se denominou **organicismo absoluto**. Mais tarde, Paul Weiss (1926) e Ludwig von Bertalanffy (1932) formalizariam tal filosofia que embasa a ideia de que **as propriedades do conjunto não podem ser previstas apenas a partir das propriedades das partes de seus componentes**. Assim, temos que as propriedades das partes são estabelecidas pelo seu relacionamento com o todo (Drack et al., 2007).

A Biologia Evolutiva do Desenvolvimento, como nova disciplina, não trata de desmontar ou atomizar as partes de um sistema, mas propicia a integração em múltiplos níveis. Esse novo cenário que se abre exige que a Biologia (seus pesquisadores e filósofos) desenvolvam novas maneiras de pensar sobre o organicismo que temos hoje em dia, em contraponto aos programas reducionistas que perduraram por tantos anos. Talvez seja necessário pensarmos em uma mudança na filosofia das Ciências Biológicas, no sentido pleno do termo.

Referências

- ABZHANOV, A. et al. Bmp4 and Morphological Variation of Beaks in Darwin ' s Finches. *Science*, 2004. v. 305, September, p. 1462-1465.
- ABZHANOV, A. et al. The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. *Nature*, 2006. v. 442, p. 563-567.
- AVEROF, M. Arthropod evolution: same Hox genes, different body plans. *Current Biology*, 1997.
- BALDWIN, J.M. *Development and evolution*. New York, NY: MacMillan. 1902.
- BATESON, W. Evolutionary faith and modern doubts. *Nature*, 1922.
- CALOW, P. *Evolutionary Principles*. Springer US, 1983.
- CARROLL, S. B. Evolution at two levels: On genes and form. *PLoS Biology*, 2005. v. 3, n. 7, p. 1159-1166.
- CARROLL, S.; WEATHERBEE, S.; LANGE LAND, J. Homeotic genes and the regulation and evolution of insect wing number. *Nature*, 1995.
- CREWS, D.; GORE, A. C. Transgenerational Epigenetics. Current Controversies and Debates. *Transgenerational Epigenetics*, 2014. p. 371-390.
- DAHL, E.; KOSEKI, H.; BALLING, R. Pax genes and organogenesis. *Bioessays*, 1997.
- DARWIN, C. *On the Origen of Species by Means of Natural Selection*. 1969.

- DAVIDSON, E. *The regulatory genome: gene regulatory networks in development and evolution*. 2010.
- DE BEER, G.R. *Embryos and evolution*. Oxford: Clarendon; 1930.
- DESPLAN, C. Master control genes in development and evolution. *Science*, 1999.
- DOBZHANSKY, T. *Genetics and the origin of species*. [S.l.]: Columbia University Press, 1982.
- DRACK, M.; APFALTER, W. Is Paul A. Weiss' and Ludwig von Bertalanffy's System Thinking Still Valid Today? *Systems Research and Behavioral Science*, 2008. v. 8, n. 3, p. 27-42.
- GEHRING, W. The homeo box: a key to the understanding of development? *Cell*, 1985
- GERHART, J.; KIRSCHNER, M. *Cells, embryos, and evolution: Toward a cellular and developmental understanding of phenotypic variation and evolutionary adaptability*. Wiley, 1997.
- GILBERT, S.; LOREDO, G.; BRUKMAN, A. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evol Dev*, 3(2), p. 47-58, 2001.
- GOLDSCHMIDT, R. *The Material Basis of Evolution*. New Jersey: Pageant Books, 1960.
- GOLDSCHMIDT, R. A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution. *The American Naturalist*, 1918.
- GOULD, S. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, 1977.
- GRENIER, J. et al. Evolution of the entire arthropod Hox gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade. *Current Biology*, 1997.
- HAECKEL, E. *Generelle Morphologie der Organismen allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles*. 1866.
- HERTWIG, O. Zeit-und Streitfragen der Biologie I. Präformation oder Epigenese Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Gustav Fischer,

Jena. Translated as *The Biological Problem of Today: Preformation or Epigenesis?* (P. C. Mitchell, transl.). Macmillan, New York. 1894.

HUXLEY, J. *Evolution: The Modern Synthesis*. London George Allen & Unwin, 1942.

KAMMERMEIER, L. et al. Differential expression and function of the *Drosophila* Pax6 genes *eyeless* and *twin of eyeless* in embryonic central nervous system development. *Mech Dev*. 103(1-2), p. 71-8, 2001.

LANDE, R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 2009.

LELIAERT, F.; VERBRUGGEN, H.; ZECHMAN, F. Into the deep: new discoveries at the base of the green plant phylogeny. *Bioessays*, 2011.

LEVINS, R. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*, 1968.

LEWIS, E. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila*. *Nature*, 1978.

MACDONALD, M.; HALL, B. Altered timing of the extracellular-matrix-mediated epithelial-mesenchymal interaction that initiates mandibular skeletogenesis in three inbred strains of mice. *Journal of Experimental Zoology*, 2001.

MAIENSCHEIN, J. Stem cell research: a target article collection: Part II--what's in a name: embryos, clones, and stem cells. *The American journal of bioethics: AJOB*, v. 2, n. 1, p. 12-19, 2002.

MAYR, E. The establishment of evolutionary biology as a discrete biological discipline. *BioEssays*, 1997.

MAYR, E. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Belknap Press, 1982.

MÜLLER, F. *Facts and arguments for Darwin*. London: John Murray, Albemarle Street. 1869.

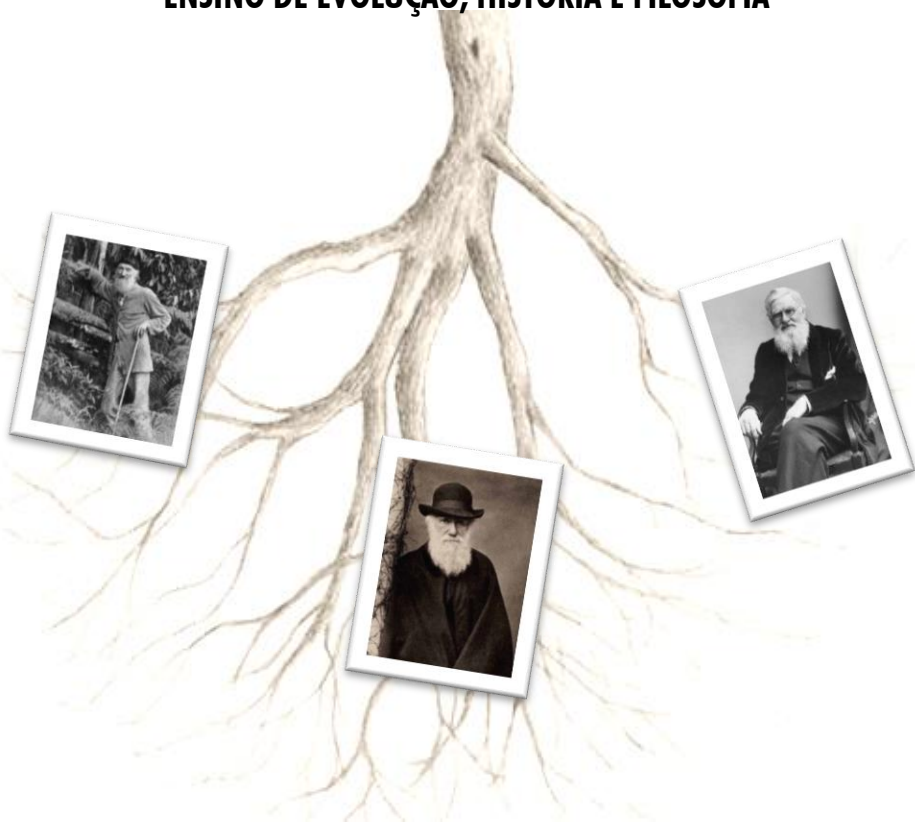
PIGLIUCCI, M; MÜLLER, G. *Evolution - the extended synthesis*. Cambridge, Massachusetts. Massachusetts Institute of Technology. 2010.

PIGLIUCCI, M. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. 2001.

- PIGLIUCCI, M.; MURREN, C. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental*, 2006.
- PRUM, R.; BRUSH, A. The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly review of biology*, 2002.
- RAFF, R. *The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form*. University of Chicago Press, 2012.
- SCHLICHTING, C. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 1986.
- STEARNS, S. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, 1989.
- SCHMALHAUSEN, I. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. 1949.
- STERN, D. L.; EMLÉN, D. J. The developmental basis for allometry in insects. *Development*, v. 126, n. 6, p. 1091-1101, 1999.
- SUGA, H.; TSCHOPP, P.; GRAZIUSSI, D. Flexibly deployed Pax genes in eye development at the early evolution of animals demonstrated by studies on a hydrozoan jellyfish. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2010.
- TILLS, O. et al. A genetic basis for intraspecific differences in developmental timing? *Evolution & Development*, 2011.
- VIA, S.; LANDE, R. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 1985.
- WADDINGTON, C. Organizers and Genes. *Price*, 1940.
- WAGNER, G. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *American Zoologist*, 1996.
- WAGNER, G.; PAVLICEV, M.; CHEVERUD, J. The road to modularity. *Nature Reviews Genetics*, 2007.

SEÇÃO 2

ENSINO DE EVOLUÇÃO, HISTÓRIA E FILOSOFIA



SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: ABORDANDO A EVOLUÇÃO EM SALA DE AULA

Voltaire Dutra Paes Neto

Ronaldo Antonio Paesi

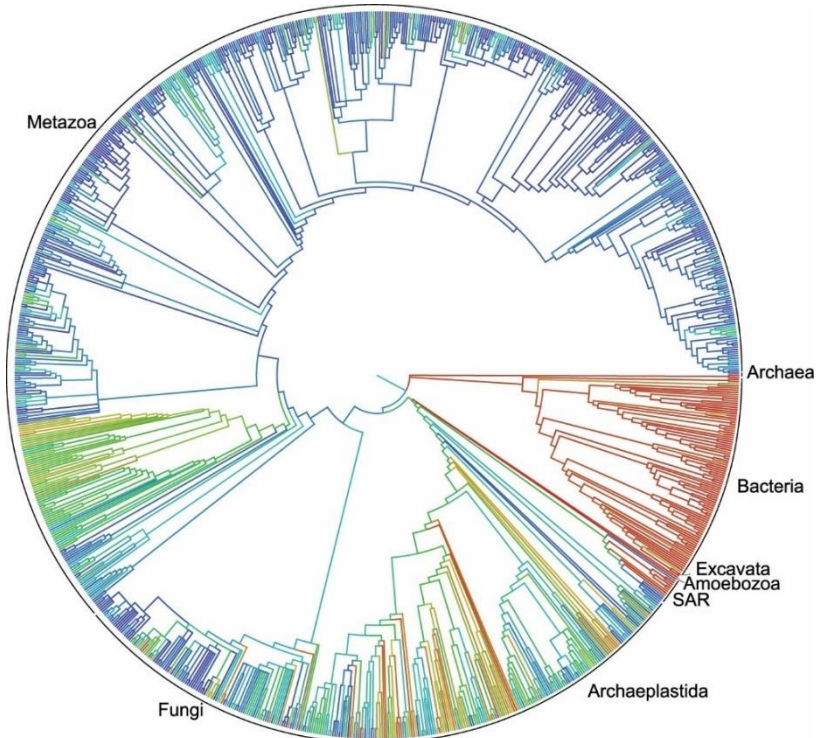


Figura 1. Relações filogenéticas dos seres vivos. Retirado de Hinchliff e colaboradores (2015).

Talvez uma das maiores contribuições do pensamento evolutivo de Alfred Wallace e Charles Darwin seja a ideia de que todos os seres vivos apresentam uma relação histórica de ancestralidade comum que pode graficamente ser representada na forma de uma árvore (Amorim, 2002) - veja a **Figura 1**. Dentro do paradigma atual da biologia evolutiva, a sistemática filogenética é o método mais eficiente para compreender as relações de parentesco

entre as espécies e é um recurso amplamente aceito no ensino desta ciência (Amorim, 2002; Amorim, 2008; Wheeler, 2012). Os **cladogramas** são as representações gráficas destas hipóteses de parentesco, e estão disseminados nos livros-texto de biologia para o Ensino Médio e Superior. Porém, como salienta Amorim (2008), tanto a divulgação científica quanto o ensino (incluindo o universitário) sobre a organização e natureza da biodiversidade ainda apresentam um marcado viés essencialista-gradista-teleológico – mesmo que muitas vezes escondido sobre um manto evolutivo. Neste capítulo, destacaremos alguns pontos que demonstram as concepções que, indiretamente, podem influenciar o modo como entendemos os processos evolutivos.

Usando filogenias, não o essencialismo

Aprendemos desde cedo que os seres vivos podem ser classificados de diferentes formas, como aqueles de coloração exuberantes ou mais discretos, aqueles carnívoros ou herbívoros, aqueles que são perigosos e os que não são, entre outros. Em geral, toda classificação tem um viés prático para a compreensão humana, e a objetividade do sistema utilizado pode ser simplesmente metodológica – pela facilidade em reconhecer os grupos, ou fundamentado em preceitos evolutivos, para reconhecer relações de parentesco. Em 1735, o naturalista sueco Carl Linnaeus propôs um método de classificação dos seres vivos em unidades ordenadas a partir de níveis hierárquicos, como o de espécie e o de gênero. As espécies seriam as menores unidades, e estariam sempre incluídas nas categorias mais abrangentes. O sistema lineano, que também incluía a nomenclatura binomial, é eficiente e prático, poupando os cientistas de descrições extensivas para se referir a uma espécie. Este sistema levava em conta apenas as similaridades e diferenças entre os seres vivos. Pensando apenas nisso, organismos pouco aparentados poderiam ser agrupados,

uma vez que similaridades e diferenças não são sempre explicadas por motivos de parentesco.

O método utilizado por este sistema para distinguir os grupos estava alinhado às ideias essencialistas e fixistas vigentes na época. Ou seja, para a maioria dos pensadores desta época as espécies teriam apenas essências partilhadas com outras (essencialismo) e seriam imutáveis (fixismo), sendo os indivíduos de cada espécie cópias imperfeitas de um tipo perfeito e atemporal (Amorim, 2002). O sistema lineano também refletia outra corrente de pensamento bastante antiga, o da Escala Natural dos Seres (*Scala Naturae*), onde os seres vivos poderiam ser ordenados quanto ao seu grau aparente de complexidade, ou maior grau de similaridade com os seres humanos. Foi neste contexto histórico que diversos nomes emblemáticos de grupos de seres vivos surgiram, como o das plantas inferiores e superiores, dos vermes, dos invertebrados, dos vertebrados, dos peixes, das aves, dos insetos, dos répteis e dos mamíferos.

Com o tempo, o sistema lineano se mostrou ineficiente, devido à “inflação” das categorias, ou seja, havia famílias com duas espécies e outras com mais de duzentas. A solução foi subdividir as categorias em unidades menores, por exemplo, sub-famílias ou supra-ordens. Mas foi com a consolidação das ideias evolutivas na comunidade científica que este sistema começou a se mostrar falho, pois os agrupamentos nem sempre refletiam a ancestralidade comum exclusiva entre seus membros (Amorim, 2002). Na realidade, como vimos anteriormente, o sistema lineano não foi projetado para conceber que as espécies mudam com o tempo, muito menos que podem dar origem a outras espécies. Ainda assim, o sistema lineano continuou a ser utilizado em diferentes contextos. Contudo, especialmente entre os paleontólogos, diagramas demonstrando a relação de parentesco dos grupos começaram a se tornar comuns durante os anos pós-Darwin (Figura 2).

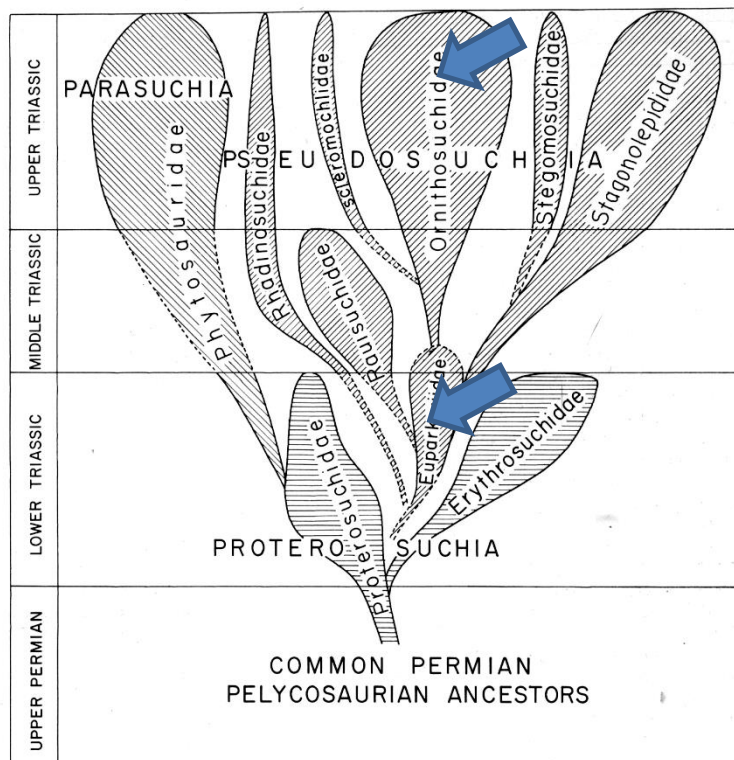


Figura 2. Exemplo de representação evolutiva dos grupos de répteis fósseis, segundo Reig (1970), um autor que podemos considerar gradista. As setas azuis destacam, por exemplo, que Euparkeriidae, uma família, dá origem a Ornithosuchidae, outra família.

Neste período, os especialistas é que decidiam quais características eram consideradas importantes para delimitar os grupos. Eram normalmente aquelas consideradas adaptativas e os grupos eram estabelecidos segundo os graus evolutivos para representar a aquisição das mesmas (Amorim, 2002; Wheller, 2012). Estes cientistas ficaram conhecidos como **gradistas**, e apesar das relações históricas de parentesco serem importantes nestas classificações, ainda existia certa arbitrariedade na construção dos agrupamentos. Muitos críticos afirmam que os gradistas, embora desprendidos do fixismos e supostamente do essencialismo, ainda apresentavam muitas vezes um entendimento

da evolução como progressista e teleológica. Isto fica claro, por exemplo, na ideia de que todos os mamíferos descendem de um ancestral pertencente a um estágio “réptil”, que por sua vez descende de um ancestral no estágio “anfíbio”, que por sua vez descende de um ancestral do estágio “peixe” e assim por diante. Hoje em dia, por outro lado, consideramos que mesmo se os aspectos gerais dos ancestrais destes grupos possuísem semelhanças com “répteis”, “anfíbios” e “peixes”, eles não pertencem a estes grupos contemporâneos.

A Sistemática Filogenética

A problemática da arbitrariedade na formação de grupos de seres vivos foi sanada por Willi Hennig, quando este entomólogo alemão propôs as bases do que entendemos hoje por Sistemática Filogenética. Neste sistema, bastante pragmático, a biodiversidade é organizada de modo que possa refletir o conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os organismos (Amorim, 2002). Para Hennig, sendo as características dos organismos herdáveis, elas poderiam ser diferenciadas quanto à sua condição, ou **estado de caráter**, em relação à mesma característica em outras espécies (Amorim, 2002). Os diferentes estados de caráter estão atrelados às mudanças com o tempo, existindo para uma mesma característica (**homóloga**), uma condição mais antiga (**plesiomorfia**) e modificações mais recentes desta (**apomorfias**) (Amorim, 2002).

Por exemplo, a presença de flores nas angiospermas é uma característica apomórfica, ou seja, é uma novidade evolutiva que foi adquirida mais recentemente se comparada com a ausência de flores nas outras plantas terrestres (Amorim, 2002; Donoghue, 2005). A ausência, neste caso, é uma condição **plesiomórfica**, que ocorre tanto nas clorófitas (“algas” verdes), como nas “briófitas”, “pteridófitas” e “gimnospermas” atuais, e também nos fósseis das primeiras plantas terrestres (Amorim, 2002; Donoghue, 2005).

Nas serpentes, por exemplo, a novidade evolutiva é justamente a ausência dos membros locomotores, portanto, uma apomorfia frente à condição no restante dos tetrápodes - grupo que inclui todos os lissanfíbios, mamíferos e répteis atuais.

Quando uma característica apomórfica é partilhada exclusivamente por um conjunto de espécies e sua origem remonta ao ancestral comum mais recente entre elas, consideramos que esta característica sustenta este conjunto de espécies como um grupo natural. Ou seja, são estas características que nos permitem rastrear quais grupos representam parentesco e não apenas similaridade. As flores e a falta de membros são características deste tipo para as angiospermas e as serpentes, respectivamente - e passamos a chamar tais características de **sinapomorfias**. Este tipo de característica contrasta com as **plesiomorfias**, que apenas foram herdadas sem modificação do ancestral - por exemplo, as nadadeiras dos peixes (em relação aos tetrápodes), a presença de concha externa nos moluscos (em relação aos cefalópodes), a ausência de asas em insetos (em relação aos neópteros), entre outros.

As sinapomorfias contrastam também das características que mesmo apomórficas surgiram independentemente (**homoplasias**). São exemplos de homoplasias as convergências de morfologias, como os troncos de muitas plantas terrestres, o sangue quente de aves e dos mamíferos e o sistema circulatório fechado de moluscos, anelídeos e vertebrados. Na **Figura 3**, está representado um cladograma dos tetrápodes, evidenciando algumas sinapomorfias dos grandes grupos.

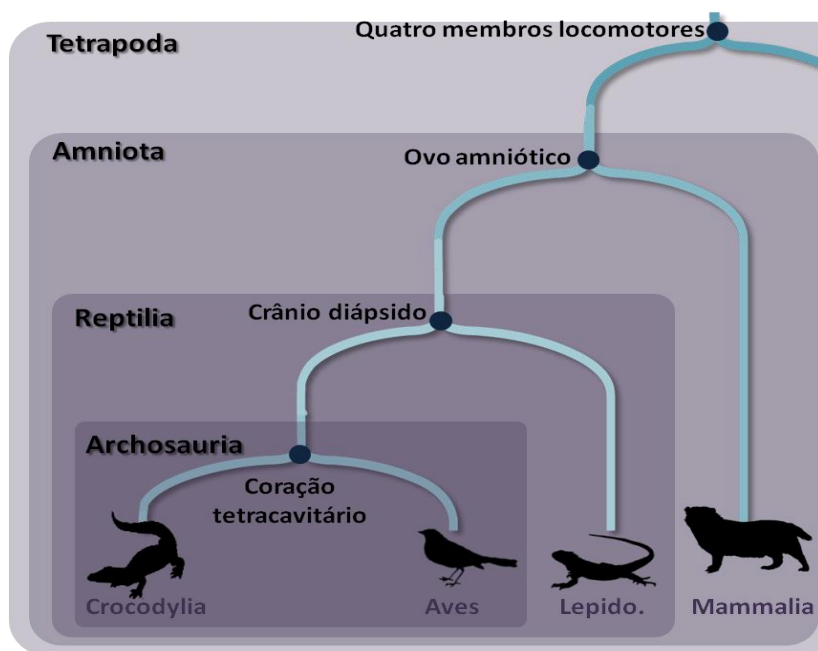


Figura 3. Cladograma dos tetrápodes evidenciando algumas das sinapomorfias que sustentam estes agrupamentos. Note que Archosauria é o grupo menos inclusivo, enquanto que Tetrapoda é o mais inclusivo.

Munidos deste entendimento, podemos observar que muitas das características que sustentavam alguns dos agrupamentos lineanos (ou propostos seguindo sua metodologia), não são baseadas em características apomórficas, mas sim em plesiomorfias ou convergências. Seriam exemplos destes tipos de grupos, da maneira como foram originalmente entendidos, os peixes (Pisces), os vermes (Vermes), os répteis (Reptilia), as criptógamas (Cryptogamia), as briófitas (Bryophytes), as pteridófitas (Pteridophytes), as gimnospermas (Gymnospermae), as dicotiledôneas (Dicotyledoneae), entre tantos outros. Todos estes grupos não são recuperados como sendo monofiléticos por inúmeras análises filogenéticas recentes e, portanto, são desprovidos de qualquer significado evolutivo. Chamamos de **parafiléticos** os grupos formados desta forma, reunindo espécies

por características que não são apomorfias compartilhadas (**sinapomorfias**). De forma mais simples, um grupo monofilético é formado pelo ancestral e todas as espécies descendentes. Já um grupo parafilético engloba o ancestral, mas não inclui todas as espécies descendentes.

Os “peixes” não podem ser considerados como um grupo natural, pois existem peixes que são mais aparentados com os tetrápodes (que incluem os anfíbios, répteis e mamíferos) do que com outros peixes (**Figura 4**) – ou seja, não seriam todos eles oriundos de um ancestral comum exclusivo. Assim, o táxon Pisces passou a ser considerado parafilético e entrou em desuso – Vertebrata é o táxon que dá nome ao clado que compreende o ancestral comum e todos os descendentes dos “peixes” e dos tetrápodes. Já o táxon “Reptilia” teve outro destino - originalmente continha apenas as tartarugas, os tuataras, os lagartos, as anfisbenas, as serpentes e os crocodilianos. Atualmente se considera, no entanto, que os crocodilianos são mais aparentados às aves atuais que com qualquer outro grupo de tetrápode. O táxon Reptilia passou a ter, dessa forma, uma definição modificada para que incluía também as aves (Modesto e Anderson, 2004). Deixar as aves de fora seria como formar um grupo com duas pessoas que são primas, deixando de fora o irmão de uma delas.

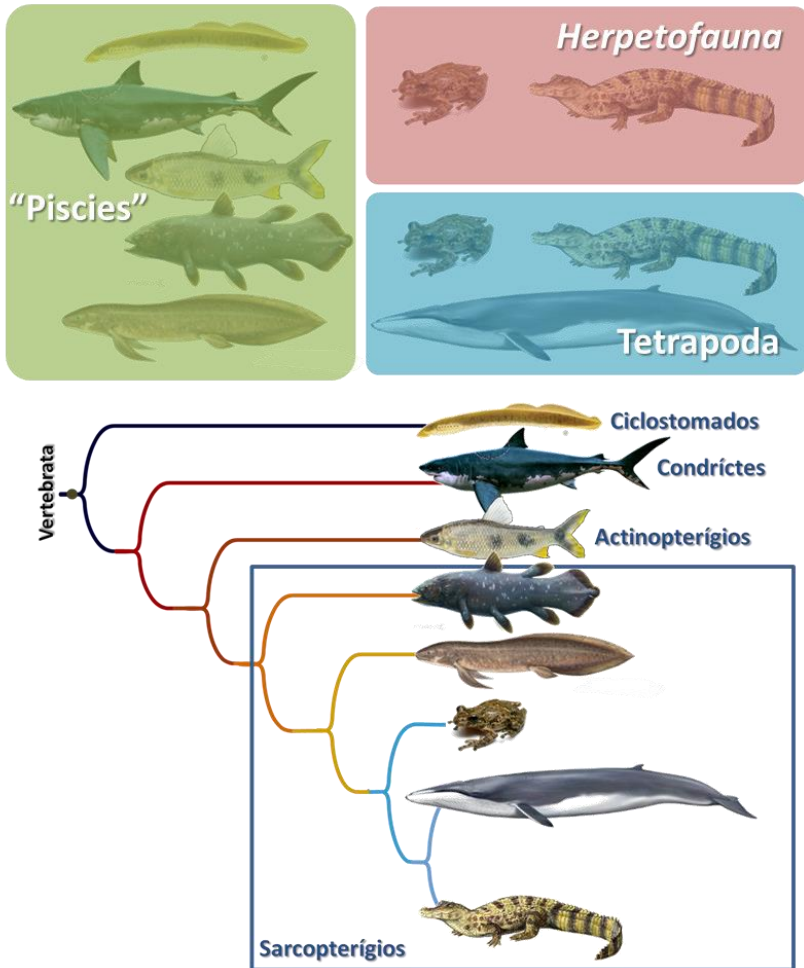


Figura 4. Comparação entre agrupamentos parafiléticos (verde), polifiléticos (vermelho) e monofiléticos (azul).

Qual o problema de utilizarmos os grupos parafiléticos?

Uma condição presente nos grupos parafiléticos mais conhecidos é que eles compartilham plesiomorfias, reconhecidamente importantes para os gradistas e muitas vezes reforçadas no ensino de biologia. Em livros didáticos de ensino médio, por exemplo, são comuns os grupos parafiléticos dos

“peixes” e das “briófitas” serem apresentados antes dos outros vertebrados e plantas, respectivamente. Certamente poupamos o número de clados a serem abordados quando agregamos estes organismos desta forma, mas incorremos em um “**cacoete gradista**”, pois normalmente os representantes atuais destes grupos são tidos como estágios ancestrais daqueles grupos munidos de diversas apomorfias - neste caso, dos tetrápodes e das traqueófitas. Vale lembrar que nenhuma espécie vivente pode ser ancestral de outras espécies viventes. Em um sentido amplo, não há nenhum problema na ordem escolhida, mas normalmente nos referimos a estes grupos como se representassem um grau evolutivo “inferior”, que foi suplantado pelos grupos evolutivamente considerados superiores (ao menos pelos gradistas). O problema é que tanto os grupos considerados “superiores” quanto aqueles considerados “inferiores” apresentam plesiomorfias e apomorfias.

Outro exemplo ocorre no ensino dos tetrápodes, que geralmente começa apresentando os “répteis” (sem as aves) antes das aves e dos mamíferos, enfatizando as características plesiomórficas de todos os amniotas, como o ovo amniótico e as escamas dérmicas. Não há problema intrínseco nessa abordagem, mas isso não significa que os “répteis” atuais não tenham suas próprias novidades evolutivas. As tartarugas, diferente de todos os outros amniotas, desenvolveram um plastrão e uma carapaça, ambas características únicas do grupo, ainda que sua linhagem seja uma das mais antigas dentre os amniotas atuais.

É obvio que em muitos aspectos os ancestrais dos tetrápodes e das traqueófitas se pareciam mais com “peixes” ou “briófitas” atuais, respectivamente, do que com aves ou as angiospermas. Mas isso não significa que todo conjunto de características que compreendem os organismos **atuais** chamados de peixes ou briófitas sejam plesiomórficas. Por exemplo, os cavalos-marinhos são “peixes” com um conjunto muito grande de novidades evolutivas, que alteraram sua forma e comportamento a

tal ponto que certamente ninguém veria neles um modelo do que supostamente seria o ancestral de todos os tetrápodes. Assim, nem todos os “peixes” ou “briófitas” seriam em um primeiro momento bons exemplos da condição.

Alguns autores defendem que rastreando quais organismos atuais apresentam mais plesiomorfias que outros, poderíamos justificar chamá-los de modelo da condição ancestral (Diogo et al., 2014). Nesse caso, se justificaria expor em sala de aula os actinopterígeos antes dos sarcopterígeos, bem como as briófitas atuais antes das outras plantas atuais. O que não justifica, entretanto, que artrópodes devam ser ensinados em um momento anterior aos vertebrados, ou mesmo os equinodermos antes dos vertebrados. Não há justificativa para que estes grupos, cuja origem é tão antiga (ou até mais recente) que a dos vertebrados, sejam abordados antes. Do mesmo modo, qual seria a justificativa para expor o grupo das plantas antes dos fungos e dos animais? Todos estes padrões são ecos gradistas e lineanos em nossa ciência e prática docente.

É importante ter em mente que procurar pelos grupos que apresentam mais características plesiomórficas normalmente leva apenas em consideração caracteres morfológicos. Mas e quanto a outras características relacionadas com comportamento, fisiologia ou genética? É bem possível que uma bactéria atual possua muitos genes mais modificados em relação ao ancestral do que a sequência correspondente em humanos. Nesse caso, a característica mais primitiva é a humana e a mais derivada é a da bactéria. Se pensarmos em todos os aspectos possíveis fica cada vez mais complicado encontrar a espécie que tenha o maior número de características plesiomórficas.

Outro notório exemplo pode ser exemplificado da seguinte forma: o grupo Osteichthyes reunia na sua proposta original todos os peixes, desde os actinopterígeos (isso é, os lambaris, as sardinhas, os atuns, etc...), como também os sarcopterígeos (que incluem as três espécies de peixes pulmonados e as duas de

celacantos). Porém, ao se analisar filogeneticamente os grupos de vertebrados, seja por características morfológicas ou moleculares, percebemos que todos os tetrápodes apresentam uma ancestralidade comum mais recente com os “peixes” pulmonados do que com qualquer outro peixe. Isto significa que para ser considerado como monofilético o grupo dos sarcopterígios devem incluir também os tetrápodes (Figura 4).

Esta não é uma novidade, mas muitas vezes nas salas de aula dizemos que a diversidade dos actinopterígios (aproximadamente 20 mil espécies) é superior daquela dos sarcopterígios. Este cálculo funciona se estivermos comparando apenas os celacantos e os peixes pulmonados, excluindo os tetrápodes, que quando somados apresentam uma diversidade comparável.

Por que buscar grupos naturais seria melhor que grupos lineanos ou gradistas?

Rastrear a ancestralidade comum nos permite prever certas características não antes observadas em determinados grupos, bem como entender a história evolutiva de um grupo natural e a ordem de aquisição de suas novidades evolutivas. Por exemplo, foi com a sistemática filogenética que ficou claro que os nematódeos, antigamente conhecidos como “vermes cilíndricos”, eram mais aparentados aos artrópodes (que incluem os insetos, crustáceos e aranhas) do que com outros vermes. Apesar de não apresentarem diversas características em comuns, apresentam algumas sinapomorfias exclusivas entre os animais, como a **ecdise**. A ecdise é um periódico processo fisiológico, bastante complexo, que produz a muda, evento em que estes animais trocam a cutícula de três camadas (outra sinapomorfia) para crescer em tamanho. Originalmente esta relação de parentesco foi proposta apenas utilizando características moleculares (Aguinaldo et al., 1997) e posteriormente ficou claro que estas e outras características

havia sido herdadas de um mesmo ancestral (Dunn et al., 2008). Isso significa, por exemplo, que artrópodes e nematódeos compartilham uma história evolutiva íntima e potencialmente uma maior similaridade genética. Os inseticidas geralmente atuam na capacidade de fazer a ecdise dos insetos e não seria estranho pensar que poderiam funcionar contra os nematódeos.

Talvez a Sistemática Filogenética não seja a melhor metodologia para investigar as relações de parentesco entre as espécies, mas no momento é a única que temos e devemos conhecer suas limitações para não confundir seu uso.

Árvores da vida em gráficos: aplicações e limites

Diferente de outros sistemas de classificação, na Sistemática Filogenética não são os pesquisadores que decidem quais características são apomórficas ou plesiomórficas, mas sim algoritmos de busca pela explicação da história evolutiva mais provável ou mais parcimoniosa, dado um determinado conjunto de espécies e características avaliadas. Para fazer uma análise filogenética o pesquisador deve elencar o maior número de características que variam entre as espécies avaliadas, especialmente aquelas que são compartilhadas por ao menos duas espécies. As características não necessitam ser morfológicas, podem ser genes, proteínas e traços comportamentais. Já que as plesiomorfias e as convergências não indicam ancestralidade comum, apenas as sinapomorfias são utilizadas para formar os agrupamentos, chamados de grupos naturais, **grupos monofiléticos** ou de **clados**. O resultado de uma análise filogenética pode ser graficamente demonstrado na forma de um **cladograma**, como visto nas **Figuras 3 e 4**.

Diferentemente do sistema lineliano, que por analogia se assemelhava a uma estante com gavetas, os cladogramas se assemelham a móveis e, como tal, podem girar livremente. A leitura dos cladogramas deve ser feita sempre da raiz para os

ramos terminais¹. Só assim para percebermos a sequência em que as características apomórficas foram adquiridas pelos ancestrais das espécies avaliadas. Embora não seja uma regra, em geral nos cladogramas os grupos menos inclusivos se dispõem sucessivamente. Isso não deveria alterar a análise do gráfico (já que devemos sempre ler da raiz para o topo), mas este detalhe é importante.

Observe a **Figura 5**. Ela demonstra que a topologia resultante de um cladograma é dependente do conjunto de dados utilizados na análise. Por isso um cladograma qualquer deve ser entendido como uma hipótese científica de parentesco que é limitada pelo número de características e espécies analisadas.

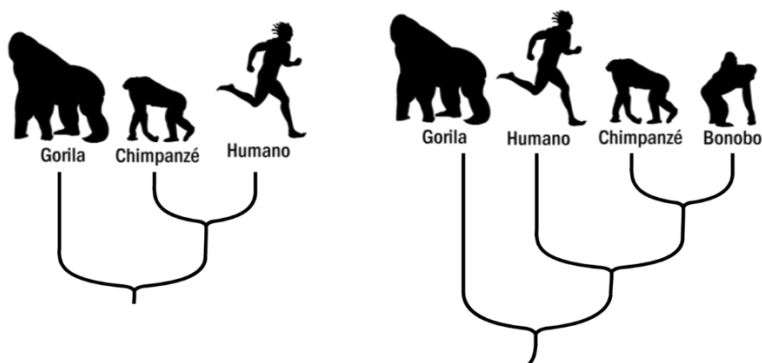


Figura 5. Comparação das relações de parentescos obtidas entre os gorilas, chimpanzés e seres humanos quando os bonobos são excluídos (primeiro cladograma) ou inseridos (segundo cladograma) em uma análise filogenética.

As diferentes análises filogenéticas são hipóteses que se aproximam da real história evolutiva das espécies. Quanto maior o número de características e espécies avaliadas, maior será nosso grau de certeza que estamos representando fidedignamente a história evolutiva destes grupos. Muitas vezes uma análise está interessada em entender as relações de parentesco de um grupo

¹ Veja o capítulo 19 para uma discussão mais detalhada, com uma sugestão de abordagem em sala de aula.

específico, e não necessariamente a história evolutiva de todas as espécies existentes de um grupo. Por exemplo, na **Figura 4** estão incluídas três espécies de tetrápodes (uma baleia, um jacaré e uma perereca). Muitas vezes isso pode dar uma falsa impressão de que a diversidade e as novidades evolutivas só se concentram nos grupos mais apicais, neste caso, os sarcopterígos. À primeira vista, poderíamos pensar que os actinopterígos apresentam uma menor diversidade e também um menor número de novidades evolutivas (ou mesmo completa ausência), o que não é verdade – lembre-se dos cavalos-marinhos. Pela escolha de representantes nesta análise, tanto em número de espécies e características, os actinopterígos acabam por não compartilhar muitas apomorfias como os tetrápodes entre si, peixes pulmonados e celacantos.

Nos cladogramas está embutida a noção de tempo: cada nó representa um possível evento de cladogênese que, em relação aos outros eventos de cladogênese, pode ter ocorrido antes ou depois. Assim, conseguimos perceber quais novidades evolutivas e quais relações de parentesco são mais antigas que outras. Por exemplo, na **Figura 3** podemos ver que o ancestral dos tetrápodes é mais antigo que o ancestral dos amniotas – da mesma forma que a aquisição dos quatro membros locomotores é mais antiga que a do ovo amniótico. Entretanto, a diferença de tempo aí contida não necessariamente está calibrada, ou seja, a taxa de aquisição de novidades evolutivas ou de cladogênese embora pareça uniforme nos cladogramas certamente não foram constantes na realidade. No primeiro capítulo vimos que as taxas evolutivas são distintas entre as linhagens e, em uma mesma linhagem, elas podem variar com o tempo. Existem métodos para que os cladogramas sejam calibrados levando em conta tanto os fósseis como os dados moleculares.

Além das taxas evolutivas, as taxas de especiação e extinção também alteram o curso evolutivo das linhagens. Imagine, por exemplo, que duas linhagens irradiem evolutivamente, gerando diversas novas linhagens; entretanto, após um evento de extinção

em massa, quase todos os membros de uma destas linhagens ancestrais são tolhidos, enquanto os da outra não. A história evolutiva recuperada utilizando os grupos atuais não será tão refinada para um grupo quanto para o outro (Figura 6).

Como vimos, muitas vezes uma análise filogenética está interessada em entender as relações de parentesco de um grupo particular. Assim, os representantes de outros grupos podem não ser investigados de mesmo modo. Isso pode resultar em outra falsa impressão sobre a diversidade destes grupos quando utilizamos uma árvore filogenética em sala de aula. Desta forma, não é porque um ramo em um cladograma seja sustentado por uma única espécie que ele não apresenta novidades evolutivas ou que não tenha passado por eventos de cladogênese. Devemos relembrar que, nos cladogramas, os grupos são sempre formados por novidades evolutivas compartilhadas (sinapomorfias) e não apenas por novidades evolutivas (apomorfias). Além disso, não é porque uma espécie está próxima da raiz que ela é, necessariamente, mais antiga.

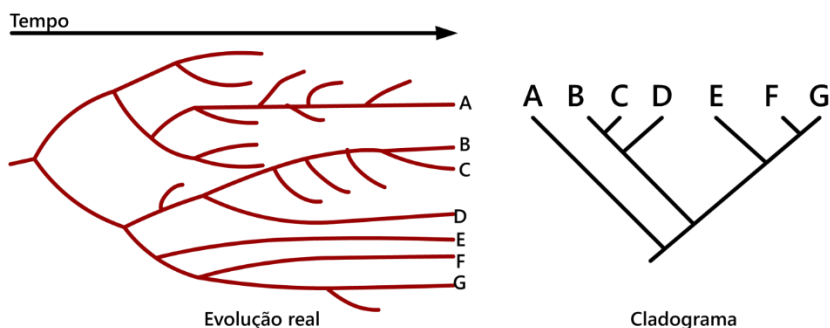


Figura 6. Representação hipotética de uma evolução diferencial entre dois clados. Por exemplo, a linhagem A descende de um clado outrora diverso, cujos integrantes foram dizimados em uma extinção em massa e, posteriormente, por extinções de fundo. O cladograma na direita não mostra os eventos de cladogênese reais, que levaram ao surgimento da linhagem A.

Conclusão

Ainda não está enraizado na prática docente que a Biologia seja ensinada sob a óptica evolutiva, mas como argumentado na Introdução deste livro, é apenas a partir do pensamento evolutivo que ela é compreendida plenamente. A sistemática filogenética é crucial para tornar possível esta realidade e tornar mais intuitiva a compreensão do mundo orgânico. Formas de abordar as áreas da sistemática (Zoologia, Botânica e Microbiologia) foram propostas na literatura. Em especial destaca-se o trabalho de Amorim (2008), apresentando uma proposta de aula para alunos de ensino médio.

Referências

- AGUINALDO, A.M.A; TURBEVILLE, J.M; LINFORD, L.S; RIVERA, M.C; GAREY, J.R; RAFF, R.A; LAKE, J.A. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, v. 387, p. 489-493. 1997.
- AMORIM, D.S. *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Editora Holos. 2002.
- _____. Paradigmas pré-evolucionistas, espécies ancestrais e o ensino de zoologia e botânica. *Ciência & Ambiente*, v. 36, 2008.
- BAUM, D.A; SMITH, S.D; DONAVAN, S.S. The tree-thinking challenge. *Science*, v. 310, n. 5750, p. 979-980. 2005.
- DONOGHUE, M.J. Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. In: *Paleobiology*, 31 (2, Supplement), p. 77-93, 2005.
- DUNN, C.W; HEJNOL, A; MATUS, D.Q; PANG, K; BROWNE, W.E; SMITH, S. A. et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of animals tree of life. *Nature*, v. 452, p. 745-749. 2008.
- HINCHLIFF, C.E; SMITH, S.A; ALLMAN, J.F; BURLEIGH, G; CHAUDHARY, R; CIGHILL, L.M. et al. Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *PNAS*, v. 112, n. 40, p. 12764-12769, 2015.
- MODESTO, S.P; ANDERSON, J.S. The Phylogenetic Definition of Reptilia. *Systematic Biology*, v. 53, n. 5, p. 815-821. 2004.

REIG, O. A. The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, v. 139, p. 229-292. 1970.

WHEELER, W.C. Introduction. In: WHEELER, W.C. *Systematics: A Course of Lectures*. Blackwell Publishing Ltd., 2012.

UM CONTO DA CAROCHINHA: POR QUE DARWIN NÃO É PAI SOLTEIRO DA EVOLUÇÃO?

Carolina de Souza Diegues

Era uma noite tranquila. A lua brilhava cheia no céu e o constante borbulhar da água quando as ondas quebravam na costa emprestavam à paisagem uma atmosfera serena e pacífica. Mas Charles Darwin estava agitado, caminhava sem descanso pela sua cabine dentro do *Beagle*. Ele tentava encontrar uma explicação para como teriam surgido todas as excentricidades que havia observado naquele dia em sua expedição pelas ilhas de Galápagos. Passou a noite revirando e examinando cada centímetro de sua mente em busca da engrenagem que faltava. Já era possível avistar os primeiros raios do sol acusando o amanhecer quando, instantaneamente, como um raio que cai em meio a uma tempestade, ela surgiu: naquele momento nasceu a Teoria da Evolução de Darwin!

Só que não...

Nem a Teoria da Evolução nasceu ali nem ela pertencia apenas à Darwin. A maioria das pessoas costuma pensar que a Teoria da Evolução das Espécies derivou de uma ideia inédita concebida por Charles Darwin a partir das observações feitas em sua famosa viagem ao redor do globo a bordo do navio *H. M. S. Beagle*. E dão até mesmo a localização geográfica: o Arquipélago de Galápagos. Essa é, de fato, uma corruptela do que realmente aconteceu. Mas como descobrir os fatos se não podemos mais perguntar diretamente aos envolvidos? Uma abordagem histórica do tema certamente nos auxiliará.

Existem registros da existência do pensamento transformacionista desde a Grécia Antiga nos escritos de Anaximandro de Mileto (610-546 a.C.): “a ideia de uma evolução dos seres vivos já aparece em Anaximandro (século VI a. C.), imaginando a transformação das espécies aquáticas em

terrestres...” (Leitão, 1937, p. 303). Anaximandro também fala do surgimento do homem a partir de ancestrais semelhantes a peixes. Outros autores com vocação para a observação detalhada da natureza também foram capazes de perceber que a natureza não é fixa, mas ininterruptamente mutável. Por exemplo, Patrick Matthew (1790 – 1874) propôs algo muito semelhante à seleção natural proposta por Charles Darwin em um livro sobre madeiras navais (*On Naval Timber and Arboriculture*, 1831).

O problema é que as primeiras ideias de modificação dos seres vivos traziam em si explicações bastante mágicas e, por isso, não podemos considerá-las como explicações ou proposições científicas sobre a evolução biológica. O fato é que, durante a maior parte de sua história, a humanidade, de uma forma geral, acreditou que os seres vivos não se modificavam ao longo do tempo. Ou seja, imperava o fixismo ligado em grande parte às ideias religiosas, principalmente àquelas presentes nos escritos da Bíblia Cristã.

Aristóteles (384-322 a.C.) é considerado o pai das Ciências Biológicas, pois foi provavelmente o primeiro filósofo a pensar a natureza fora das ciências médicas. Ele se dedicou bastante à descrição de animais e lançou as bases para estudos anatômicos comparados, que começaram a se aprofundar somente por volta dos séculos XIV e XV. Até então, a necropsia de cadáveres humanos era uma ofensa religiosa e, conseqüentemente, proibida. Quanto mais os anatomistas comparavam seres humanos e os animais até então considerados inferiores, mais evidentes se tornavam as semelhanças existentes. E as pessoas ficavam cada vez mais maravilhadas ao entenderem o funcionamento dos órgãos e sistemas. Nesse momento, a ideia do corpo como uma máquina perfeita começa a ganhar espaço e dentro da Teologia Natural as explicações das estruturas biológicas como resultado do desenho de um ser sobrenatural onipotente passam a ser difundidas por teólogos como William Paley (1743-1805). Esse argumento que até

hoje é empregado pela teoria pseudocientífica do **Design Inteligente**.

Mas vamos voltar um pouco no tempo, até 1600, pois esquecemos de mencionar, o que são hoje, evidências importantíssimas para a evolução: os fósseis. O entendimento de que os fósseis tiveram origem em restos de seres vivos foi um passo importante e mostrou a todos nós que espécies podem deixar de existir. Além disso, o desenvolvimento da paleontologia revelou que a Terra é muito mais antiga do que os poucos milhares de anos que se imaginava (“só” alguns bilhões de anos mais antiga...).

No século XVI, Carolus Linnaeus (1707-1778) revolucionou a forma de pensarmos nas espécies. Sua proposta de um sistema hierárquico aninhado, em que cada espécie é classificada em relação a outras com base em semelhanças e diferenças, é utilizada até hoje. Apesar de Linnaeus não ter escrito sobre as mudanças das espécies ao longo do tempo, a sua forma de organizar as espécies já conhecidas, com a consequente classificação de milhares de novas espécies nos continentes recém-explorados pelos europeus, ajudou outros pesquisadores a perceberem vários padrões até então desconhecidos. Principalmente aqueles relacionados às relações de parentesco dos organismos.

Já deve ter ficado claro que a partir do momento em que mencionamos Aristóteles, não temos discutido especificamente evolução. Mas esse desenrolar histórico apresentado acima foi importantíssimo para “preparar o terreno” em relação ao que viria a seguir, pois o século XVIII trouxe uma agitação muito interessante para a sociedade europeia.

Amparado pelo Iluminismo, Georges-Louis Leclerc (1707-1788), também conhecido como Conde de Buffon, foi o primeiro a propor a ancestralidade comum devido às semelhanças verificadas entre algumas espécies. Buffon usou os padrões migratórios como propulsores das mudanças observadas nas espécies. Para ele, cada espécie era “construída” a partir de um plano corporal básico do

qual não poderia se afastar totalmente. As espécies sofreriam apenas pequenas mudanças como resultado das diferenças ambientais ao longo de sua área de distribuição. A ancestralidade comum proposta por Buffon difere daquela proposta por Darwin. Enquanto as ideias de Darwin nos levam a propor um único ancestral comum a todos os seres vivos, Buffon entendia que os planos corporais das espécies teriam surgido de maneira independente e concomitante. Apenas secundariamente, a partir dos movimentos migratórios das espécies, cada um desses planos teria se modificado.

Chegamos ao início do século XIX. O momento em que a evolução biológica é formalizada no meio científico. Foi o Chevalier de Lamarck, Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet (1744-1829), inspirado por Buffon e outros naturalistas, quem primeiro propôs meios exclusivamente naturais pelos quais acontecia a modificação das espécies ao longo do tempo. Mas as ideias de Lamarck não causaram um impacto tão forte quanto se poderia supor. Alguns sugerem que o motivo disso foi o seu estilo de escrita, que não forneceu provas suficientemente fortes para quebrar a aversão que tais ideias causavam à grande parte da comunidade científica da época (principalmente por questões teológicas). Outros dizem que a tradução do seu texto (originalmente em francês) para o inglês continha erros que dificultaram a interpretação correta. Ou mesmo a rixa entre Inglaterra e França poderia ter contribuído de alguma forma para a pouca influência do texto.

Muito do que Lamarck formalizou em sua obra já fazia parte das discussões científicas da época. Por exemplo, a transmissão de características adquiridas para a prole e a noção de mudança como sinônimo de progresso, onde a vida teria um direcionamento contínuo para algo melhor. A antiga classificação de animais e vegetais em superiores e inferiores é uma herança desse tipo de pensamento. É importante lembrar que o processo evolutivo descrito por Lamarck é anagenético, ou seja, o surgimento de novas formas biológicas ocorre pela modificação

dentro das espécies, não há ramificação de linhagens. A grande obra de Lamarck, *Philosophie Zoologique*, foi publicada exatamente no mesmo ano em que Charles Robert Darwin nasceu: 1809. Mas as ideias de Darwin só vieram a público em 1858.

O que acontecia no mundo da evolução nesse período? Ou melhor: quais autores compunham o mundo da evolução entre Lamarck e Darwin? Dois nomes se destacam nesse período: Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) e Robert Chambers (1802-1871). St. Hilaire foi colega de Lamarck no Museu Nacional de História Natural da França e defendeu o transformacionismo, principalmente através do estudo de homologias. R. Chambers é conhecido como autor do livro *Vestígios da História Natural da Criação* (*Vestiges of the Natural History of Creation*, 1844), em que defende a mudança das espécies ao longo do tempo sob uma perspectiva teleológica.

Apesar dos argumentos evolutivos de Lamarck, G. Saint-Hilaire e Chambers terem sido duramente combatidos, as ideias que apresentaram e as críticas que sofreram foram a base para aquele que é considerado um dos livros acadêmicos mais influentes da história: *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin. Influenciado fortemente pelas ideias de Charles Lyell, Thomas Malthus e pelos dados que coletou e observou em sua lendária viagem a bordo do navio *Beagle*, Darwin começou a compilar informações que sustentassem sua teoria para a origem de novas espécies: a descendência com modificações. E entre essas informações estavam os trabalhos dos naturalistas citados acima.

O excesso de zelo que Darwin teve quanto à publicação de suas ideias acabou por lhe render um grande susto. Em 1858, Alfred Russel Wallace (1823-1913), naturalista com quem já havia trocado algumas correspondências, enviou-lhe uma carta na qual apresentava o mecanismo pelo qual julgava ocorrer a modificação das espécies ao longo do tempo. A equivalência das propostas de ambos era tamanha que Darwin apressou sua publicação. Após aproximadamente um mês, o artigo *On the tendency of species to*

form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection, de autoria conjunta de Darwin e Wallace, foi apresentado à *Lynnean Society*¹. No ano seguinte, Darwin finalmente publicou suas ideias no livro intitulado *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, que se esgotou rapidamente, devido ao grande interesse que o tema gerou na sociedade da época.

Muitas discussões e controvérsias surgiram em torno do que passou a ser chamado de “Teoria da Evolução de Darwin”, principalmente no que se refere aos mecanismos de hereditariedade. Ao longo da década de 1930, vários pesquisadores (dos quais podemos citar Ronald Fisher, Theodosius Dobzhansky, J. B. S. Haldane, Sewall Wright, Ernst Mayr e George G. Simpson) trabalharam na “organização” das ideias relacionadas à evolução biológica até então publicadas. O resultado desses esforços foi o que se conhece por “Síntese Moderna da Evolução”, que congrega os postulados de Charles Darwin e Gregor Johann Mendel, além da genética de populações. Atualmente, a compreensão dos processos evolutivos aumentou significativamente e muitas hipóteses têm sido revistas, o que embasa a proposição de uma Síntese Estendida da Evolução.

Como podemos perceber, o conhecimento acerca da modificação das espécies ao longo do tempo já estava percorrendo a ciência por um longo período. Foi a conjunção de fatores sociais e as características pessoais de Charles Darwin que permitiram a reunião de ideias preexistentes com os dados compilados por ele para propor diferentes mecanismos através dos quais a transmutação das espécies ocorreria. Um desses mecanismos é a

¹ “Sobre a tendência das espécies em formar variedades; e Sobre a perpetuação das variedades e espécies por meios naturais de seleção” (tradução minha).

seleção natural, desenvolvido de forma independente e contemporânea por A. Wallace².

O objetivo deste breve capítulo não foi retirar ou diminuir o mérito de Darwin, que é enorme, mas desconstruir a ideia de “cientistas gênios”: a falsa noção de que nenhum outro ser humano poderia ter chegado à conclusão semelhante e, o mais importante a ser trabalhado quando estamos em uma sala de aula, que esse brilhantismo é algo inalcançável. Histórias tão bem documentadas como essa merecem ser trazidas para a escola justamente por reaproximar o processo científico da realidade e, talvez, incentivar a curiosidade e o pensamento crítico nos alunos. Eles podem se transformar nos próximos grandes cientistas da nossa época.

Darwin foi essencial para as teorias evolutivas, mas não é pai solteiro da evolução biológica, tampouco o desenvolvimento das teorias evolutivas parou com a publicação da Origem!

Mais leituras sobre esse tema

A discussão apresentada aqui foi embasada em uma série de livros e de artigos que estão listados abaixo. Eles são apenas um pequeno vislumbre da vasta literatura a respeito, mas pela linguagem simples, podem ser uma boa porta de entrada para esse universo. Bom apetite!

ANDREATTA, S. A. & MEGLHIORATTI F. A. *A integração conceitual do conhecimento biológico por meio da Teoria Sintética da Evolução: possibilidades e desafios no Ensino de Biologia*. Disponível em: < <http://www.diaadiaeducacao.pr.gov.br/portals/pde/arquivos/2353-8.pdf>>. Acesso em: 20 jun. 2017.

² Caponi (2009), ao analisar a publicação conjunta de Darwin e Wallace, contesta essa afirmação e defende que, apesar de haver desenvolvido ideias semelhantes, Wallace não propôs um mecanismo de divergência das variedades (a Seleção Natural, como sugerida por Darwin).

- CAPONI, G. Definitivamente no estaba ahí: la ausencia de la teoría de la selección natural en sobre la tendencia de las variedades a apaertarse indefinidamente del tipo original de Alfred Russel Wallace. *Ludus Vitalis*, v. 17, n. 32, p. 55-73, 2009. Disponível em <http://www.scientiaestudia.org.br/associac/gustavocaponi/la_ausencia_de_la_teoría_seleccion_natural_Russel_Wallace.pdf>. Acesso em: 20 jun. 2017.
- CARMO, V. A. et al. Alfred Russel Wallace e o princípio de seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, v. 4, p. 209-233, 2009. Disponível em <<http://www.abfhib.org/FHB/FHB-04/FHB-vo4-07-Viviane-Carmo-et-al.pdf>>. Acesso em: 20 jun. 2017.
- LEITÃO, C. M. *A Biologia no Brasil*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1937. (Brasiliense, Biblioteca Pedagógica Brasileira; 99).
- RADL, E. M. *Historia de las teorías biológicas: T.1. Hasta el siglo XIX*. Madrid: Alianza Universidad, 1988.
- RADL, E. M. *Historia de las teorías biológicas: T.2. Desde Lamarck y Cuvier*. Madrid: Alianza Universidad, 1988.
- USP. *Entendendo a Evolução: para professores*. Disponível em: <<http://www.ib.usp.br/evosite/evohome.html>>. Acesso em: 20 jun. 2017.

A IMPORTÂNCIA DO TRIBUTO A ALFRED WALLACE PARA O ENSINO DE CIÊNCIAS

Marco Antonio Corrêa Varella

Josmael Corso

O ano de 2013 marcou mundialmente as celebrações e homenagens a Alfred Russel Wallace, inglês nascido em 8 de janeiro de 1823 e falecido em 7 de novembro de 1913 (Figura 1). Wallace, coautor da Teoria da Evolução por Seleção Natural, antes referido como aquele que ficou à sombra de Darwin (Horta, 2003; Shermer, 2002; Smith, 2013), tornou-se o centro das atenções, principalmente no segundo semestre de 2013, ano do centenário de seu falecimento. A sequência de tributos a Wallace indica a valorização tardia de suas múltiplas descobertas e contribuições acadêmicas.

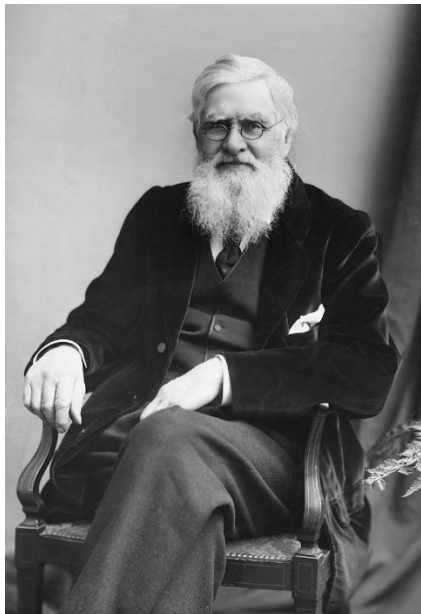


Figura 1. Fotografia do naturalista inglês Alfred Russel Wallace (1823-1913). Publicada em *Borderland Magazine*, abril de 1896. Fonte: *National Portrait Gallery, London*.

Diferentes meios de educação não formal, como museus e *sites*, convergiram na celebração da vida e obra de Wallace, ampliando, assim, as possibilidades educacionais e enriquecendo o conhecimento geral sobre esse grande naturalista. O Museu de História Natural de Londres apresentou a

exposição *Wallace 100*¹, com uma extensa programação em sua homenagem. A rede de televisão britânica BBC Two produziu um documentário em dois episódios sobre Wallace intitulado *Bill Bailey's Jungle Hero*², em que o ator William Bailey refez os passos de Wallace na Polinésia, contando e contextualizando seus feitos. Ao final do documentário, o ator Bailey e Sir David Attenborough inauguraram um grande quadro retratando Wallace na escadaria do Museu de História Natural de Londres, assim, reparando uma injustiça histórica, visto que apenas a estátua de Darwin figurava por lá até então. Além do *site* The Alfred Russel Wallace Page³, no ar desde 2000, disponibilizando biografias e estudos de Wallace, foi lançado, em 2012, pela Universidade Nacional da Singapura, a página Wallace Online⁴, reunindo trabalhos completos do naturalista. São mais de 26 mil imagens entre pinturas, desenhos e mapas e mais de 29 mil páginas de documentos, manuscritos e cartas elaborados por Wallace. Em 2010, também teve início o “The Wallace Correspondence Project”⁵, criado pela Fundação Wallace⁶, ligado ao Museu de História Natural de Londres, o qual constitui-se como o segundo maior repositório de correspondências do autor, disponibilizando cerca de 1400 cartas que Wallace trocou com seus correspondentes ao longo de sua vida.

Entretanto, no Brasil, Wallace contou apenas com atividades pontuais e a exibição de um filme biográfico na Livraria da Travessa em parceria com o Ver Ciência, o Museu de Astronomia e Ciências Afins, na cidade do Rio de Janeiro, em novembro. O tratamento de Wallace foi bem diferente das

¹ Disponível em <http://www.nhm.ac.uk/natureplus/comm,unity/wallace100>

² Disponível em <http://www.bbc.co.uk/programmes/p016onxk>

³ Disponível em <http://people.wku.edu/charles.smith/index1.html>

⁴ Disponível em <http://wallace-online.org>

⁵ Disponível em <http://wallaceletters.info>

⁶ Disponível em <http://wallacefund.info>

programações comemorativas realizadas para Darwin no ano de 2009, devido ao bicentenário de seu nascimento e aos 150 anos de publicação da *Origem das Espécies* (1859), considerado o “ano de Darwin” no Brasil pela Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia. Visto que, assim como para Darwin, o ponto de partida para os trabalhos desenvolvidos por Wallace foi o Brasil, mais especificamente a Amazônia brasileira, onde permaneceu por quatro anos (Wallace, 1853), se faz necessário valorizar e ecoar os tributos a Wallace em âmbito nacional.

Além da importância de ressaltar a presença de Wallace no território brasileiro de 1848 a 1852, é também propício promover no ensino de Ciências um conhecimento que faça mais justiça às suas contribuições científicas. A Teoria da Evolução Biológica proposta por Darwin e Wallace é ainda hoje o núcleo unificador das Ciências Biológicas, pois é a partir dela que toda concepção de similaridade e diversidade do mundo vivo se organiza e se integra (Mayr, 2005; Meyer e El-Hani, 2005). Porém, poucos lembram ou sabem que a produção dessa concepção contou com a participação de Wallace (Shermer, 2002; Wilson, 2000), havendo uma proporção de até 83% de desconhecimento sobre ele em cursos de graduação em Ciências Biológicas (Alves e Forsberg, 2009). O esquecimento da contribuição de Wallace para a comunidade científica (Shermer, 2002; Wilson, 2000) ficou claro quando o filósofo norte-americano Daniel Dennett (1995), ao frisar a importância da moderna teoria da evolução por seleção natural, escreveu: “Se eu tivesse que dar um prêmio para a melhor ideia única que alguém já teve, eu daria a Darwin, à frente de Newton, Einstein e todos os outros” (Dennett, 1995, p. 21).

Alves e Forsberg (2009), entrevistando graduandos da licenciatura em Ciências Biológicas do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas, encontraram que 55% desses futuros professores de Biologia relataram nunca ter ouvido falar sobre Wallace, e 18% não se lembravam, não conseguindo relacionar seu nome à Teoria da Evolução por seleção

natural. Apenas 27% relataram ter ouvido falar de Wallace, o que mostra como é precária a inserção das contribuições wallacianas no currículo de Biologia, até na região do país por ele explorada.

Nas obras didáticas voltadas para o ensino, Wallace em geral nem é mencionado ou é citado de forma que minimiza, desqualifica ou distorce o valor de suas pesquisas (Carmo, Bizzo e Martins, 2009). Em livros didáticos de Biologia, dirigidos ao ensino médio, quando o nome de Wallace é citado aparece apenas como um naturalista que enviou o seu ensaio para Darwin, o qual o motivou a publicar a *Origem das Espécies*; e que as ideias evolutivas de ambos eram bastante semelhantes (Carmo, Bizzo e Martins, 2009). Ele ainda é representado como um pesquisador muito sortudo, pois além de vislumbrar a seleção natural durante um período febril com malária, casualmente enviou o seu manuscrito para o cientista certo e no momento certo para ter seu nome imortalizado. Até quando Tidon e Vieira (2009), biólogos evolucionistas, se engajaram em propor sugestões para atualizar e melhorar a abordagem da evolução biológica no ensino fundamental e médio, o nome de Wallace só apareceu uma vez ao longo do seu artigo, e nenhum argumento foi apresentado em defesa da presença de tópicos da História da Ciência e de biografias de cientistas em publicações dirigidas ao público escolar.

Hoje em dia, historiadores da ciência têm examinado documentos, os quais sugerem que, ao longo de sua vida, Wallace realizou um grande esforço e dedicação aos estudos e coletas, com muitos momentos difíceis em sua carreira, daí a necessidade de, a partir do centenário de sua morte, revisitar e reciclar a visão geral que cultivamos no Brasil sobre esse singular cientista (Horta, 2003; Shermer, 2002; Wilson, 2000).

Compreender a História da Ciência, bem como seus personagens, auxilia na desmistificação do cientista e da própria ciência, demonstrando que ela não é apenas o resultado de *insights* geniais, mas sim uma atividade produtiva sistematizada, dependente de muitos erros e acertos, direcionada à compreensão

da natureza, do ser humano e do universo (Alves e Forsberg, 2009). Nessa linha, é importante ressaltar que a observação do processo de seleção natural não é exclusividade de Darwin e Wallace. Em 1813, William Charles Wells já havia feito menção a um processo semelhante, mas aplicou esse conceito à interpretação de apenas alguns traços em humanos. Em 1831, 27 anos antes da apresentação conjunta da seleção natural de Darwin e Wallace na Sociedade Lineana de Londres, um agricultor botânico escocês chamado Patrick Matthew publicou a ideia da seleção natural em uma passagem curta em seu livro *On naval timber and arboriculture*. Depois de trocas de cartas, Darwin reconheceu a precedência de Matthew e este, assim como Wallace, atribuiu mais mérito a Darwin pela forma como elaborou o seu longo argumento em favor da seleção natural (Mayr, 2005). O caso vivenciado pela proposição independente de Wallace, Darwin, Wells e Matthew da teoria da evolução por seleção natural, o principal mecanismo da evolução, permite também encarar esse episódio como um modelo para a compreensão de que em ciência, uma ou mais pessoas, próximas ou não, podem chegar a ideias semelhantes, mesmo partindo de observações distintas. Além disso, possibilita a demonstração de como a aceitação, rejeição e até mesmo o ataque a uma determinada proposta dependem do contexto social, político e religioso de cada época (Carmo, Bizzo e Martins, 2009).

Este capítulo tem como objetivo ressaltar aspectos das diversas contribuições acadêmicas de Wallace, visando congregar e concatenar um material relevante para o ensino de Ciências mais abrangente e interdisciplinar sobre sua figura. Busca também ressaltar a importância do papel ativo do aprendiz na construção significativa de seu conhecimento, ao focar como exemplar a biografia de Wallace, um autodidata batalhador de família humilde, que conseguiu explorar diversas localidades do mundo, com destaque para o Brasil, e como fruto de seu esforço, tardia e merecidamente, passou a ser reconhecido, recebendo medalhas de

mérito acadêmico e, mais recentemente, tributos e homenagens que tendem a aumentar quanto mais se explora o seu legado.

Este ensaio não se propõe a fazer uma revisão histórica ampla, circunstanciada e detalhada sobre a contribuição acadêmica de Wallace, nem de ser a palavra final a respeito da sua biografia. Diversos autores enfocaram tais aspectos (Carmo, Bizzo e Martins, 2009; Horta, 2003; Shermer, 2002; Smith, 2013; Villela, 1998; Wilson, 2000), incluindo o próprio Wallace (1905). É, antes, uma tentativa de instrumentalizar professores brasileiros do ensino de Ciências em geral para o incremento das aulas relacionadas às contribuições de Wallace, de modo a poderem eles inspirar os seus alunos.

Uma excelente iniciativa nesse sentido é a dissertação de mestrado de Rosa Souza (2014). Ela abordou a inserção de um episódio histórico envolvendo a viagem de Alfred Wallace ao Brasil no ensino de Biologia da educação básica. A autora desenvolveu oito aulas e materiais instrucionais baseados nos estudos de Wallace sobre as palmeiras amazônicas. Souza usou as palmeiras estudadas por Wallace como base para os alunos realizarem atividades relacionadas à classificação biológica, empregando chaves dicotômicas de identificação e uma matriz de classificação filogenética. Após desenvolver aulas com materiais inovadores em duas turmas de segundo ano do ensino médio de escola pública, analisar gravações e transcrições das aulas, e questionários preenchidos pelos alunos, ela observou que os estudantes construíram aprendizados acerca da classificação filogenética, conteúdo científico atual, considerado complexo e distante do dia a dia. Além disso, esse estudo inspirado pelas pesquisas de Wallace na Amazônia gerou uma nova metodologia para investigar aspectos motivacionais e emocionais dos alunos na aprendizagem de conteúdos de Biologia. Esperamos com nosso ensaio catalisar iniciativas similares tanto no ensino de Biologia quanto de outras disciplinas, para as quais Wallace colaborou, mas poucos sabem a respeito.

Contribuições acadêmicas de Wallace para as Ciências Biológicas

Ao contrário de outros naturalistas que também propuseram a seleção natural, e que são ainda menos conhecidos, a reunião de evidências independentes sobre a seleção natural por parte de Darwin e por parte de Wallace foi fruto de um trabalho minucioso de ambos em coletar e relacionar indivíduos de populações ancestrais com grupos de seres vivos atuais semelhantes em cada localidade, ilha ou continente, bem como em expandir as noções de Malthus ao mundo natural e se inspirar pelo gradualismo geológico de Lyell (Carmo, Bizzo e Martins, 2009; Horta, 2003; Mayr, 2005). Esse acontecimento, que muitas vezes foi interpretado como uma competição entre os dois naturalistas, permitiu que Wallace participasse de diálogos científicos em grupos restritamente fechados. Wallace foi um dos maiores admiradores do trabalho de Darwin, visto que foi um dos primeiros a cunhar o termo “darwinismo”, elaborando uma obra homônima completa para a difusão das ideias sobre seleção natural (Wallace, 1889). Isso mostra ao estudante que o uso atual do termo “evolução darwinista” não reflete um esquecimento ativo para com Wallace, por parte de aliados de Darwin, mas sim de uma concordância sobre a profundidade e amplitude de significados, provas e implicações que Darwin proporcionou, algo reconhecido e admirado pelo próprio Wallace.

Atualmente, Wallace é considerado o pai da biogeografia pela descoberta da descontinuidade da distribuição da fauna, conteúdo presente nos livros didáticos de Biologia. A grande maioria dos animais mais próximos dos humanos, como os de companhia (gato e cachorro), os de criação com interesse econômico (gado bovino, ovinos, caprinos, equinos), os urbanos (pombos, ratos, baratas) e até os de zoológico (elefantes, girafas, felinos) são encontrados em diversos países de diferentes continentes. Isso permite e induz aos estudantes uma impressão

errônea de que os animais estão uniformemente distribuídos pelo globo. Essa uniformidade aparente é fruto da manipulação humana, pois a fauna e a flora selvagem natural possuem claras descontinuidades biogeográficas. No Brasil, Wallace observou que os rios Amazonas, Negro e Madeira constituíam barreiras fluviais na distribuição das espécies. Ao introduzir a hipótese das “barreiras fluviais”, Wallace (1879) afirma que durante sua estada dele na região amazônica, aproveitou cada oportunidade para determinar os limites de algumas espécies. Ele descobriu que os rios referidos formam limites naturais, além dos quais certas espécies de macacos, aves e insetos nunca poderiam ultrapassar.

Com essa ideia em mente, em sua jornada pelo arquipélago Malaio (atualmente chamado de Indonésio) ele descobriu e descreveu, em 1859, uma divisa biogeográfica atualmente designada como “Linha de Wallace”, que consiste em uma fronteira imaginária no meio do arquipélago que separa, em cada lado da linha, a fauna e a flora do continente asiático e ilhas próximas, havendo, por exemplo, tigres exclusivos do continente australiano e cangurus arborícolas, em ilhas próximas. Essa distribuição reflete o efeito da deriva continental e o movimento de placas tectônicas que separaram por mares profundos ambas as porções dos continentes. Wallace explorou o efeito dessas barreiras para o isolamento de populações e a formação de novas espécies – ou seja, formas de especiação. Em homenagem às suas descobertas, as ilhas próximas a essa região do arquipélago Malaio são chamadas coletivamente por “Wallacea” (New, 2002). Relacionada à formação de novas espécies, Wallace desenvolveu a hipótese de que a seleção natural favorece o desenvolvimento de mecanismos que garantem o isolamento reprodutivo das populações que ocupam uma mesma área geográfica, mas que atingiram o nível de espécies biológicas, esse mecanismo impediria a formação de híbridos estéreis; hipótese hoje conhecida como “Efeito Wallace” (Ollerton, 2005).

Wallace também é reconhecido como cofundador da Antropologia Evolutiva, por ter sido o primeiro a sugerir que a extinção de animais no final do Pleistoceno, durante a Era do Gelo – cerca de 12 mil anos atrás, poderia estar associada ao excesso de caça pelos humanos pré-históricos (Prescott et al., 2012). Ele também fez as primeiras observações naturalísticas de orangotangos em seu *habitat* selvagem, em Bornéu. Descreveu como andam facilmente pelas árvores usando seus braços longos e como fazem uma cobertura de folhas para se proteger da chuva, contribuindo com essas observações para o desenvolvimento de pesquisas no campo posteriormente conhecido como “Primatologia” (Horta, 2003). Wallace também participou dos primórdios do ambientalismo, pois suas viagens e seu trabalho amplo em biogeografia fizeram com que ele ficasse ciente do impacto das atividades humanas sobre o mundo natural. Ele alertou a comunidade científica sobre os perigos da introdução de espécies exóticas invasoras, do desmatamento e da erosão do solo, especialmente em regiões de climas tropicais sujeitas a chuvas torrenciais (Wilson, 2000). Wallace ainda foi um dos pioneiros ao apontar a presença de água líquida na Terra como condição necessária para a presença de vida, tema relacionado à área do conhecimento atualmente conhecida como Astrobiologia (Kutschera, 2012).

Wallace também escreveu sobre os aspectos evolutivos relacionados à camuflagem e coloração dos animais, a coloração aposemática de “aviso”, a qual informa que um animal é perigoso, e auxilia na sua proteção contra a predação. Na explicação sobre o porquê, em geral, os machos são mais coloridos e ornamentados do que as fêmeas, Wallace e Darwin discordavam. Para Darwin, o foco da seleção eram os machos, através da escolha pelas fêmeas, um componente de seleção sexual, ao passo que para Wallace, o foco da seleção eram as fêmeas que precisavam ser mais discretas e camufladas para não chamarem a atenção de predadores enquanto estão chocando ovos ou cuidando da prole (Cronin, 1995).

A oposição de Wallace frente à seleção sexual, ideia original de Darwin, se deu mais por rejeitar o modelo darwinista baseado no suposto “bom gosto” das fêmeas para explicar a escolha dos machos para acasalamento. Para Darwin, a escolha feita pela fêmea não é adaptativa, mas sim um subproduto das suas capacidades e inclinações perceptuais. Entretanto, para Wallace, a escolha do macho pela fêmea, embora tenha um papel evolutivo menor do que o atribuído por Darwin, seguia uma linha mais utilitarista, aos moldes da seleção natural. Para Wallace, as fêmeas escolheriam por “bom senso” caracteres nos machos que conferem maior viabilidade e sobrevivência à prole (Cronin, 1995).

Wallace coletou, durante suas expedições pelo Brasil, Indonésia e Malásia, milhares de espécimes de vários grupos biológicos, desde plantas a grandes mamíferos. Atualmente, mais de 700 espécies receberam o nome de “wallacei” ou “wallacii” em homenagem a Wallace, muitas dessas coletadas pela primeira vez por ele (Wyhe e Smith, 2013). Apenas de modo ilustrativo, no Brasil, a palmeira piaçava (*Leopoldinia piassaba*), amplamente utilizada na construção civil no Norte do país, foi descrita pela primeira vez por Wallace (Figura 2).



Figura 2. Palmeira piaçava (*Leopoldinia piassaba*) descrita por Alfred Russel Wallace, espécie amplamente utilizada em construção civil até os dias de hoje. Fonte: wallace-online.org

Na Indonésia, uma nova espécie das esplêndidas aves-do-paraíso, a *standardwing* de Wallace (*Semioptera wallacei*) também foi descoberta e descrita por ele. Ele foi o primeiro europeu a observar a magnífica exibição de acasalamento dessa ave em seu ambiente natural, além de representá-las graficamente (Figura 3 e 4).

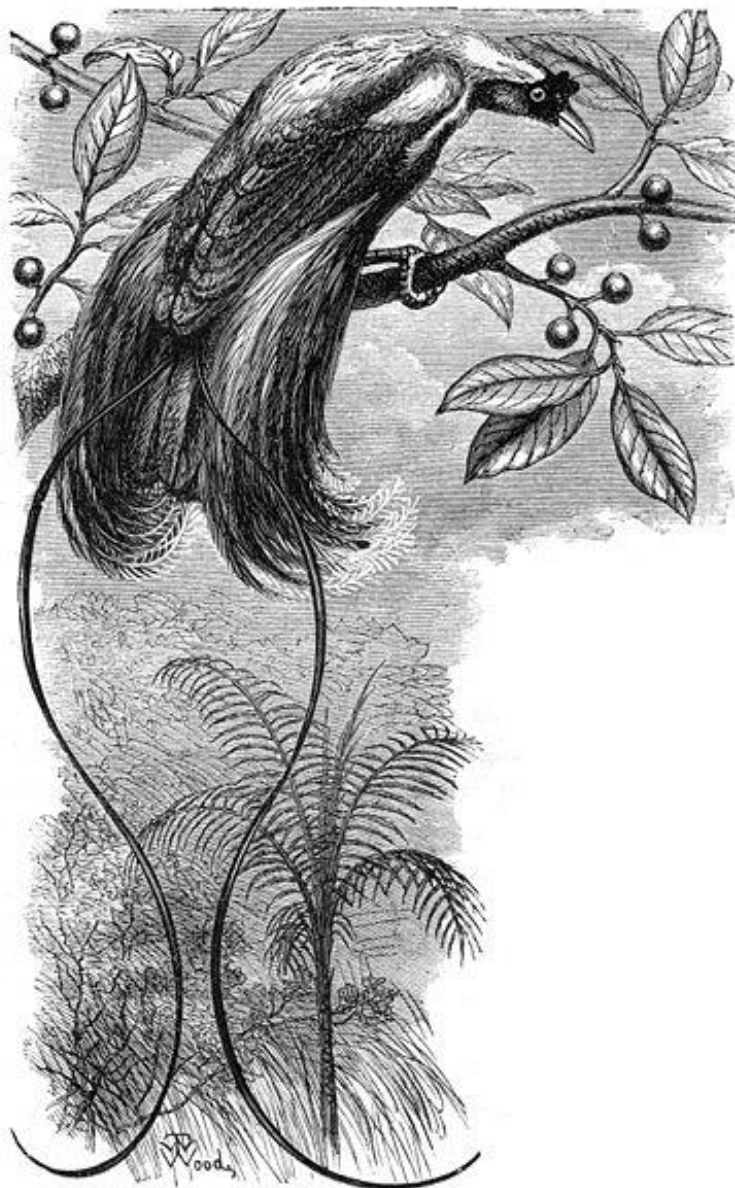


Figura 3. Ave-do-paráíso vermelha (*Paradisaea rubra*), umas das incríveis espécies de aves encontradas na região por Alfred Russel Wallace. Ilustração por T. W. Wood para a obra *O arquipélago Malaio*, 1869. Fonte: wallace-online.org

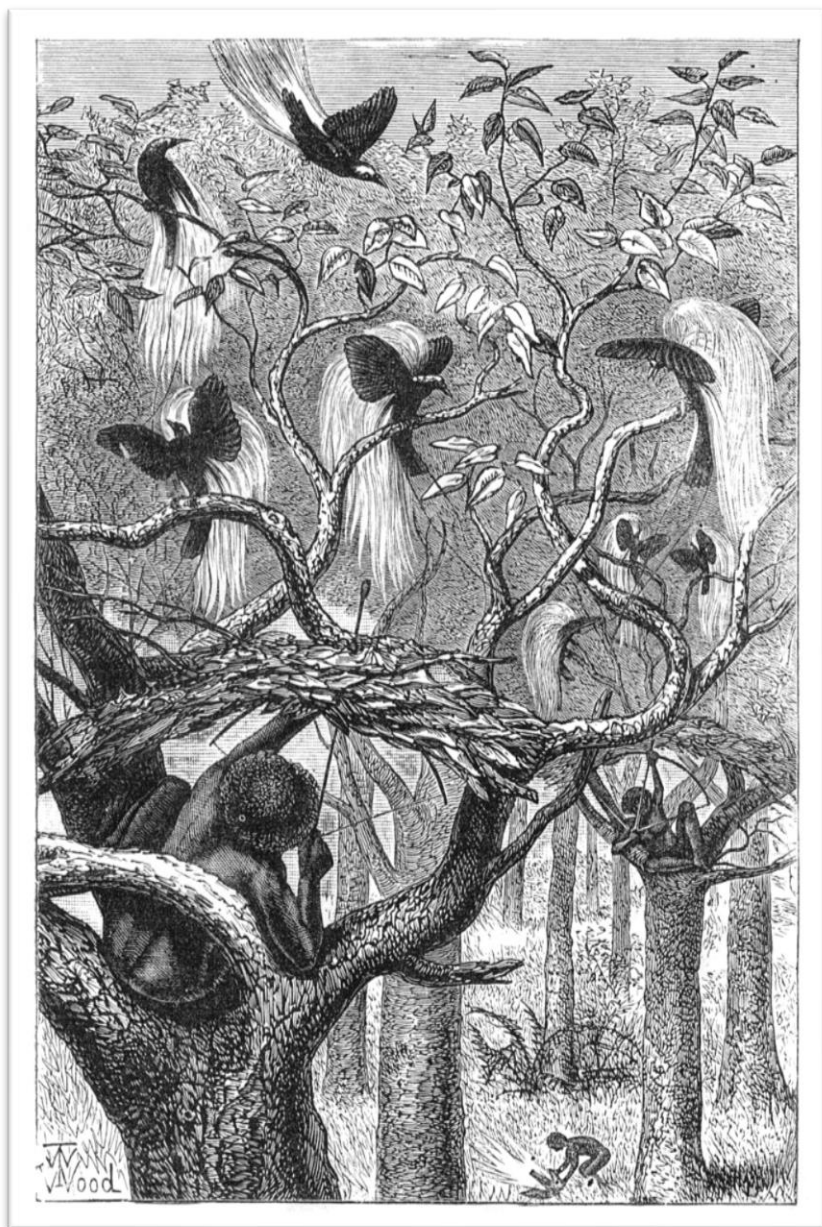


Figura 4. Os nativos de ARU atirando contra aves do paraíso. “CAPÍTULO XXIX – As Ilhas Ké” (Janeiro de 1857). Obra *O arquipélago Malaio*, 1869. Fonte: wallace-online.org

O emblemático “sapo voador de Wallace” (*Rhacophorus nigropalmatus*) foi coletado e descrito pela primeira vez por ele no ano de 1869, na Indonésia (Figura 5). Esse sapo, que usa as grandes membranas entre os dedos para planar durante os saltos de uma árvore à outra, é um exemplo bem interessante de convergência adaptativa quando comparado com o esquilo planador de Lord Derby (*Anomalurus derbianus*) da África, que também usa extensões de pele ligando braços e pernas para planar em seus saltos.

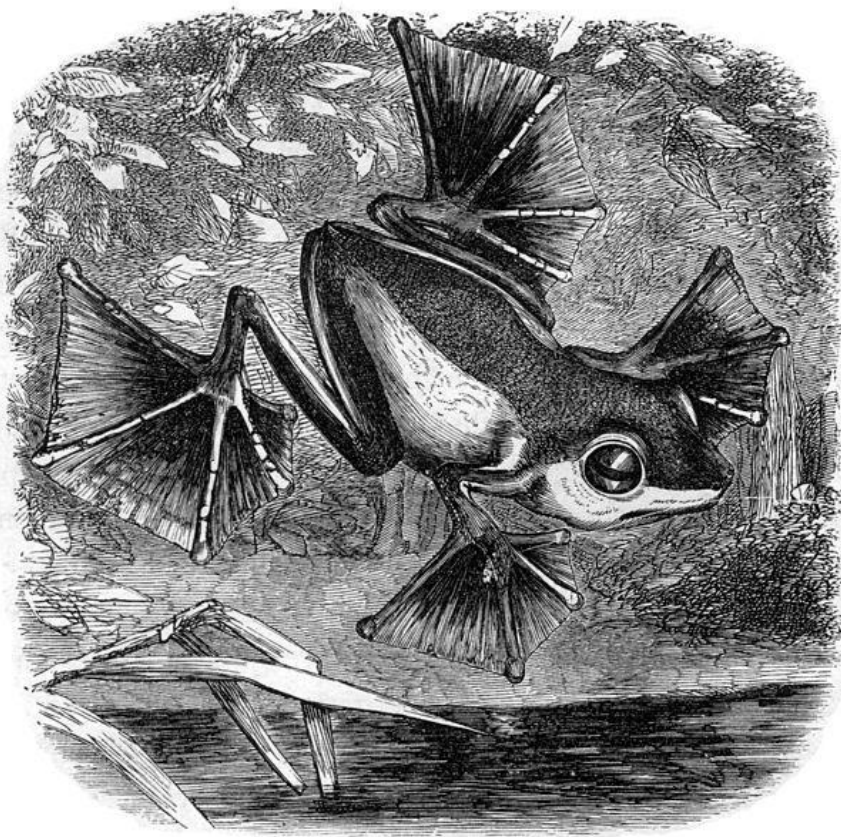


Figura 5. Sapo voador de Wallace, ilustração presente na obra *O arquipélago Malaio*, 1869. Fonte: wallace-online.org

Contribuições acadêmicas de Wallace para além das Ciências Biológicas

Atualmente, quando pensamos no trabalho de um naturalista, imaginamos que ele se compare a um biólogo de campo. Entretanto, o naturalista, além de estudar e descrever novas espécies de seres vivos, investiga também aspectos da história da Terra, incluindo tópicos que hoje são do campo da Física, Química e Geologia. Além disso, a História Natural do século XIX ocupava-se também do estudo de populações humanas em práticas análogas às dos historiadores e antropólogos contemporâneos (Rosa e Sobrinho, 2006). Wallace escreveu sobre evolução humana, questões raciais e etnográficas de diferentes povos, capacidades intelectuais e morais da espécie humana, e até mesmo tentou desenvolver uma teoria sobre a origem da linguagem (Wyhe e Smith, 2013).

Quando Wallace explorou o Amazonas e o Rio Negro, entre os anos 1848 e 1852, deixou anotações de grande interesse aos estudos culturais indígenas a respeito dos locais por onde passou. Algumas dessas comunidades eram praticamente desconhecidas, como as tribos do Rio Uaupés, no extremo oeste do rio Amazonas. Uma das notórias observações de Wallace foi referente à cultura musical, registrando em sua autobiografia a empolgação em encontrar danças, sons e rituais autênticos dos que chamou de “verdadeiros habitantes da floresta” (Ferreira, 1990; Wallace, 1905). Wallace também registrou uma das primeiras informações escritas sobre a cor, a forma e as dimensões observadas das pinturas rupestres de Monte Alegre no estado do Pará. Chegou a tecer algumas considerações sobre o sistema político-econômico baseado na escravidão, no Pará, embora tenha questionado a injustiça de manter crianças e adolescentes sem direitos à infância em tais condições de existência (Wallace, 1853).

Em 1870, anos depois do retorno à Europa, desde a sua última expedição, Wallace aceitou uma aposta com o líder da

Sociedade da Terra Plana, John Hampden, no valor de 500 libras, que seria o equivalente atual a cerca de 41.000 libras, para provar em público que a Terra é redonda. A Sociedade da Terra Plana considerava que pelo fato de o planeta ser plano, o raio de curvatura seria infinito e, portanto, não poderia ser medido. Wallace, estimulado pelo desafio e pela possibilidade de receber uma quantia em dinheiro para minimizar dificuldades financeiras, desenvolveu um experimento em um canal de navegação, que posteriormente ficou conhecido como “Experimento do Canal Bedford”. Estabeleceu dois pontos com estacas de mesma altura distantes a cerca de 10 km, em linha reta, no canal acima do nível da água. Ele montou um telescópio em uma ponte na mesma altura acima da água. Quando visto pelo telescópio, um objeto aparentava estar mais elevado do que o outro, mostrando a curvatura da terra; dessa forma, ele conseguiu demonstrar que as estacas não permaneciam alinhadas por conta da curvatura da Terra. O teste ainda apontou que o raio da Terra seria de 6.428 km, ou seja, levemente maior do que a estimativa de 6.378 km aceita atualmente (Ferreira, 2001). Tudo foi fiscalizado por engenheiros e o juiz da aposta declarou Wallace vencedor. Porém, o líder ativista não aceitou a derrota e lançou uma extensa campanha de combate à Wallace, que ficou envolto em uma batalha judicial a qual afetou profundamente a sua imagem acadêmica (Ferreira, 1990).

No terço final de sua vida, em 1881, foi o primeiro presidente da Sociedade pela Nacionalização de Terras, permanecendo no cargo por 30 anos. As ações dessa agremiação agitaram a sociedade britânica, promovendo discussões sobre a reforma agrária, dada a inclinação socialista de seu dirigente. Ele acreditava que os terrenos rurais deviam ser de propriedade do Estado e arrendados a produtores que fariam qualquer uso deles, desde que beneficiassem o maior número de pessoas, o que quebraria assim o poder dos ricos proprietários de terras da sociedade britânica. Wallace também escreveu extensivamente

sobre outras questões sociais, incluindo o direito ao voto das mulheres e o perigo do militarismo na política (Shermer, 2002; Ferreira, 1990).

Implicações de sua biografia para o ensino

Diferentemente de naturalistas como Darwin, oriundos da nobreza, na Era Vitoriana, Wallace era fruto de uma família modesta e teve que trabalhar a vida inteira para seu sustento. Aos 14 anos, deixou a escola para tornar-se aprendiz de construtor e, pouco tempo depois, aprendeu o ofício de agrimensor, realizando levantamento de propriedades rurais. A atividade ao ar livre acabou por desenvolver o interesse por história natural, especialmente botânica, geologia e astronomia (Ferreira, 1990; Wilson, 2000).

Wallace foi um autodidata, não chegou a estudar em uma universidade, mas suas experiências de trabalho e dedicação às leituras e às observações o impulsionaram a aprender Geometria, Cartografia, Botânica, Geologia e Astronomia. Isso lhe possibilitou até mesmo ministrar aulas de Topografia, Cartografia e Desenho (Horta, 2003; Shemer, 2002; Wilson, 2000). Ele foi o oitavo dos nove filhos de Thomas Wallace e Mary Greenell, um casal humilde que, durante a sua infância, editou uma revista literária e manteve uma das livrarias da cidade, atividades que foram favoráveis à formação do jovem Alfred. Como todo curioso, passava suas horas vagas na livraria da família e, posteriormente, em bibliotecas, imerso em leituras que influenciaram fortemente sua vida, como a obra *Uma viagem pelo Rio Amazonas*, de William H. Edwards (1847), que empolgou Wallace a conduzir sua primeira expedição ao Brasil (Wallace, 1905). Além disso, as vivências e experiências em campo foram decisivas para seu aprendizado. É importante ressaltar que dificuldades financeiras ou estruturais não foram um completo empecilho para o aprendiz, que manteve acesa sua

curiosidade e sua motivação intrínseca para buscar saber mais dos temas do seu interesse nos livros ou no mundo.

Em abril de 1848, Wallace chegou à atual cidade de Belém, no Pará, na companhia do amigo Henry Walter Bates (1825-1892). Os jovens aventureiros, Wallace com 25 anos e Bates 23 anos, esperavam custear a expedição com a coleta e a venda de espécimes de seres vivos e de minerais para museus e colecionadores particulares. Bates permaneceu por 11 anos no país e sua principal descoberta ilustra todos os livros didáticos de Biologia – o Mimetismo Batesiano. Esse tipo de mimetismo ocorre quando uma espécie evolui características morfológicas ou comportamentais que a fazem parecer com outra espécie considerada repugnante pelo predador, concedendo-lhe certa proteção contra predadores.

Destaca-se em seu relato de viagem, pelo Brasil, as experiências proporcionadas pela expedição à Amazônia, onde três fatos o impressionaram: o primeiro deles foi a imensidão da “floresta tropical virgem, linda e sublime”. O segundo foi a grande variedade e a “rara beleza” dos pássaros e borboletas locais, algo de causar “arrepio, admiração, e espanto só de lembrar”. O terceiro foi o primeiro e surpreendente encontro com indígenas locais, “o homem em seu estado natural” (Wallace, 1889).

Em 1852, o seu navio carregado de espécimes coletados e anotações de observações pegou fogo e naufragou quando retornava para a Europa. Com exceção de parte do diário e de alguns desenhos de peixes e palmeiras, ele perdeu todo o material que havia coletado durante dois anos no Alto Rio Negro, incluindo espécimes vivos. A coleção particular de insetos e aves, formadas desde que chegou ao Brasil, perdeu-se, impedindo-o de descrever centenas de novas espécies. Wallace e outros náufragos da tripulação tiveram muita sorte em sobreviver por 10 dias em botes precários, sendo salvos em alto-mar por um cargueiro que passava rumo à Inglaterra. Mesmo assim, o entusiasmo não desapareceu, apesar de terem se extraviado quase todas as suas anotações.

Wallace ainda foi capaz de escrever seis artigos científicos com base nas anotações que conseguiu salvar, incluindo o texto sobre “Os macacos da Amazônia”. Também produziu dois livros: *Palmeiras da Amazônia e seus usos* e *Narrativa da viagem ao Rio Negro e Amazonas* (Ferreira, 1990; Horta, 2003; Wilson, 2000).

Os trabalhos lhe conferiram certo prestígio, fornecendo-lhe condições para reiniciar suas atividades de explorador em sua segunda expedição, para o arquipélago Malaio, onde permaneceu 11 anos (1854-1862). Durante o período em que esteve na região, realizou centenas de visitas às ilhas, coletou uma incrível quantidade de espécimes: em torno de 125 mil, próximo de 5 mil eram espécies novas à ciência. As experiências desse período estão relatadas na obra *O Arquipélago Malaio* (1869), considerado o melhor livro de viagem científica do século XIX, descrevendo a captura de orangotangos, aves-do-paraíso e o convívio com os povos nativos (Figura 6) (Ferreira, 1990; Horta, 2003; Wilson, 2000).

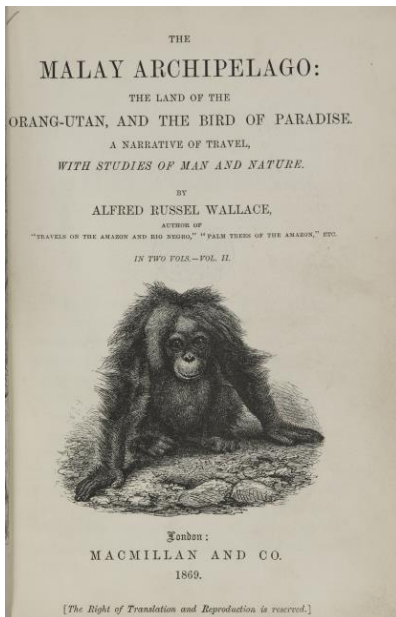


Figura 6. Folha de rosto da primeira edição da obra *O arquipélago Malaio*, 1869 (British Library).

Após sua última expedição e retorno para a Inglaterra, Wallace começou a se envolver com o espiritismo, no início com certo ceticismo, porém, convencido, se manteve adepto até o final de sua vida. Raramente lembrado quando comentamos seus trabalhos escritos, encontra-se uma expressiva quantidade de artigos e livros sobre

espiritismo. O fato de Wallace ser adepto e realizar divulgação do espiritismo prejudicou severamente sua carreira científica. Somou-se a isso também seu endosso em causas impopulares, como a frenologia, a qual sem bases empíricas identificava habilidades intelectuais com base na forma do crânio, além de apoiar o mesmerismo, uma forma de hipnotismo muito criticado na época. Ele também se envolveu com ativistas contrários à vacinação, o que afetou a sua reputação (Glickman, 2009; Gross, 2010; Shermer, 2002). Glickman (2009) e Gross (2010) ainda apontam para o fato de que posicionamentos políticos e religiosos se infiltraram na ciência wallaciana, especialmente quando o assunto era a mente humana, o que interferiu de forma negativa na recepção às suas publicações.

Os posicionamentos socialistas de Wallace fizeram com que ele, comparado a Darwin, valorizasse menos o instinto e atribuisse maior importância ao aprendizado e à forma como o ambiente pode moldar os humanos. O posicionamento pró-espiritismo de Wallace, aliado ao foco adaptacionista utilitarista de suas pesquisas, bem como a sua rejeição à seleção sexual, levaram-no a concluir que a seleção natural isolada de uma inteligência superior seria incapaz de explicar a alta capacidade mental humana, dada a suposta baixa exigência intelectual enfrentada pelos humanos primitivos (Glickman, 2009; Gross, 2010). Essa conclusão criacionista de Wallace sobre a mente humana está, hoje em dia, completamente descreditada, pois após muitas pesquisas etológicas, interculturais, neurocognitivas e de genética comportamental os psicólogos evolucionistas concluem que a mente humana é sim produto de processos naturais como seleção natural, sexual, autodomesticação, coevolução gene-cultura entre outros (Pinker, 1998).

Portanto, a indiferença a que Wallace foi submetido pela comunidade científica pode ter pelo menos duas explicações: 1) pertencia a uma classe socioeconômica desfavorecida e apresentava uma orientação política de esquerda, diferente da

tradicional elite social inglesa, a qual era responsável pelo conhecimento científico reconhecido na época; 2) envolveu-se em controvérsias e erroneamente apoiou as pseudociências da frenologia, do mesmerismo, o espiritismo e criacionismo. Embora existissem eclesiásticos na academia científica, eles não eram espíritas e, por isso, o rejeitavam. Em conjunto, esses fatores podem ter contribuído para a resistência às suas ideias pela sociedade que dominava o cenário científico da época (Ferreira, 1990; Glickman, 2009; Gross, 2010; Horta, 2003; Wilson, 2000).

Ao final de sua vida, Wallace residia na pequena cidade de Broadstone, no sul do Reino Unido, onde faleceu em 7 de novembro de 1913. Durante seus 90 anos de vida, produziu 22 livros e mais de 700 artigos, englobando uma grande diversidade de temas. Embora pouco popular, Wallace foi membro de um grande número de sociedades acadêmicas, recebendo títulos e premiações de diversas universidades e instituições. Entre elas, a medalha de Ordem de Mérito, em 1908, premiação oferecida pelo império britânico. Foi a quinta personalidade a receber a medalha de ouro da Sociedade Lineana, em 1892. A mesma sociedade estabeleceu o prêmio “Medalha Darwin-Wallace” para descobertas relacionadas à biologia evolutiva, uma forma de reconhecer e reparar a participação de Wallace (Wyhe e Smith, 2013). Diversas homenagens póstumas ao redor do globo terrestre e até fora dele tem sido realizadas para Wallace, entre elas, uma cratera na Lua foi batizada de Wallace, em 1935, outra cratera em Marte também recebeu a nomeação de Wallace, em 1973, devido às suas contribuições astrobiológicas. Há um grande número de institutos, departamentos, jardins botânicos que são designados com o nome de Wallace, prestando o devido reconhecimento por sua vida e obra (Wyhe e Smith, 2013).

Conhecer a história e um pouco dos trabalhos desenvolvidos por Wallace ressalta o papel ativo do aprendiz na construção de seu próprio conhecimento, especialmente a importância da leitura na infância, bem como da perseverança

frente às muitas adversidades encontradas. Lembrando que Wallace não teve acesso a uma educação formal e, mesmo assim, conseguiu, através do esforço e da disciplina, instruir-se sobre os assuntos do seu interesse. Podemos destacar ainda que a criatividade pode ser construída, mesmo quando não existe acesso aos melhores recursos de ensino, embora tais recursos possam favorecê-la. Ao contrário de Darwin, que estudou nas melhores universidades inglesas e provinha de uma família de posses, Wallace, ainda que lembrado apenas como naturalista à sombra de Darwin (Shermer, 2002), atingiu diversas áreas do conhecimento e contribuiu volumosamente para o progresso científico, apesar de ao final de sua vida ter cometido o grave erro de misturar ciência com pseudociência, religião e misticismo (Ferreira, 1990; Horta, 2003; Wilson, 2000).

Considerações finais

Este ensaio teve como objetivo ressaltar e compilar algumas das principais contribuições acadêmicas de Alfred Russel Wallace. O conhecimento sobre as várias contribuições do naturalista para o desenvolvimento de diferentes áreas hoje em dia designadas como Ciências Naturais, Exatas e Sociais fornecem subsídios para um ensino de ciências mais abrangente e interdisciplinar sobre sua figura. Está claro que a lembrança do nome de Wallace apenas como coautor da teoria da evolução por seleção natural é insuficiente para honrar o alcance das suas ideias e trabalhos. Dessa forma, este ensaio apresentou contribuições de Wallace relevantes para o ensino de Evolução, Biogeografia, Antropologia, Primatologia, Coloração Animal, Ambientalismo, Astrobiologia, Ciências Sociais e Exatas. Este ensaio também buscou enfatizar a importância do papel ativo pelo qual o aprendiz de qualquer idade deve assumir na construção de seu próprio conhecimento, cultivando a curiosidade, lendo muito e viajando pelo mundo.

A biografia de Wallace também deixa clara a importância do esforço e dedicação autônoma e ativa para atingir feitos acadêmicos consideráveis e realizar contribuições científicas diversas e relevantes. É importante deixar claro que a biografia de Wallace seja inspiradora tanto para incentivar os alunos a fazerem o que ele fez certo, como explorar o mundo, descobrir novas espécies e abrir caminho para novas áreas do conhecimento, quanto para desencorajar os alunos a fazer o que ele equivocadamente, como misturar o saber científico com formas de saber sem base factual, que é o caso das pseudociências e religiões. O tributo às personalidades científicas consagradas, além de contextualizar e humanizar as pessoas por trás das obras, criando possíveis modelos inspiradores para as novas gerações, é relevante também na inclusão e ampliação da dimensão histórica para o ensino de ciências. Ressaltar a história da ciência pode servir como um importante recurso didático, ao mesmo tempo interessante e encorajador da aprendizagem em vários níveis, tanto no ensino de Biologia quanto em outras áreas do conhecimento (cf., Martins, 1990).

Como destacado em Carmo e colaboradores (2009), introduzir o estudo de Wallace no ensino de Biologia e Ciências em geral tem o potencial de resgatar um autor severamente ignorado, e de trazer para a sala de aula uma discussão sobre alguns tópicos relevantes a respeito da própria natureza da ciência e do fazer científico. Como vimos em uma iniciativa recente, Souza (2014) utiliza as palmeiras brasileiras estudadas por Wallace como base para os alunos realizarem atividades relacionadas à classificação biológica, apresentando não apenas a viabilidade de incorporar aspectos da História da Ciência e da biografia de Wallace para o ensino de ciências, mas também oferecendo metodologias e materiais inovadores, bem como resultados positivos sobre o aprendizado dos alunos do ensino fundamental. Destacamos aqui dois temas contidos na biografia de Wallace que podem ser usados em sala de aula por estarem cada vez mais atuais, infelizmente: a rejeição errônea à vacinação e a crença infundada na Terra plana. Wallace figurou no lado equivocado da

história com relação à vacinação, já que hoje sabemos que elas não só são seguras como também muito responsáveis pela redução da mortalidade infantil e erradicação de algumas doenças sérias. Porém, com relação à Terra plana, Wallace se posicionou com um legítimo cientista não só por rejeitar essa crença infundada como também por se dispor a testar a teoria ao ar livre em frente a todos sendo capaz de até medir a circunferência da Terra.

Consideramos que nosso ensaio consegue agrupar as principais contribuições acadêmicas de Wallace em várias áreas do saber, ressaltar os principais aspectos de sua biografia e aliar isso à necessidade de reparação história sobre sua figura. Aliado a isso, destacamos a importância de destacar a vinda de Wallace ao Brasil no ensino de Biologia em nosso contexto nacional. Com isso, nosso ensaio aponta para uma nova e promissora oportunidade e faz um convite aos professores para pensarem sobre as muitas formas que Alfred Russel Wallace pode contribuir para o ensino de ciências em geral.

Referências

- ALVES, K.S.G; FORSBERG, M.C. A história da biologia e a formação de professores de ciências: a contribuição de Alfred Russel Wallace para a teoria da evolução. *In: Encontro Nacional de Pesquisa em Educação em Ciências*, p. 7, 2009; Florianópolis/SC. Florianópolis: ABRAPEC, 2009.
- CARMO, V.A.; BIZZO, N.; MARTINS, L.C.P. Alfred Russel Wallace e o princípio da seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, v.4, p. 209-233, 2009.
- CRONIN, H. *A formiga e o pavão: altruísmo e seleção sexual de Darwin até hoje*. Tradução C. Fragoso e L. C. B. de Oliveira. Campinas: Papirus, 643p. 1995.
- DENNET, D.C. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Touchstone, 586p. 1995.
- FERREIRA, R. *Bates, Darwin, Wallace e a teoria da evolução*. Brasília: Editora da UnB, 136p. 1990.

- _____. Como medir o raio de curvatura da terra com auxílio de um canal de navegação. *Revista Brasileira de Ensino de Física*, São Paulo, v. 23, n.2, p. 236-237, 2001.
- GLICKMAN, S. E. Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, and the Evolution / Creation of the Human Brain And Mind. *Gayana Concepción*, v. 73, n. 1, p. 32-41, 2009.
- GROSS, C. Alfred Russell Wallace and the evolution of the human mind. *The Neuroscientist*, v. 16, n. 5, p. 496-507, 2010.
- HORTA, M.R. A primeira teoria evolucionista de Wallace. *Scientie Studia*, v. 1, n. 4, p. 519-530, 2003.
- KUTSCHERA, U. History of science: Wallace pioneered astrobiology too. *Nature*, v. 489, p. 208, 2012.
- MARTINS, L.C.P. A História da Ciência e o Ensino de Biologia. *Jornal Semestral do Grupo de Estudo e Pesquisa em Ensino e Ciência da Faculdade de Educação da Unicamp*, v. 5, p. 18-21, 1998.
- MAYR, E. *Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica*. Tradução: M. Leite. São Paulo: Companhia das Letras, 272 p., 2005.
- MEYER, D.; EL-HANI, C.N. *Evolução: o sentido da biologia*. São Paulo: UNESP, 136 p., 2005.
- NEW, T. R. Neuroptera of Wallacea a transitional fauna between major geographical regions. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, n. 48, p. 217-227, 2002.
- OLLERTON, J. Speciation: Flowering time and the Wallace Effect. *Heredity*, v. 95, p. 181-182, 2005.
- PINKER, S. *Como a mente funciona*. Tradução: Motta, L.T. São Paulo: Companhia das Letras, 1998.
- PRESCOTT, G.W.; WILLIAMS, D.R.; BALMFORD, A.; GREEN, R.E Quantitative global analysis of the role of climate and people in explaining late Quaternary megafaunal extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 20, n. 109 (12), p. 4527-4531, 2012.
- ROSA, R.T.D; SOBRINHO, J.B.S. Publicações brasileiras e o desenvolvimento das ciências no século XIX. *Episteme*, Porto Alegre, v. 11, n. 23, p. 117-149, 2006.

SHERMER, M. *Darwin's Shadow. The Life and Science of Alfred Russel Wallace*. New York: Oxford University Press, 444 p., 2002.

SMITH, C. *Alfred Russel Wallace: a capsule biography*. Disponível em: <<http://www.wku.edu/~smithch/wallace/BIOG.htm>>. Acesso em: 6 jul. 2017.

SOUZA, R. A. L. *A viagem de Alfred Russel Wallace ao Brasil: uma aplicação de história da ciência no ensino de biologia*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação Interunidades em Ensino de Ciências da Universidade de São Paulo, 375 p. 2014. Disponível em: <<http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/81/81133/tde-13042015-144132/en.php>>. Acesso em: 6 jul. 2017.

TIDON, R.; VIEIRA, E. O ensino da evolução biológica: um desafio para o século XXI. *ComCiência*, Campinas, n. 107, 2009.

VILLELA, O. F. Alfred Russel Wallace 1833-1913. *Ciências: Revista de Difusión*. Número especial de evolución 1, p. 1-11, 1988. México: Faculdade de Ciências, UNAM. Disponível em: <<http://www.ejournal.unam.mx/cns/espn002/CNSEo202.pdf>>. Acesso em: 6 jul. 2017.

WALLACE, A. R. *Darwinismo: uma exposição da teoria da seleção natural com algumas de suas aplicações (1889)*. Tradução: Danesi, A.P. São Paulo: EDUSP, 432 p., 2012.

_____. *My Life; A Record of Events and Opinions*. 2 volumes. London: Chapman & Hall, 465p. 1905.

_____. *Viagens pelos rios Amazonas e Negro*. Tradução: Amado, E. Belo Horizonte: Itatiaia, 630 p. 1979.

_____. Sobre a tendência das variedades a afastarem-se indefinidamente do tipo original. *Scientiae Studia*, São Paulo, v. 1, n. 2, p. 231-243, Junho 2003.

WILSON, J. *The Forgotten Naturalist: In search of Alfred Russel Wallace*. City: Arcadia/Australian Scholarly Publishing Pty Ltd, 263 p., 2000.

WYHE, J. van; SMITH, C. H. *Wallace Online*. Disponível em: <http://wallace-online.org/> Acesso em: 6 jul. 2017.

FRITZ MÜLLER, O NATURALISTA DO SÉCULO XIX E POSSÍVEIS RELAÇÕES COM A EDUCAÇÃO NA CONTEMPORANEIDADE

Flavia Pacheco Alves de Souza
Andrea Paula dos Santos Oliveira Kamensky

Quanto mais alta a construção, tanto mais ampla, em fatos bem reconhecidos, deve ser a base que a sustenta (Müller, 2009, p. 71).

Introdução

O ensino de biologia no Brasil sofreu grande influência do ensino europeu, sendo que os objetivos da década de 1950 para a disciplina, então denominada História Natural, eram predominantemente informativos e formativos (Krasilchik, 2004).

Esse caráter formativo e informativo ainda é muito comum no ensino atual de Biologia, visto que os conteúdos biológicos (Citologia, Embriologia, Genética, Zoologia, Evolução, Ecologia, etc...) são divididos em áreas temáticas, sem que muitas vezes aconteça uma relação entre elas, ocasionando, para os estudantes, dificuldade na aprendizagem dos conceitos, fazendo com que o ensino seja feito de forma descritiva, com excesso de terminologia e vocabulários específicos (Krasilchik, 2004).

Nesse sentido, a história da ciência pode ser capaz de proporcionar uma aprendizagem por meio da reflexão sobre a própria construção dos conceitos e dos conteúdos de Biologia para que, de fato, os estudantes tenham uma alfabetização multidimensional e, assim, sejam capazes de compreender a disciplina como conhecimento, processo e instituição (Krasilchik, 2009).

Porém, conforme nos alerta Martins (2006), a história da ciência não deve substituir o ensino, mas complementá-lo. Esse mesmo autor sugere a utilização de “episódios históricos” em sala de aula, estratégia que permite aos estudantes compreender as

inter-relações existentes entre ciência, tecnologia, sociedade e ambiente, a partir do estudo específico lecionado pelo professor. Para além de incorporar a história da ciência como uma espécie de “curiosidade” nos processos de ensino-aprendizagem, o desafio dos educadores do século XXI é conseguir contextualizar historicamente os saberes que mediam junto aos estudantes. Assim, poder tentar promover na prática ligações inter e transdisciplinares entre conhecimentos científicos, das áreas de Ciências Naturais, Exatas ou Humanas, buscando superar a hiperespecialização vigente e construir uma visão mais complexa e global, por exemplo, das relações dos seres humanos com a natureza ao longo do tempo e em espaços plurais.

A história da ciência no ensino já vem sendo valorizada nos últimos anos pelos educadores (Beltran, 2014). Todavia, apesar da grande quantidade de materiais sobre esse tema, ainda há uma carência na qualidade destes, conforme apontado por Martins (2006), visto que muitos profissionais que se aventuram a escrever sobre história da ciência não têm uma formação adequada, gerando materiais didáticos com uma imagem deturpada da natureza da ciência, geralmente demonstrando que o conhecimento científico é feito por acúmulos de ideias, em uma escala linear.

Essa visão deturpada da ciência só pode ser mudada com a utilização de materiais didáticos que se preocupem com a construção do discurso científico e seus significados para determinada época, sem anacronismos (Alfonso-Goldfarb, 2004, p. 79). Dentro dessa perspectiva historiográfica, a utilização da história da ciência em sala de aula passa de simples estratégia didática para ilustrar conhecimento científico, para uma prática integrada e constante do professor, capaz de articular as informações, pois percebe o contexto, as relações existentes e integra os saberes. Além de contextualizar as relações, a história da ciência como instrumento integrador na prática rompe com a visão de acúmulo de conhecimento, fazendo com que se mude a ideia de

progresso, de uma visão segura e simples, para uma visão complexa e problemática dos saberes e conhecimentos científicos em permanente construção e desconstrução (Morin, 2013, p. 98).

A apropriação do discurso histórico nas aulas de biologia também rompe com a concepção empirista da ciência de que as teorias e experimentos são realizados de forma clara e linear, mas demonstra a dificuldade de construção do conhecimento e a ciência como uma atividade dinâmica e viva, sujeita a reconstruções, rompendo com o senso comum dos estudantes de que a ciência é uma atividade pronta e acabada, mas expondo que ela é um produto social, cultural, humano e histórico.

Contudo, Martins (2006) nos alerta que a utilização da história da ciência em sala de aula necessita de alguns pressupostos, para que ela de fato auxilie e não atrapalhe o processo de aprendizagem. Para esse autor, o professor não deve se utilizar de biografias longas, sem referência às ideias científicas, culturais, históricos e sociais envolvidas no processo estudado; não deve exaltar apenas os experimentos que “deram certo”, mas valer-se dos erros, dificuldades e propostas alternativas; e também não deve desvalorizar a experiência do estudante, mas sim trabalhar com ela, demonstrando no seu pensamento similaridades com o processo de construção do conceito ensinado.

Neste capítulo buscamos integrar a história da ciência ao ensino, oferecendo material sobre Fritz Müller para ser utilizado no ensino de Biologia. Após consultas a livros didáticos, observamos que há uma carência de dados sobre esse autor. Dessa forma, oferecemos ao professor dados e referências que possam ser utilizados em suas aulas, trabalhando o contexto do cenário evolutivo do século XIX, a partir dos trabalhos de Müller realizados no Brasil, contribuindo, dessa forma, para uma educação integrada e complexa, que busca apresentar o conhecimento científico da área de Biologia como construção e processo por sujeitos em diálogo ao longo do tempo, possibilitando que os estudantes construam um olhar contemporâneo e sensível frente à natureza e

suas inter-relações, através do *imprinting* que a história da ciência pode proporcionar

Quem foi Fritz Müller?

Johann Friedrich Theodor Müller nasceu no dia 31 de março, na aldeia de Windischholzhausen, distrito de Erfurt, na Turíngia, Prússia, no que hoje seria a região central da atual Alemanha (Figura 1).



Figura 1. Mapa atual da Alemanha, retirado de: <http://m.folha.uol.com.br/mundo/2009/11/648425-alemanha-passou-mais-de-quatro-decadas-dividida-veja-mapa.shtml>. Acesso em: 10 jul. 2014.

O menino receberia ao longo da vida diferentes nomes: no mundo científico se estabeleceu a forma abreviada, Fritz Müller; Fritz Müller-Desterro nos círculos científicos europeus¹ e, por fim, a forma “abrasileirada” de Frederico Müller, como assinava alguns

¹ Como o nome Fritz Müller era comum no círculo científico alemão da época, foi sugerido por Ernst Haeckel (1934-1919), zoólogo e seu correspondente, que Müller ficasse conhecido no círculo científico alemão como Fritz Müller-Desterro, capital da província de Santa Catarina. Tal associação de seu nome com “Desterro” nunca o agradou (Castro, 2007, p. 61).

de seus artigos publicados no Museu Nacional. Notavelmente, um grande destaque em sua família, pois ele era o primogênito de seis irmãos: três homens e três mulheres.



Figura 2. Fritz Müller. Imagem de domínio público.

Alguns dos aspectos que podem ser estudados sobre a trajetória biográfica de Fritz Müller, seja pela análise de sua correspondência com familiares, seja pela bibliografia existente, é que ele cresceu passeando pelos campos e bosques de Erfurt, acompanhado ora por seu pai, ora por seu avô materno, que lhes ensinavam curiosidades da natureza. Como escreveria mais tarde ao irmão Hermann (1829-1883)², recordando a figura do pai: “nós,

² Seu irmão, Heinrich Ludwig Hermann Müller (1829-1883), dedicou-se principalmente aos estudos de Botânica e Entomologia. Foi professor em Schwerin (1854-1855) e professor de Ciências Naturais e diretor na Realschule em Lippstadt (1855-1883). Dentre suas obras, destaca-se a publicada em 1872: *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider* (Fertilização das flores através dos insetos e a adaptação mútua de ambos). Fritz correspondia-se

irmãos, herdamos dele o amor pela natureza viva” (Castro, 2007, p. 22).

West (2016, p. 8) relata que o pai de Müller teve um papel primordial em encorajar os irmãos para observar a natureza durante os longos passeios. Também construiu com a ajuda dos filhos, Fritz e Hermann, um herbário para cultivo e observação de plantas. De fato, o entusiasmo do pai pela natureza despertou o interesse de ambos os filhos para as Ciências Naturais.

Na adolescência, vai residir temporariamente com o avô, em Erfurt, para cursar o ginásio. Nesse período, chegou a fazer um curso de Farmácia e foi aprendiz do ofício, demonstrando grande interesse pela Botânica e pela observação da natureza, o que o levou a escolher o curso de Filosofia na Universidade de Berlim³, matriculando-se prioritariamente nas disciplinas ofertadas de Ciências Naturais e de Matemática.

Apesar de Müller ter seguido o caminho das Ciências Naturais, ele também possuía grande interesse e facilidade com idiomas, chegando a comentar, em 1881, em carta ao seu irmão Hermann que, se tivesse obtido apoio em Erfurt às suas tentativas em aprender italiano, russo, árabe e sírio, provavelmente teria sido linguista em vez de naturalista (Zillig, 1997, p. 45). Essa facilidade de Müller com idiomas também é demonstrada com o português – língua em que ministrou aulas em Desterro, atual Florianópolis, e escreveu artigos para o Museu Nacional – e com o inglês, idioma que nunca falou, mas que escrevia corretamente para se comunicar com outros naturalistas. O amigo Darwin, mais de uma vez, o elogiou em cartas, acerca da facilidade com que Müller se comunicava em inglês, destreza essa que ele não possuía com o

assiduamente com Hermann contando suas descobertas, remetendo materiais e recebendo dele artigos científicos e livros da Alemanha. Um total de 286 cartas estão contabilizadas entre Hermann e Fritz (Zillig, 2004, p. 31).

³ A Universidade de Berlim foi inaugurada em 1810 pelo educador Wilhelm Humboldt, irmão mais velho do naturalista Alexander Humboldt. A partir de 1828, ficou conhecida como Universidade de Friedrich Wilhelm, homenageando o rei da Prússia, Friedrich Wilhelm III. Em 1840, passou a denominar-se Universidade de Humboldt, em homenagem ao seu fundador.

alemão, língua natural do amigo.

Matriculado na Universidade de Berlim em 1841, teve aulas com Johannes Peter Müller (1801-1858)⁴, conhecido filósofo natural do século XIX e que o orientou em suas pesquisas com sanguessugas⁵, chegando a presentear Müller com seu primeiro microscópio, utilizado para observação dos ovos desses anelídeos coletados nas pesquisas e também seu primeiro instrumento técnico de trabalho no Brasil.

Após se doutorar em Filosofia, matriculou-se na Universidade de Greifswald para cursar Medicina em 1845. A escolha da Medicina vinha pelo fato de poder tornar-se médico de bordo em algum navio de expedição científica, o que lhe garantiria estabilidade financeira, ao mesmo tempo em que lhe proporcionaria tempo e locais diversos para suas pesquisas na natureza.

No período do curso de Medicina em Greifswald, ele começou a participar de vários círculos liberais estudantis. Nas rodas de conversas se discutia religião e filosofia. Por meio dessas discussões e leituras, ele se contrapôs à visão religiosa que recebeu em sua formação familiar e passa a defender o direito de cada indivíduo à liberdade para seus assuntos pessoais que deveriam estar ligados à consciência (West, 2003, p. 33-53).

Essa mudança de perspectiva filosófica acerca das liberdades individuais e do papel da religião na sociedade –

⁴ Johannes Peter Müller (1801-1858), professor de Anatomia e Fisiologia da Universidade de Berlim, contribuiu para as Ciências Naturais em diversos campos como a Fisiologia, Neurobiologia, Embriologia e Zoologia. Foi um dos mentores da corrente mecanicista difundida na segunda metade do século XIX. Como professor da Faculdade de Medicina de Bonn, publicou em 1826 um estudo sobre a fisiologia da visão humana e animal, demonstrando que cada órgão sensorial respondia a estímulos diferentes de forma específica, informação até então não conhecida, que causou grande impacto na Fisiologia e considerada seu primeiro trabalho original de pesquisa. Também realizou pesquisas e contribuições sobre a estrutura dos ossos, cartilagens, da formação da imagem da retina e da propagação do som no ouvido.

⁵ As sanguessugas são anelídeos da classe dos hirudíneos. Eram utilizadas até metade do século XX em tratamentos de sangria com humanos, pois muitas espécies são hematófagas (alimentam-se de sangue).

sintonizada com o contexto histórico vivido no século XIX em meio à construção da Alemanha como Estado moderno – foi essencial para o desenvolvimento de suas pesquisas científicas, em que não aceitou os fatos comumente estabelecidos como certezas inquestionáveis. Antes, realizou suas próprias investigações para estabelecer novos fatos ou, segundo ele, confirmar o que era “universalmente aceito” ou para refutar os “sacerdotes da ciência”, como ele denominava criticamente os pesquisadores de seu tempo que não aceitavam mudanças no já conhecido mundo científico, firmado em “bases sólidas”.

Os primeiros anos no Brasil

Em 1852, Müller emigra ao Brasil acompanhado de sua esposa, sua segunda filha e seu irmão August⁶. Sua saída da Alemanha deveu-se, principalmente, à situação política e econômica vigente a qual não conseguia tolerar. De 1815 a 1866, a Alemanha era um conglomerado de 39 estados individuais, denominado “Liga Alemã”, cujo principal objetivo era a restauração do Antigo Regime anterior à Revolução Francesa. Com a consolidação do Estado moderno alemão e o advento da industrialização no país, iniciou-se um processo de pauperização de âmbito regional e social, que culminou na emigração de muitas famílias inteiras a outros países.

A fim de oferecer à sua família melhores condições de vida, longe daquela Alemanha que se constituiu no século XIX e que contradizia seus ideais sociais, políticos e religiosos, Müller escolhe emigrar ao Brasil, devido ao conhecimento que possuía acerca da riqueza de fauna e de flora do país. Tal conhecimento provavelmente foi adquirido anos antes na farmácia do avô, através de conversas com os naturalistas frequentadores do

⁶ A primeira filha de Müller com Karoline morreu com cerca de três anos de idade na Alemanha, em abril de 1852. Na viagem ao Brasil vieram com a segunda filha, Johanna, nascida em março de 1852.

estabelecimento, acrescido da leitura de contemporâneos, exemplo do médico botânico Martius e do zoólogo Spix, que produziram um relato de suas expedições no Brasil, considerado no século XIX a maior fonte para conhecimento do país⁷ (Castro, 2007).

Müller conhecia anteriormente o fundador de uma colônia alemã no Brasil, Hermann Bruno Otto Blumenau (1819-1899), antigo funcionário da farmácia de seu avô. Durante o ano de 1848, instalou-se no Vale do Itajaí fundando uma colônia, a qual leva seu nome até a atualidade.

O Dr. Blumenau, como era conhecido, veio à primeira vez ao Brasil em 1846, visitando as colônias alemãs já instaladas no Rio Grande do Sul e em Santa Catarina. Apresentou-se ao então imperador D. Pedro II com cartas de Alexander Humboldt e Carl Martius e, em 1848, negociou com o governador da província de Santa Catarina a compra de 220 km² de terras na margem do Itajaí. Nesse mesmo ano voltou para Alemanha para aliciamiento de imigrantes para as “novas terras” e, em 1850, publicou um folheto de divulgação sobre as colônias brasileiras, amplamente divulgado na Alemanha (Castro, 1997).

Nos primeiros dias no Brasil, hospedaram-se na casa do fundador, o Dr. Blumenau. A colônia (Figura 3), nesse período, contava com 12 famílias. Os irmãos se instalaram em lotes às margens do ribeirão Garcia, há uma hora da sua junção com o Itajaí⁸. Na época, era comum as distâncias entre os locais serem medidas pelo tempo gasto de viagem, a pé ou por embarcação. Nesse sentido, a distância da casa dos irmãos Müller ao Rio Itajaí era de uma hora de embarcação.

⁷ Além da obra de Martius e Spix, os livros do barão Wilhelm Ludwig Eschwege (1777-1855) eram muito conhecidos na Alemanha. Ele veio ao Brasil com a Corte portuguesa em 1808, sendo nomeado superintendente das jazidas de ouro de Minas Gerais. Seus livros sobre as jazidas minerais brasileiras foram publicados na Alemanha e provavelmente foram responsáveis pela emigração de muitos alemães que sonharam em fazer fortuna nos trópicos.

⁸ O local refere-se ao atual bairro da Garcia, em Blumenau.



Figura 3. Blumenau em meados de 1850, período de chegada dos irmãos Müller. Ilustração: Acervo Histórico de Blumenau.

O fundador da colônia era um protestante conservador que temia que os irmãos, principalmente Fritz, incutissem nos colonos ideais antirreligiosos e liberais, o que poderia causar desafetos e revoltas na colônia, até então pacífica. Chegou até mesmo a comentar em carta com o tio dos Müller, Hermann Trommsdorff, que não concordava com as ideias de Fritz sobre religião e que lamentava que ele, com todo seu conhecimento e energia, tivesse escolhido viver entre os colonos no meio do mato. Lamento que já expressara ao próprio Fritz que, satisfeito e feliz, não tinha planos de voltar à Alemanha, o que de fato nunca fez, nem mesmo para visitas a familiares (West, 2003, p. 96).

Quando o presidente da província de Santa Catarina, João José Coutinho (1809-1870), decidiu reabrir em 1856 a única escola da província mantida na então capital de Santa Catarina, Nossa Senhora do Desterro, anteriormente dirigida por padres jesuítas⁹, o Dr. Blumenau logo recomendou Müller ao cargo de professor, para

⁹ Em 1852, a escola fora fechada devido à epidemia de febre amarela que assolara a cidade de Desterro, a qual culminou na morte de sete padres professores.

que este fosse “aproveitado” em um melhor ofício e, ao mesmo tempo, ficasse afastado dos colonos.

Müller permaneceu em Desterro (Figura 4) com a família por 11 anos (1856-1867), residindo na Praia de Fora, atual avenida Beira-Mar Norte, na cidade de Florianópolis. Esse período foi muito importante, principalmente pelo cargo de professor dar-lhe estabilidade financeira e oferecer-lhe tempo livre para dedicar-se aos estudos no litoral, o que o levou a retomar suas pesquisas com crustáceos, grupo com o qual já tinha familiaridade, devido às pesquisas que realizara no período em que estudou em Greifswald, cidade localizada na costa do Mar Báltico.

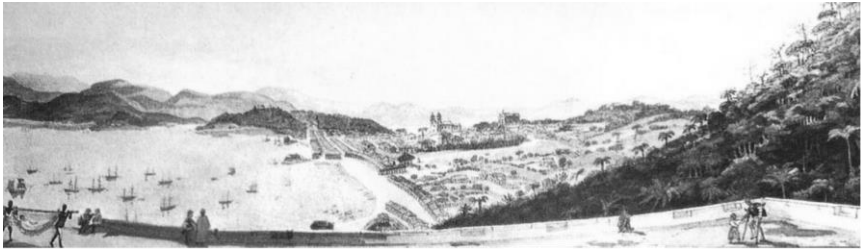


Figura 4. Nossa Senhora do Desterro no século XIX. Aquarela de Jean Baptiste Debret (1768-1848): Vista da vila de Desterro, a partir do hospital, 1827. Modificada de: <http://diariosanacronicos.com/blog/aula-01/> Acesso em: 24 ago. 2014.

Devido ao tempo livre que usufruía na capital da província, Müller se dedicou aos estudos científicos e reiniciou suas publicações, interrompidas em 1852, período da emigração. Os primeiros trabalhos no Brasil concentraram-se em descrições de espécies, de diversos filos, encontradas no litoral de Desterro. Seu primeiro trabalho enviado do Brasil foi encaminhado ao amigo Max Schultze (1825-1874)¹⁰, na Alemanha, em 1856, responsável

¹⁰ Max Johann Sigismund Schultze (1825-1874) estudou medicina com Müller na Universidade de Greifswald. Diferente do amigo, Schultze viveu toda sua vida na Alemanha, ocupando cargos como professor de Anatomia e Histologia no Instituto Anatômico de Bonn. Desenvolveu diversos trabalhos sobre anatomia dos animais e, em 1865, editou *Archiv für mikroskopische Anatomie* (*Arquivos de anatomia microscópica*), importante obra que difundiu os métodos de microscopia óptica. Também contribuiu com diversos estudos acerca da teoria celular.

pela publicação.

Nesse período, Schultze enviou a Müller um microscópio para seus trabalhos e, em 1861, remeteu ao amigo a edição alemã do livro de Darwin, *Origin*¹¹, publicado em 1859, na Inglaterra. A leitura da obra por Müller lhe despertou grande interesse pelas teorias ali expostas e mudou o rumo de todas as suas publicações posteriores. Após a leitura do exemplar, em 30 de outubro de 1861, escreveu aos seus familiares: “O livro de Darwin sobre a origem das espécies nos reinos animal e vegetal, tem me dado, e ainda me dá, muito que pensar” (West 2003, p. 16).

Além de professor em Desterro, Müller também foi pesquisador da flora e da fauna de Santa Catarina (1865-1876) e naturalista viajante do Museu Nacional do Rio de Janeiro (1876-1891).

Ele adotou o Brasil como pátria e a colônia de Blumenau como seu lar. Após sua vinda ao Brasil, nunca mais voltou à Europa e confidenciava aos amigos por cartas que não trocava sua vida no mato pela vida “civilizada” que poderia ter na Alemanha. Nem mesmo o Rio de Janeiro, capital do Império e reduto da ciência brasileira no período, foi visitado por ele. Quando em 1891, ainda funcionário do Museu Nacional, o regulamento passou a exigir que os naturalistas viajantes mudassem sua residência para o Rio de Janeiro, Müller não hesitou em pedir sua exoneração do cargo.

Foi um dos primeiros colonos de Blumenau e morreu em 1897 na cidade, nessa época já elevada a município. O conjunto de sua obra foi organizado *post-mortem* e publicado em 1920 na Alemanha por seu primo de terceiro grau, Alfred Moller, em três volumes: *Fritz Müller: Werk, briefe und leben* (Fritz Müller: Trabalhos, correspondências e biografia).

¹¹ *On the Origin of Species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life* (Sobre a Origem das Espécies por meio da seleção natural ou a preservação de raças favorecidas na luta pela vida). Será tratado apenas como *Origin* neste trabalho.

O livro de Fritz Müller

Após a leitura de *Origin*¹², Müller escreve ao amigo Schultze, em 1862, sua ideia acerca de um experimento:

Eu tinha em mente publicar algumas observações gerais a favor da teoria da seleção natural de Darwin, mas desisti da ideia. A melhor prova da teoria será poder aplicá-la sem restrição a circunstâncias muito específicas e trazer clareza em meio a esse caos aparente. Espero que eu possa, assim, aplicá-la ao desenvolvimento dos crustáceos; e assim beneficiar a teoria mais do que pelas deduções usuais, as quais, afinal, aqueles que já aderiram a este ponto de vista já tenham acordado. Esta esperança tem me induzido a me dedicar exclusivamente a essa classe de animais (West, 2003, p. 117).

E para o irmão Hermann, também nesse ano:

Eu tenho quase que exclusivamente, no verão passado, me ocupado com os crustáceos, especialmente com o desenvolvimento do camarão, que lança uma luz inteiramente nova sobre as relações dos crustáceos e em toda a morfologia dos artrópodes, que eu espero que forneça evidências importantes a favor da teoria de Darwin sobre a origem das espécies animais e vegetais (West, 2003, p. 117).

Observa-se como Müller se propôs a dialogar com as teorias de Darwin em um contexto histórico que ele analisa como de “caos aparente”, denotando que havia um embate em torno dessas novas concepções propostas por Darwin. Portanto, escolheu contribuir com um estudo e um discurso mais especializado, algo característico de um cientista moderno. Um exemplo importante

¹² O “grande livro das espécies”, como Darwin se referia à sua obra, começou a ser escrito em abril de 1856, porém os dados e muitas das observações remetem ao ano de 1831, quando ele embarcou no *H. M. S. Beagle*, na condição de naturalista e companheiro de viagem do capitão Robert FitzRoy. Ao embarcar, Darwin ainda acreditava na estabilidade das espécies. Porém, em 1835, no Arquipélago de Galápagos, esse conceito começou a ser mudado, conforme apontado em seu diário (Mayr, 2006).

da transição ocorrida no final do século XIX entre uma postura antiga do que era a função de um naturalista viajante, que muitas vezes se resumia a coletar exemplares para serem analisados pelos chamados “cientistas de gabinete” (Kury, 2001). Dessa forma, ao analisarmos a obra de Müller como naturalista viajante e como cientista moderno, observamos as características do pensamento e da prática de pesquisa que até hoje marcam a consolidação da Biologia como área de conhecimento da Ciência Moderna^v. Sua dedicação aos estudos dos crustáceos do litoral catarinense culminou na publicação de seu único livro, em 1864, na Alemanha, sob o título de *Für Darwin* (Para Darwin) (Figura 5). O livro foi revisado pelo amigo Schultze.

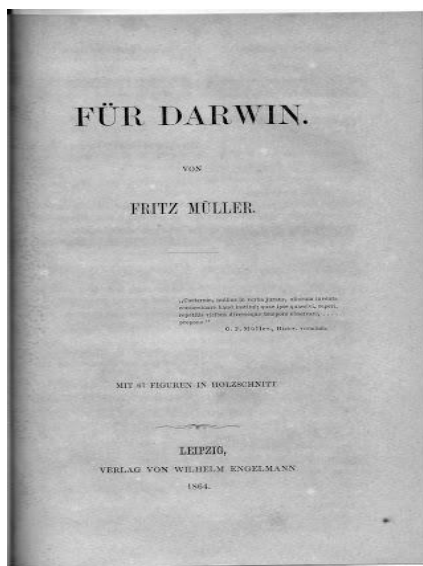


Figura 5. Página de rosto da primeira edição alemã do livro *Für Darwin*, 1864. Livro da biblioteca particular do Dr. Luiz Roberto Fontes.

Em *Für Darwin*¹³, analisou minuciosamente os dois grupos

¹³ Sugerimos consulta à tradução de Luiz Roberto Fontes e Stefano Hagen de 2009, realizada a partir do original em alemão e que contém a atualização taxonômica dos crustáceos estudados. MÜLLER, F. *Para Darwin*. [1864]. Florianópolis, UFSC, 2009, 280p.

principais de crustáceos classificados à época (inferiores e superiores), em relação ao desenvolvimento larval, morfologia de estruturas, bem como sugerindo novos princípios de classificação, dialogando com a teoria da seleção natural de Darwin. Na época da pesquisa e da publicação do livro, considerava-se que crustáceos superiores possuíam uma fase larval complexa denominada de *zoea* e os inferiores possuíam uma fase larval mais simples, denominada de “náuplio”, sendo que Müller buscou, em sua pesquisa, encontrar entre os dois grupos uma fase evolutiva comum para, dessa forma, demonstrar que dentro de um grupo, aparentemente tão diversificado, haveria um ancestral comum a todos os indivíduos (Müller, 2009, p. 37-42), conforme sugeria a teoria de Darwin. Com esses estudos, Müller também sugeriu que todos os crustáceos, passando por formas larvais mais simples, carregavam a história de seus ancestrais na fase embrionária. Tal conceito foi posteriormente atribuído na historiografia a Ernst Haeckel. No entanto, trata-se de um “empréstimo” do conceito de Müller de que a ontogenia (desenvolvimento individual do organismo) recapitula a filogenia (desenvolvimento evolutivo do grupo ancestral).

Além do desenvolvimento embrionário e larval, outro assunto explorado pelo naturalista em seu livro são as descrições acerca do dimorfismo no gênero de isópode *Tanais*. Ele observou que, dentre os machos, alguns apresentavam grandes pinças, enquanto outros não possuíam a estrutura desenvolvida, porém apresentavam, como característica distintiva, antenas com muitos filamentos olfativos (Müller, 2009, p. 46).

A opinião científica vigente à época era explicar tais variedades encontradas na natureza como parte de um plano maior de criação divino¹⁴, ou seja, as diferenças existentes dentro de uma mesma espécie existiam, pois Deus havia planejado que

¹⁴ Após a revolução científica do século XVIII, muitos dos pesquisadores não abandonaram sua fé cristã e utilizavam esse ponto de vista religioso para explicar o mundo científico (Mayr, 2008, p. 51).

elas existissem. Com o advento das teorias evolucionistas entre o final do século XVIII e início do XIX, muitos pesquisadores começaram a questionar tal plano. Porém, como não havia uma teoria que desse conta de explicar pormenores como estes, existentes na natureza, a solução era buscar conciliar a ciência com a religião, atribuindo às causas aparentemente sem solução um desígnio divino, paradigma que foi sendo substituído de forma gradual com o lançamento de *Origin*.

Já vimos como Müller rompeu com os dogmas religiosos bem antes da leitura do livro de Darwin, não aceitando a influência “divina” no mundo científico. Para ele, os “mistérios” da natureza poderiam ser elucidados a partir do momento em que o pesquisador não aceitasse respostas prontas ou conformistas. Nesse sentido, a teoria de Darwin e sua aplicação sobre tais casos antes não explicáveis ofereciam sentido e significado para ele (Müller, 2009, p. 48). De fato, Müller utilizou as teorias do naturalista inglês para explicar o dimorfismo existente nos machos isópodes: para ele, os farejadores (dotados de as antenas com os filamentos olfativos) e os agarradores (com pinças maiores) possuíam uma origem comum e se diferenciavam a partir da seleção natural, pois ambos competiam para garantir sua sobrevivência.

Müller, no entanto, tratou sua contribuição, no contexto da proposição e validação do conjunto das teorias da evolução apresentadas por Darwin, de forma bastante modesta, conforme ele comentou no final de seu livro:

Sob a mão de Darwin, porque nada mais tenho a fazer além de colocar as pedras da construção na posição que a sua teoria lhes indica. ‘Quando os reis constroem, os carroceiros tem que trabalhar’ (Müller, 2009, p. 71).

O próprio comentário de Müller a respeito de seu trabalho com Darwin e o título dado ao seu livro são bastante reveladores da permanência da velha hierarquia entre os “cientistas de

gabinete”– estes viviam nos países centrais da Europa, considerados sede e berço do conhecimento científico moderno – e os “naturalistas viajantes”, residentes nas regiões mais afastadas do que era considerado o epicentro dos grandes debates da ciência moderna, que surgiram no século XIX e se estenderiam ao longo do século XX. Também convém ressaltar que, após lançamento de *Origin*, muitos pesquisadores buscaram “adequar” suas pesquisas às novas teorias, exemplo de Henry Walter Bates (1825-1892). Ele utilizou a Teoria da Seleção Natural para explicar sua proposição de mimetismo em duas espécies de borboletas encontradas na região amazônica, no ano de 1862.

O fato é que *Für Darwin* foi muito bem recebido no meio científico alemão (West, 2003, p. 118-119) e também por Darwin que, após ter contato com o livro, escreveu a Müller elogiando-o pelo excelente trabalho realizado. Darwin também foi o responsável por providenciar a tradução do exemplar para a língua inglesa, publicado cinco anos após a alemã, sob o título de *Facts and arguments for Darwin* (*Fatos e argumentos a favor de Darwin*), nome sugerido por Charles Lyell (1797-1875), importante geólogo do período.

A amizade entre Müller e Darwin

Müller geralmente é conhecido como o brasileiro que se correspondeu com Darwin (Sawaya, 1996; Friesen, 1997; Zillig, 1997; West, 2003). Em nossas pesquisas, subsidiadas por artigos, correspondências e documentos, percebemos que Müller, de um simples “correspondente” e coadjuvante defensor das ideias darwinianas, pode ser compreendido como um pesquisador que, em parceria com Darwin e em diálogo frequente com o estudioso inglês, contribuiu para estabelecer o conjunto das teorias de evolução no século XIX. Ele escreveu 264 trabalhos científicos (Schlenz, Fontes & Hagen, 2009, p. 48-61), a maioria sobre temas relacionados à evolução, fauna, flora e ecologia brasileiras.

A amizade entre os dois naturalistas durou 17 anos, entre 1865 e 1882, ano da morte de Darwin. Acredita-se que a primeira destas cartas tenha sido escrita por Charles Darwin, visto que a primeira das cartas disponíveis na bibliografia é datada de 1865, enviada por Darwin após ter lido o livro de Müller. Se Müller tivesse escrito a Darwin, após o conhecimento e leitura de *Origin*, que ocorreu em 1861, teríamos mais cartas disponíveis e datadas anteriormente a esta (Zillig, 1997, p. 13).

Zillig (1997), que realizou a tradução das cartas disponíveis entre os dois naturalistas, encontrou em suas pesquisas 39 cartas endereçadas de Darwin a Müller e 34 de Müller a Darwin. Dentre os assuntos discutidos pelos naturalistas, notamos que Darwin encomendava ao amigo residente no Brasil, pesquisas sobre assuntos de fauna e flora que não poderia pesquisar na Europa. A influência dos estudos de Müller sobre Darwin ainda é assunto que carece de mais pesquisas na historiografia, porém, cabe destacar que apenas nas edições posteriores de *Origin*, corrigidas pelo autor, o nome de Müller é citado mais de 17 vezes (Zillig, 1997, p. 2), demonstrando a influência que as ideias de Müller tinham sobre as pesquisas do naturalista inglês.

Essa influência também é demonstrada no livro de Darwin, de 1871, *The descent of man and selection in relation to sex*, em que se discutiu o conceito de seleção sexual, utilizado para resolver questões levantadas à época como a presença de caracteres diferenciados (nomeados de caracteres secundários) encontrados principalmente nos machos de diversas espécies.

Para Darwin, a seleção sexual era evidente nos caracteres sexuais secundários, expressos em determinado sexo de uma espécie e ausentes no outro, distinguindo-se dos caracteres sexuais primários, representados pela diferença existente entre machos e fêmeas quanto aos órgãos de reprodução. Os caracteres sexuais secundários, que não tem conexão direta com a reprodução, podem ser órgãos sensoriais ou locomotores presentes em uma determinada espécie apenas em um sexo (no macho ou na fêmea),

bem como o desenvolvimento de determinada estrutura em uma espécie, ausente em um sexo e presente no outro (Darwin, 2002, p. 247).

Em consulta às correspondências de Darwin e Müller (Zillig, 1997), notamos que o tema “seleção sexual”, assunto principal do livro, já era debatido entre os dois naturalistas por cartas desde 1867. Em 17 de julho de 1867, Müller escreveu a Darwin:

Quanto à sua pergunta relativa à diversidade sexual entre os animais inferiores, cabe talvez se referir aqui, a um de nossos *Amphipodas*, *Brachyscelus diversicolor*. F.M. O macho desta espécie [...], se diferencia não apenas através de suas antenas, cujo primeiro par é muito grosso e equipado com abundantes vibrissas, enquanto que o segundo é extraordinariamente longo (este segundo par falta nas fêmeas e nos jovens machos) senão também através de sua cor. A fêmea normalmente é de um branco leite ou de uma cor amarelo pálida, o macho é de um castanho vermelho escuro ou negro. A espécie tem olhos incomumente grandes, como de fato a maioria dos *Hysperina ostem*, e assim não é improvável que a fêmea seja atraída pela cor do macho (Zillig, 1997, p. 163).

Em 3 de junho de 1868, Darwin escreveu a Müller agradecendo suas contribuições, bem como encomendando ao naturalista uma pesquisa:

Muitos agradecimentos por todos os curiosos fatos acerca do número desigual de sexos nos crustáceos; mas quanto mais investigo este tema, mais profundamente caio em dúvidas e dificuldades [...] Aqui há outro ponto; o senhor tem alguns tucanos? Se assim, pergunte a algum caçador confiável, se os bicos dos machos, ou de ambos os sexos, são coloridos mais brilhantemente, durante a estação de procriação do que nas outras épocas do ano (Zillig, 1997, p. 170).

Não encontramos a carta remetida de Müller a Darwin, a qual ele agradeceu pelas suas contribuições acerca dos crustáceos.

Em *The descent of man*, Darwin discutiu a proporção numérica entre os indivíduos, conforme o sexo, em diversas espécies e provavelmente pediu a Müller para observar essa proporção entre os crustáceos catarinenses para acrescentar em suas discussões. Possivelmente, o conteúdo dessa carta extraviada da bibliografia seja em torno das observações de Müller sobre os crustáceos, remetida ao amigo, visto que seu nome e suas discussões sobre o tema figuram na discussão do original de Darwin (1871, p. 307).

Em 22 de fevereiro de 1869, Darwin escreveu a Müller comentando sobre a preparação de seu material para o livro e novamente pediu ao amigo notícias sobre o tema, provavelmente para corroborar com suas observações:

[...] Embora o senhor tenha me ajudado de maneira importante e extensa de tantas maneiras, estou para pedir alguma informação em dois outros tópicos. Estou preparando uma discussão sobre 'seleção sexual', e quero muito saber quão baixo na escala animal se estende a seleção sexual de um tipo particular. O senhor sabe de algum animal inferior, no qual os sexos são separados, e nos quais o macho difere da fêmea em armas de ataque, como os chifres e presas dos animais mamíferos, ou numa plumagem pomposa e ornamentos, como nos pássaros e borboletas? (Zillig, 1997, p. 179).

E, finalmente, em 28 de agosto de 1870, Darwin escreveu a Müller sobre a publicação do livro: “Meu manuscrito foi enviado para a editora e suponho seja publicado dentro de três meses; naturalmente enviarei uma cópia ao senhor” (Zillig, 1997, p. 187).

Percebemos que Müller não só foi influenciado pelo conceito de seleção sexual de Darwin como o ajudou a construí-lo, visto que compartilhava com o amigo notícias sobre o tema remetendo observações, posteriormente incorporadas na primeira edição do livro de Darwin, principalmente em relação aos artrópodes e suas diferentes ordens, grupo com o qual Müller possuía grande familiaridade (Darwin, 1871, p. 247, 307, 319-327,

335, 341).

Müller foi um pesquisador original que não se submeteu ao academicismo e preferiu viver em uma terra longínqua, pesquisando e estabelecendo fatos que outros não puderam observar tal qual ele pôde fazer, devido à sua vivência. Ao contrário de Darwin, que muitas vezes não realizava os próprios experimentos que discutia, mas se valia de dados enviados por outros pesquisadores, Müller era um observador minucioso que realizava seus próprios experimentos e buscava escrever sobre todas as estruturas nos maiores detalhes possíveis e conforme seus recursos à época possibilitavam. Nesse sentido, suas pesquisas foram originais para o contexto científico de sua época e possuem desdobramentos até a atualidade. Apesar de toda a sua contribuição, Müller e as formulações feitas a partir de seus trabalhos de pesquisa ainda são considerados secundários pela historiografia tradicional e pouco incorporados nos livros didáticos, o que nos leva a apontar que a antiga hierarquização entre cientistas “de gabinete” das metrópoles ao Norte do globo e os pesquisadores sediados no hemisfério Sul, vigente há tanto tempo, ainda se perpetuam nas interpretações correntes, sobretudo nos livros didáticos, bastante eurocêntricos e lineares em suas abordagens do conhecimento biológico, com reflexos na História da Ciência e da Biologia contemporâneas, que buscam problematizar e modificar essa situação, a exemplo do que tentamos fazer neste trabalho.

O mimetismo mülleriano

Outra grande contribuição de Müller para o campo das ciências biológicas, utilizada até a atualidade, é a proposição de um mimetismo em borboletas, posteriormente nomeado em sua homenagem de “mimetismo mülleriano”. A palavra “mimetismo” deriva do grego *mimetés*, cujo significado é “imitador”. É utilizada na Biologia para explicar a evolução convergente na aparência de

dois organismos distintos como mecanismo de defesa, geralmente para confundir predadores.

Sua pesquisa sobre mimetismo foi originalmente publicada na revista alemã *Kosmos* (1879) sob o título de: “Ituna und Thyridia. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen” (“Ituna e Thyridia: um exemplo notável de mimetismo em borboletas”) e comunicada pelo Dr. Raphael Meldola no mesmo ano na Sociedade Entomológica de Londres¹⁵.

Esse mimetismo também foi observado por Müller em dois outros gêneros de borboletas, *Eueides*, Hübner (Nymphalidae, Heliconiini) e *Acraea*, Hübner (atual *Actinote*) (Nymphalidae, Acraeinae), também em 1879. Essa observação foi comunicada no dia 5 de fevereiro de 1879, na Sociedade Entomológica de Londres também pelo Dr. Raphael Meldola e posteriormente publicada nos anais da reunião do ano corrente, sob o título de “On a remarkable case of mimicry of *Eueides pavana* with *Acraea thalia*” (“Um caso notável de mimetismo entre *Eueides pavana* e *Acraea thalia*”) (Müller, 1879).

Até a proposição do mimetismo mülleriano, o único tipo de mimetismo conhecido era o proposto em 1862 por Henry Walter Bates (1825-1892). Bates ficou 11 anos no Brasil, parte deles acompanhado por Alfred Russel Wallace (1823-1913), coletando material zoológico e botânico para o Museu de História Natural de Londres. Esse mimetismo, denominado posteriormente de “mimetismo batesiano”, baseou-se em dados coletados pelo autor em suas viagens à região Amazônica, na qual observou duas espécies de borboletas distintas que possuíam padrões de coloração

¹⁵ Raphael Meldola (1849-1915) foi entomologista e químico britânico, sendo professor de Química Orgânica na Universidade de Londres entre 1912 e 1915. Estudou Química na Royal College of Chemistry, em Londres. Foi membro de várias sociedades científicas como a Royal Astronomical Society, Institute of Chemistry; Chemical Society (Londres e Berlim); Pharmaceutical Society; The Geologists Association; The Royal Anthropological Institute; Entomological Society de Londres. Também foi o responsável por divulgar muitos dos trabalhos de Müller na Sociedade Entomológica de Londres, traduzindo do alemão para o inglês, diversos dos seus artigos. A tradução do artigo de Müller para o inglês, realizada pelo Dr. Meldola, pode ser consultada em: http://www.ucl.ac.uk/taxome/lit/muller_1879.pdf. Acesso em: 25 jun. 2014.

semelhantes: *Heliconiidae*, que possuía odor e gosto desagradável aos predadores (pássaros) que as evitavam, e *Pieridae*, que não possuía esses atributos, mas também era evitada devido à semelhança de coloração entre as espécies. Bates nomeou *Heliconiidae* como modelo e *Pieridae* como mimico. Para ele, a semelhança entre ambas poderia ser explicada pelo mecanismo da seleção natural de Darwin: borboletas mais proximamente parecidas com o modelo (de gosto e odor desagradável) eram protegidas, enquanto aquelas que se diferenciavam do modelo eram gradativamente eliminadas.

O mimetismo proposto por Müller difere do proposto por Bates, principalmente porque as espécies que compartilham o mesmo sinal (aparência) se beneficiam mutuamente, já que isso reforça o aprendizado dos predadores. Já no mimetismo batesiano, uma das espécies (o **mímico**) sinaliza ser tóxica sem de fato o ser, agindo como um parasita (ou ruído) do sinal da espécie imitada (**modelo**).

O esquema a seguir compara os dois modelos:



Nesse tipo de mimetismo, Müller observou que tanto borboletas do gênero *Ituna* Walker, 1854, quanto *Thyridia* Hübner, 1816, são impalatáveis a predadores, pois compartilham o mesmo padrão de coloração de advertência, reforçando a proteção de ambas contra predadores, conforme excerto a seguir:

Estes dois gêneros sempre foram considerados, e ainda são reconhecidos como gêneros aliados. Sua semelhança, no entanto, não é devido à consanguinidade, mas sim por meio da imitação notável; na medida em que estes insetos têm não só colecionadores casuais enganados, mas também, após uma cuidadosa comparação, observadores qualificados. A semelhança destes gêneros é o mais digno de nota, uma vez que ocorre entre insetos, ambos pertencentes ao grupo de borboletas, que são protegidas por um desgosto em plenitude. A explicação que se aplica é um notável caso de mimetismo (Müller 1879, p. XX).

A esse artigo também se atribui, na bibliografia consultada, o primeiro modelo de proposição matemática de um tema

evolutivo sob perspectiva darwiniana (Fontes, 2009; West, 2009). O fato é que o autor demonstra, através de cálculos matemáticos, a vantagem para a espécie mais rara de possuir tal mimetismo, evidenciando que o mimetismo oferece vantagens às espécies de borboletas que possuem o mesmo padrão de coloração de advertência, pois a predação é “dividida” entre as diversas espécies, com vantagem matematicamente demonstrada para a população menos numerosa, que sofrerá menor perda de indivíduos.

Apesar de Müller dedicar-se a temas tão diversos em suas pesquisas, percebemos que há um método científico similar nas mesmas. Dessa forma, temos um caminho percorrido que se inicia na observação dos fenômenos, coleta e reunião de dados, experimentos para corroborar com o tema e discussão sobre as hipóteses levantadas, com a utilização de diferentes autores. É interessante ressaltar que a utilização de fontes diversificadas para oferecer credibilidade às pesquisas também é um método similar encontrado no inglês Charles Darwin, conforme pesquisa de Regner (2006), que apontou na investigação da *Origin* a utilização por Darwin de fontes diversas para oferecer credibilidade científica, como criadores, enciclopédia chinesa, bíblia, escritos de autores romanos clássicos etc. Outro ponto de similaridade entre ambos é a introdução no discurso científico de conceitos como acaso, singularidade, probabilidade, característicos da ciência moderna; em uma época em que a filosofia era dominada por metodologias baseadas no determinismo das leis físicas.

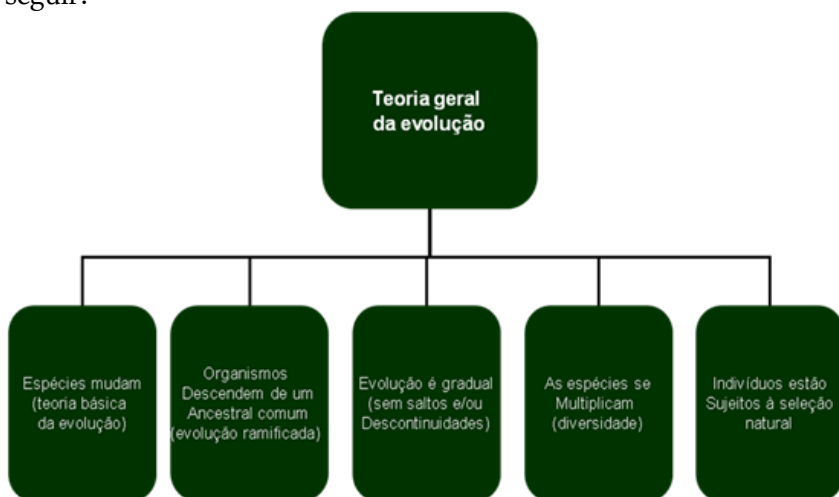
Fritz Müller nos livros didáticos de Biologia

Denominou-se “darwinismo” o conjunto das teorias de Darwin. O termo foi estabelecido em 1864 por Thomas Huxley com o intuito de se referir às ideias evolutivas influenciadas por Darwin. Porém, conforme nos relata Mayr (2008, p. 90), desde então nunca houve consenso por parte da comunidade científica, visto que cada autor trata apenas de aspectos do darwinismo que

lhe convém e não do conjunto das premissas propostas por Darwin. Esse fato revela a complexidade e a heterogeneidade dos discursos e dos conhecimentos científicos em circulação, muitas vezes vulgarizados e simplificados de forma linear.

Exemplo dessa complexidade e heterogeneidade dos discursos e dos conhecimentos científicos em torno do conjunto de teorias da evolução é demonstrado já entre os primeiros defensores do darwinismo: o próprio Huxley, que cunhou o termo, não aderiu ao conceito de seleção natural; Alfred Russel Wallace, coautor da teoria, não admitia que os seres humanos deveriam ser colocados na mesma escala com os animais; Ernst Haeckel, que introduziu as ideias de Darwin na Alemanha, tornou-se no final de 1890 um neolamarckista. Sobrou apenas Fritz Müller, considerado pela historiografia o autor que mais se aproximou do conjunto das teorias de Darwin (Lopes, 2009, p. 23; West, 2009) e responsável por inúmeras pesquisas que forjaram sua validação.

Mayr (2009, p. 113) resume as teorias propostas por Darwin em *Origin* em cinco eixos principais, conforme diagrama a seguir:



De acordo com esse autor, dessas cinco premissas, apenas

duas foram aceitas de imediato após o lançamento de *Origin*, a saber: a evolução como fato e a descendência a partir de um ancestral comum. Esse autor considera essa pronta aceitação o que ele denomina como a “primeira revolução darwiniana” (Mayr, 2009, p. 114). A própria ideia da seleção natural foi rejeitada a princípio por muitos daqueles que aceitavam as outras duas premissas, sendo posteriormente aceita décadas depois, no período denominado por Mayr de “segunda revolução darwiniana”, na década de 1940. Parte dessa reaceitação deve-se à nova “roupagem” dos conceitos, dada pelos trabalhos de herança de Mendel (1822-1884). Assim, conceitos como os da própria seleção natural, somados a estudos genéticos e posteriormente moleculares, constituem o que atualmente conhecemos como “Teoria Sintética da Evolução”.

Dessa forma, a construção da ciência passa de uma visão simplista, linear e generalizada, para uma construção ramificada, em que diversas teorias dialogam de forma concomitante, formando o que Latour (2001, p. 94) denomina como uma rede de referência de informações, disponíveis aos pesquisadores que queiram seguir as “trilhas já demarcadas” ou proporem “novas trilhas” na construção da ciência.

Infelizmente, essa visão de ciência ramificada, com transformações e rupturas, não é tratada nos livros didáticos, principalmente nos assuntos concernentes à evolução, que se apresentam com erros conceituais e históricos, conforme já apontado por diversos autores (Carmo, Bizzo & Martins, 2009; Carmo, 2011).

A utilização da história da ciência e da biologia, numa perspectiva de produzir novos saberes, pode contribuir para a construção de uma postura crítica sobre nossa própria forma de nos relacionar com o meio ambiente, ampliando as noções sobre o que são os fatos científicos, contextualizando as relações sociais, econômicas e políticas do período vigente, contribuindo para a construção de um conhecimento mais complexo das ciências e dos

cientistas e neutralizando o cientificismo, ainda frequente em livros e apostilas do ensino de biologia (Prestes & Caldeira, 2009).

Analizando alguns livros didáticos de biologia, recomendados pelo Programa Nacional do Livro Didático (PNLD) 2015, não encontramos nenhuma menção ao nome de Müller nos conteúdos relacionados à **evolução** e **diversidade**. Nesse sentido, a utilização de exemplos, como os fornecidos neste capítulo, referentes aos estudos de Müller contidos em seu livro *Für Darwin*, podem auxiliar em uma aprendizagem significativa, pois tratam de elementos próprios da fauna brasileira, além de possibilitar que o professor trabalhe a construção de um saber escolar a partir de conhecimentos locais sobre a vida do naturalista e seu modo de fazer ciência, no século XIX no Brasil, em diálogo e colaboração com outros estudiosos do seu tempo, como Charles Darwin.

O acréscimo de espécies de animais do nosso território pode tornar os nossos livros didáticos mais interessantes, ligados à realidade vivida, atentos ao diálogo com os saberes que eventualmente existam na própria comunidade escolar, além de utilizar exemplos comuns aos estudantes, valorizando e construindo uma cultura escolar em que os conhecimentos da área de biologia não sejam tão afastados do cotidiano de observação da natureza que nos circunda. Sobre dimorfismo sexual, por exemplo, Müller publicou quatro artigos em português sobre o tema, no periódico do Museu Nacional do Rio de Janeiro, *Archivos do Museu Nacional*¹⁶, para diversas espécies de lepidópteros do Brasil. Acresce a isso, as observações supracitadas, referentes aos caranguejos do gênero *Tanais* do livro *Für Darwin*, que tratam do dimorfismo sexual dos machos para atração das fêmeas.

Propomos que o tema “seleção sexual”, já debatido por

¹⁶ Os periódicos do Museu Nacional podem ser acessados na íntegra no seguinte endereço: <http://www.obrasraras.museunacional.ufrj.br/periodicos.html>. Quanto ao tema “seleção sexual”, Müller publicou quatro artigos no volume II, de 1877 sobre o tema: “As máculas sexuais dos indivíduos masculinos das espécies *Danais erippus* e *D. gilippus*”; “Os órgãos odoríferos das espécies *Epicallia acontius*, Lin. e de *Myscelia orsis*, Dru”; “Os órgãos odoríferos nas pernas de certos Lepidopteros”.

Müller e Darwin antes mesmo do lançamento de *The Descent of Man*, sejam assunto de debate em sala de aula, demonstrando como ocorre a construção do conhecimento científico, rompendo com a visão tradicional dos livros didáticos de “gênios e/ou pais” da ciência, infelizmente ainda tão comum nesse tipo de material.

O eixo de partida dessas discussões pode ser a influência recíproca de ideias entre os pesquisadores do período, que formavam um coletivo de pensamento na construção científica. Exemplo dessa influência recíproca dá-se pela amizade entre Müller e Darwin, em que ambos compartilhavam suas pesquisas, estabelecendo o conjunto das Teorias da Evolução no século XIX, através do fluxo de informações entre Brasil-Inglaterra (Figura 6). Tal abordagem permite também a problematização de concepções eurocêntricas acerca da produção do conhecimento científico, concepções que ainda atravessam os livros didáticos de biologia na atualidade, com impactos nas visões construídas acerca da ciência no Brasil e no mundo, tanto na educação básica quanto no ensino superior. Nesse último nível de ensino, a ausência da História das Ciências e da Biologia em diálogo com os conhecimentos específicos da área ainda acaba por formar professores e pesquisadores que não chegaram a estudar e debater os saberes construídos no próprio século XX, posto que suas concepções científicas e de história ainda se encontram ancoradas em pressupostos consagrados no século XIX, já amplamente criticados sem serem de fato incorporados nos processos de ensino e aprendizagem de novos bacharéis e licenciados, que irão manter um saber escolar e uma cultura escolar tradicionais, descontextualizados e sem ligação com a realidade e os conhecimentos científicos contemporâneos.

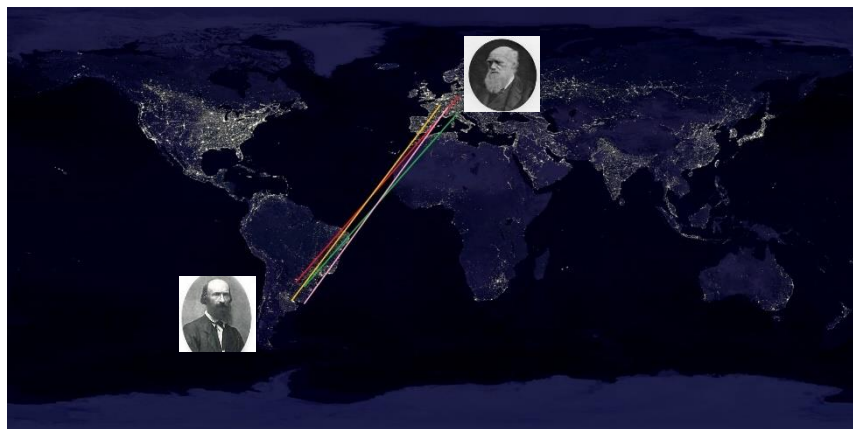


Figura 6. Fluxo de informações científicas estabelecido entre Fritz Müller e Charles Darwin, no século XIX, que contribuíram para o estabelecimento do conjunto das Teorias da Evolução.

Relato de experiência

A educação para o século XXI, discutida por Morin (2011), propõe que o estudante possa não só buscar o conhecimento, mas entender como ele se constrói, bem como os seus significados (Morin, 2011, p. 29).

Tomando esse referencial, trabalhou-se com estudantes do ensino médio a leitura de um artigo científico escrito por Fritz Müller¹⁷, em que a preocupação central do autor é demonstrar que insetos polinizam plantas específicas, muitas vezes sinalizadas pela mudança de coloração.

Essas discussões realizadas no século XIX por Müller ainda são atuais na contemporaneidade, como vemos com o exemplo de Weiss (1991) na Universidade da Califórnia, que repetiu os experimentos de Müller mais de um século após os realizados em Blumenau. Ela também observou que as flores de *Lantana* mudam

¹⁷ O artigo escolhido foi “A correlação das flores versicolores e dos insetos pronubos, publicado nos Archivos do Museu Nacional”, de 1876.

na mesma floração a coloração de amarelo para laranja e, por fim, vermelho. Em determinado momento do experimento, as flores amarelas formavam entre 9% e 33% de todas as flores do arbusto. Buscando observar se as flores vermelhas (já polinizadas) ainda atraíam borboletas, ela variou o número de flores e a quantidade de néctar para testar as preferências a determinada cor e observou que as borboletas sempre optam por capítulos com mais flores, independentemente da quantidade de néctar. Além disso, percebeu que havia borboletas que somente procuravam as flores amarelas de *Lantana*, enquanto outras visitavam as vermelhas e as amarelas, porém logo “aprendiam” a escolher as amarelas (no caso, as sexualmente viáveis).

Além do assunto específico, a leitura do original sugere discussões de coevolução. Em muitos livros didáticos de Biologia difunde-se a ideia generalizada de que insetos coevoluíram com angiospermas e que essas interações entre polinizadores e plantas com flores começaram há cerca de 100 milhões de anos. Apesar dessa coevolução ser tratada pelos livros de forma simplista, sabe-se pelos registros fósseis e análise do tempo geológico que ocorreu uma diversificação dentro de cada família de insetos e dentro de famílias específicas das angiospermas (Grimaldi, 1999 apud Ridley, 2006), não ocorrendo de forma generalizada tal qual é tratada no material didático.

O conceito de coevolução pode ser entendido quando a população de duas ou mais espécies interagem, sendo que cada uma pode evoluir em resposta a alguma característica da outra (Ricklefs, 2007) ou através de uma pressão seletiva mútua (Mayr, 2009, p. 245). Portanto, a coevolução entre plantas e insetos polinizadores estabelece relações em que adaptações especializadas são vantajosas para ambos. Um exemplo são as plantas com flores que apresentam longos tubos florais somente alcançados por insetos que de forma concomitante também possuam longas peças bucais. Os insetos específicos que alcançam esse néctar são recompensados por não haver nenhuma (ou pouca) concorrência

com outros insetos, de sorte a gerar uma adaptação contínua da planta em aumentar seu tubo floral, para que seu pólen não seja desperdiçado e sim levado a outra flor da mesma espécie por esse inseto específico, favorecendo-se a ambas as espécies, ou seja, a planta e seu polinizador.

A partir dos desdobramentos que a leitura do artigo científico pode oferecer, realizou-se uma atividade com 22 estudantes do 3º ano do ensino médio de um colégio particular da cidade de Santo André, em que a primeira autora deste trabalho foi professora titular de Ciências e Biologia de janeiro de 2014 a abril de 2015. A escolha desse ano foi devido ao fato de muitas das discussões levantadas pelo original já terem sido realizada previamente e em outros anos, a exemplo de coevolução, polinização e grupos vegetais.

Realizada a leitura do artigo original em sala pelos próprios estudantes, buscamos investigar os sentidos que o texto produziu, as relações entre o todo e as partes que a leitura proporcionou (Morin, 2011, p. 33), visto que a leitura do original trabalhou não só o texto, mas o contexto, mediado posteriormente pela professora, como a própria vida de Müller, seus trabalhos científicos no Brasil do século XIX, o modo com que fazia ciência e suas correspondências, contribuindo, dessa forma, para uma educação integrada e complexa, pois buscou apresentar o conhecimento científico da área de Biologia como uma construção e um processo, feito por sujeitos em diálogo, ao longo do tempo.

Pela dificuldade que a leitura proporciona, foi anexada, em forma de nota de rodapé no artigo, uma pequena coleção de verbetes, referindo-se aos termos técnicos utilizados por Müller, bem como às palavras já em desuso na língua portuguesa. Os nomes científicos das espécies de borboletas também foram atualizados, para que os estudantes pudessem, posteriormente, realizar na internet buscas de imagens das espécies tratadas. Além disso, montamos um roteiro para auxiliar a leitura, com um quadro a ser preenchido e cinco perguntas a serem respondidas

após a leitura em classe:

1. De forma geral, o que você entendeu do artigo?
2. O que você entende pelo termo “naturalista viajante”?
3. Quando e onde (país) você acha que esse artigo foi escrito? Por quê?
4. Após os 24 dias de observação, o Dr. Frederico Müller percebeu que suas pesquisas com borboletas chegaram aos mesmos resultados que obteve Delpino, na Itália, observando abelhas. Quais foram esses resultados? Por que você acha que os resultados foram parecidos?
5. O que você entende por coevolução?

Para a leitura do artigo e elaboração do questionário, os estudantes dispuseram de duas aulas da disciplina (100 minutos). Nesse momento, foi enfatizado que o objetivo da atividade não era a discriminação de respostas “certas ou erradas”, mas sim a interpretação que cada estudante faria do artigo. Ficou esclarecido que após a atividade, as dúvidas referentes à leitura e conceitos apresentados seriam esclarecidas pela professora, bem como seriam propostas outras atividades relacionadas ao tema. Essa estratégia foi utilizada para que, no momento da leitura, nenhum estudante pedisse esclarecimento de dúvidas à professora, o que poderia comprometer o sentido atribuído à interpretação do texto.

Após a atividade, realizou-se uma análise com base nas respostas por escrito dos 18 estudantes que responderam ao questionário. Os trechos transcritos mantêm a grafia original e preserva o anonimato dos estudantes, tratados com pseudônimos.

Questão 1. De forma geral, o que você entendeu do artigo?

Os estudantes conseguiram relacionar que o artigo trata da relação de insetos polinizadores com cores de plantas específicas, em consonância à pesquisa apresentada por Müller. Notamos nessa questão que dois estudantes tiveram dificuldades em entender do

que se tratava o artigo:

Ele estava pesquisado sobre as flores e descobriu que quando animais tem contato com elas, elas mudam de cor (Juca).

Que alguns insetos polinizadores mudam a cor das plantas (Rafael).

Notamos que tanto Juca quanto Rafael apresentaram dificuldades na compreensão geral do artigo, atribuindo a mudança da coloração das flores a um executor externo, no caso, o inseto. Essa dúvida foi muito importante para a professora realizar esclarecimentos posteriores acerca da relação planta-inseto. Os outros estudantes conseguiram relacionar, de forma geral, quais eram os conteúdos principais tratados no artigo:

Seres polinizadores e algumas flores se ‘comunicam’ através das cores. Através da cor da flor é possível saber se dá para se alimentar dela, etc... (Luana).

O artigo fala sobre a mudança de cor das plantas e o comportamento das espécies de insetos que as visitam, vendo que determinados insetos tinham preferência por certas cores da planta, ou seja, determinada cor específica, e que muitos livros e estudiosos de hoje não ligam (Jaqueline).

É um grupo de naturalistas que estudam o relacionamento ecológico entre insetos e plantas, suas cores e suas mudanças (Joaquim).

Vemos através desses excertos que os estudantes conseguiram compreender a preocupação do artigo em relacionar a mudança de coloração da flor à visitação específica. Observamos também que a estudante Jaqueline realiza com o seu comentário uma crítica a um assunto que muitas vezes é “desprezado” nos livros de ensino médio, que é o caráter investigativo das pesquisas científicas.

Essa primeira questão permitiu observar de forma geral quais foram as dúvidas e os tópicos compreendidos pelos estudantes após o primeiro momento da leitura, tornando possível

à professora estabelecer quais seriam as mediações necessárias nas discussões futuras.

Questão 2. O que você entende pelo termo “naturalista viajante”?

Todos os estudantes conseguiram relacionar adequadamente quais seriam as funções de um naturalista (coletar e pesquisar seres vivos nos seus *habitats*). Também foi possível observar que alguns atribuíram ao termo um sentido lírico e sentimental, como se o cargo de naturalista fosse destinado a um “desbravador” ou “aventureiro”, conforme percebemos no comentário da estudante Rosa:

Um estudioso aventureiro que viaja em prol de conhecer coisas diferentes.

E no comentário da estudante Pâmela:

Para mim, quer dizer que ele viaja para descobrir, desvendar, pesquisar a natureza. Ele vai atrás dos detalhes da natureza viajando pelo mundo e pesquisando.

Tal sentido lírico talvez venha pelo fato de, em nossa cultura, a palavra “naturalista” estar geralmente associada a pessoas que possuem um conhecimento sobre o mundo vivo e as espécies animais ou vegetais ou, como afirma Antunes (2006, p. 20), são aqueles que se “se sentem confortáveis no mundo dos organismos vivos, sendo algumas vezes até mesmo capazes de domá-los ou com eles interagir com sagacidade” (Antunes, 2006, p. 20).

Questão 3. Quando e onde (país) você acha que esse artigo foi escrito? Por quê?

Esperou-se que os estudantes conseguissem relacionar os comentários finais de Müller acerca da variedade de plantas brasileiras para posicionarem-se quanto ao local da escrita do artigo. Porém, observamos que essa questão apresentou uma diversidade de respostas, cabendo uma possível reformulação da mesma para atividades futuras.

Quatro estudantes relataram que o artigo havia sido escrito em Gênova, na Itália. Provavelmente tal equívoco venha do fato de, no início do artigo, Müller comentar de experimentos similares ao seu realizados por Frederico Delpino na Universidade de Genova. Nesse sentido, os estudantes tiveram um erro de interpretação, conforme se constata na produção textual:

Há cerca de um século em Genova, porque no começo deste artigo o dr. Frederico Müller nos conta (Luiz).

Há um século, em Genova. Porque está relatado no início do texto (Marcelo).

Outro estudante relatou que o artigo havia sido escrito na Alemanha, no século XX, por causa do nome do naturalista (provavelmente referindo-se ao sobrenome Müller). Já outros três estudantes relataram que havia sido escrito na Holanda, sem justificarem plausivelmente o porquê dessa escolha. Provavelmente esses estudantes responderam à pergunta juntos, apenas para não deixá-la em branco.

Os outros 10 estudantes relacionaram que o artigo foi escrito no Brasil. Porém, não houve um consenso de “quando” ele foi escrito, visto que alguns estudantes argumentaram que havia sido escrito no século XIX e outros no século XX. Quanto à escolha do Brasil como país da escrita, os estudantes também divergiram em suas opiniões. Alguns afirmaram que foi escrito no Brasil pelas espécies citadas serem nativas e outros por Müller citar o Museu Nacional, conforme excertos:

1850, no Brasil, pois era uma época que o Brasil tinha uma maior

vegetação e o texto dá indícios que as espécie faladas são do Brasil (nativas) (Raquel).

No século XX, no Brasil, pois cita o Museu Nacional (Gabriel).

Questão 4. Após os 24 dias de observação, o Dr. Frederico Müller percebeu que suas pesquisas com borboletas chegaram aos mesmos resultados que obteve Delpino, na Itália, observando abelhas. Quais foram esses resultados? Por que você acha que os resultados foram parecidos?

Esperou-se que os estudantes conseguissem relacionar ambos os estudos pela predileção dos insetos por determinada cor de um mesmo período de floração. Pela análise das respostas, percebemos que a maioria dos estudantes conseguiu relacionar que tanto borboletas quanto abelhas polinizavam uma cor específica de flor. A seguir, transcrevemos algumas das respostas dos estudantes:

A maioria dos insetos que polinizaram as flores visitavam a maioria das cores, mas todos podem ser encontrados nas flores amarelas. As borboletas têm preferência e as abelhas também, por cheiro, cor, etc... (Margarida).

Que estas espécies têm preferências por uma certa cor (Julia).

As abelhas e as borboletas são polinizadores e os dois estudos tiveram como semelhança mostrar a diferença das cores e a influência delas na atividade de polinização.

A pesquisa mostrou que dependendo da coloração de certa flor ela será ou não fecundada. Os resultados foram parecidos porque, provavelmente, as abelhas utilizam o mesmo sistema de cores para a identificação (Jorge).

Questão 5. O que você entende por coevolução?

Os estudantes conseguiram apresentar o conceito de forma correta, porém não o relacionaram ao artigo. Apenas um estudante conseguiu relacionar o conceito ao conteúdo do artigo, conforme

excerto:

Pode ser tida como a interação evolucionar e seletiva natural entre insetos polinizadores e plantas a serem polinizadas, onde uma se adapta a outra (Miguel).

Por se tratar de uma questão aberta, há de se levar em consideração que ela necessita de uma reformulação para aplicações futuras. Após a análise das respostas dos estudantes, a professora se utilizou de uma aula para realizar discussões em sala acerca das dúvidas levantadas pela leitura. Nessa aula foi realizada uma síntese biográfica da vida de Müller e seus trabalhos desenvolvidos no Brasil. Foi possível perceber que os estudantes tiveram uma dificuldade na leitura do artigo, principalmente em relação à escrita, o que se torna compreensível, visto que essa foi a primeira vez que eles tiveram contato com um artigo científico. Após a discussão mediada, os estudantes conseguiram compreender alguns pontos da leitura que antes não haviam compreendido, bem como conseguiram relacionar de forma adequada o conceito de coevolução ao artigo lido.

Após duas semanas da realização dessa atividade, estes mesmos estudantes foram levados ao Jardim Botânico de São Paulo, para realizarem observações de insetos polinizadores em plantas, com a utilização e o aprendizado em torno de outra linguagem: a fotográfica. As fotografias (Figuras 7, 8, 9 e 10) realizadas pelos estudantes posteriormente integraram uma exposição no Dia da Família, realizado em abril de 2014 no colégio.



Figura 7. Fotografia realizada por estudante no Jardim Botânico de São Paulo. Borboleta sobrevoando o arbusto.	Figura 8. Fotografia realizada por estudante no Jardim Botânico de São Paulo. Abelhas na inflorescência.
 Figura 9. Fotografia realizada por estudante no Jardim Botânico de São Paulo. Abelhas na inflorescência.	 Figura 10. Fotografia realizada por estudante no Jardim Botânico de São Paulo. Borboleta sobrevoando as inflorescências.

De forma geral, observamos que o ensino de Biologia atravessado pela história da ciência, aliado à prática de observação e pesquisa em campo, trabalhando com linguagens como a escrita e a fotográfica, possibilitou aos estudantes a construção de um olhar contemporâneo e sensível frente à natureza e suas relações. Também propiciou uma aprendizagem significativa dos conceitos, visto que os estudantes despertaram questionamentos, anseios, dúvidas e hipóteses que, em uma simples aula teórica, muitas vezes não são despertados, em sintonia com a construção de saberes escolares e de uma cultura escolar contemporâneas e inovadores.

Referências

- ALFONSO-GOLDFARB, A.M. *O que é história da ciência*. São Paulo: Brasiliense, 2004. 93p.
- ANTUNES, C. *Inteligências múltiplas e seus jogos: inteligência ecológica*. Vol. 3. Petrópolis, RJ: Vozes, 2006.
- BELTRAN, M.H.R. *História da ciência para formação de professores*. São Paulo: Livraria da Física, 2014. 128p.
- BRANDÃO, G. O.; FERREIRA, L.B.M. O ensino de genética no nível médio: a importância da contextualização histórica dos experimentos de Mendel

para o raciocínio sobre os mecanismos da hereditariedade. *Filosofia e História da Biologia*, Campinas: ABFHIB, São Paulo: FAPESP, Rio de Janeiro: Booklink, v. 4, n. 1, p. 43-65, jan./dez., 2009.

CARMO, V. A. Episódios da história da biologia e o ensino de ciência: as contribuições de Alfred Russel Wallace. 2011. 200f. *Tese (Doutorado)* – Universidade de São Paulo, Faculdade de Educação.

CARMO, V. A.; BIZZO, N.; MARTINS, L. A. P. Alfred Russel Wallace e o princípio de seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, Campinas: ABFHIB, São Paulo: FAPESP, Rio de Janeiro: Booklink, v. 4, n. 1, p. 209-234, jan./dez., 2009.

CASTRO, M. W. *O sábio e a floresta*. 2ª ed. Campina Grande: Editora da Universidade Estadual da Paraíba, 2007. 151p.

DARWIN, C. *A origem do homem e a seleção sexual*. Curitiba: Hemus, 2002. 712p.

DARWIN, C. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray, Albermarle street., 1859. 556p.

DARWIN, C. R. *The descent of man and selection in relation to sex*. New York: Appleton and Company, 1871. 468p.

FONTES, L. R. Fritz Müller: Primeiro termitólogo do Brasil – 31.III.1822 - 21.V.1897. Blumenau, *Blumenau em cadernos*, tomo XLVIII, n. 05/06, p. 145-163, Maio/Jun, 2007.

FRIESEN, G. K. Fritz Müller em sua contemporaneidade. In: PINTO, Edgar Roquette et alli. *Fritz Müller: reflexões bibliográficas*. Blumenau-SC: Cultura em movimento, 2000. p. 51-68.

KRASILCHIK, M. Biologia: ensino prático. In: CALDEIRA, A.M.A.; ARAÚJO, E.S.N.N. (orgs.). *Introdução à didática da biologia*. São Paulo: Escrituras, 2009. p. 249-258.

KRASILCHIK, M. *Prática de Ensino de biologia*. 4. ed. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2004. p. 60-77.

KURY, L. Viajantes naturalistas no Brasil oitocentista: experiência, relato e imagem. Rio de Janeiro, *História, Ciência, Saúde*, v. VIII, suplemento, p. 863-880, 2001.

- LATOUR, B. *A esperança de Pandora: ensaios sobre a realidade dos estudos científicos*. Bauru-SP: Editora da Universidade do Sagrado Coração, 2001. 372p.
- LOPES, M. M. *O Brasil descobre a pesquisa científica: os museus e as ciências naturais no século XIX*. 2ª ed. Brasília-DF: Editora Universidade de Brasília, 2009. 369p.
- MARTINS, R.A A história das ciências e seus usos na educação. In: SILVA, C.C. (org.) *Estudos de história e filosofia das ciências: subsídios para aplicação no ensino*. São Paulo: Livraria da física, 2006. P. xvii-xxx.
- MAYR, E. *Isto é biologia*. São Paulo: Companhia das Letras, 2008. p. 48.
- MAYR, E. *O que é evolução?* Trad. Ronaldo Sergio de Biasi e Sergio Coutinho de Basi. Rio de Janeiro: Rocco, 2009. 342p.
- MAYR, E. *Uma ampla discussão: Charles Darwin e a gênese do moderno pensamento evolucionário*. Ribeirão Preto-SP: Funpec Editora, 2006. 195p.
- MORIN, E. *Ciência com consciência*. 15ª ed. Rio de Janeiro: Bertrand Brasil, 2013. 350p.
- MORIN, E. *Os setes saberes necessários à educação do futuro*. 2º ed. São Paulo: Cortez Editora, 2011. 102p.
- MÜLLER, F. On a remarkable case of mimicry of *Eueides pavana* with *Acraea thalia*. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1879(2):XX-XXIV.
- MÜLLER, F. *Para Darwin*. Tradução de Luiz Roberto Fontes e Stefano Hagen. Florianópolis: Editora da UFSC, 2009. 280p.
- PRESTES, M. E. B.; CALDEIRA, A. M. A. A importância da história da ciência na educação científica. *Filosofia e História da Biologia*, Campinas: ABFHIB, São Paulo: FAPESP, Rio de Janeiro: Booklink, v. 4, n. 1, p. 01-16, jan./dez., 2009.
- RAVEN P. *et al. Biologia vegetal*. 8 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.
- REGNER, A. C. K. P. Experimentação, observação e imaginação em Charles Darwin. In: GOLDFARB, A. M.; BELTRAM, M. H. R. *O saber fazer e seus muitos saberes: experimentos, experiências e experimentações*. São Paulo: Editora da Física, 2006. p. 351-378.

- RICKLEFS, R. E. *A economia da natureza*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003: 30-36.
- RIDLEY, M. *Evolução*. 3ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2006. 752p.
- SAWAYA, P. Fritz Müller e sua obra. In: PINTO, Edgar Roquette *et alli*. *Fritz Müller: reflexões bibliográficas*. Blumenau-SC: Cultura em movimento, 2000. p. 51-68.
- SCHLENZ, E.; FONTES, L. R.; HAGEN, S. A produção científica de Fritz Müller. In FONTES, L. R.; KUPFER, E.; HAGEN, S. (orgs.). *Fritz Müller: príncipe dos observadores*. 2ª ed. São Paulo: Instituto Martius-Staden, 2012. p. 48-61.
- WEISS, M. Floral color change: A widespread functional convergence. Saint Louis, MO, *American Journal of Botany*, v. 82, n.2, p. 167-185, 1995.
- WEISS, M. R. Floral colour changes as cues for pollinators. London, *Nature*, v. 354, p. 227-229, 1991.
- WEST, D. A. *Fritz Müller a naturalist in Brazil*. Michigan-USA: Pocahontas Press, Inc., 2003. 376p.
- WEST, D. *Darwin's Man in Brazil: the evolving science of Fritz Müller*. Florida: University Press of Florida. 2016. 344p.
- WEST, D. Fritz Müller, o biólogo evolucionista pioneiro no Brasil. In: DOMIGUES, H. M. B. et. al. *Darwinismo, meio ambiente, sociedade*. Rio de Janeiro: MAST, 2009. p. 45-58.
- ZILLIG, C. *Dear Mr. Darwin: a intimidade da correspondência entre Fritz Müller e Charles Darwin*. São Paulo: Sky Anima comunicação e design, 1997. 163p.
- ZILLIG, C. *Fritz Müller meu irmão*. Blumenau: Cultura em movimento, 2004. 256p.

FILOSOFIA, CIÊNCIA E BIOLOGIA: ONDE MORA A RACIONALIDADE?

Claudio Ricardo Martins dos Reis

O nosso futuro como espécie depende em grande parte da capacidade que tivermos para cultivar o pensamento crítico [...]. Compete a cada um de nós, profissionais da ciência e da filosofia, divulgar não apenas os conteúdos próprios de cada uma das nossas áreas do conhecimento, mas também essa atitude que constitui o maior monumento alguma vez erguido por mão humana: o pensamento crítico e a inteligência clara (Desidério Murcho em *Filosofia e pensamento crítico*, s.d).

Em meio aos capítulos de Biologia Evolutiva e de seu ensino, este é o único capítulo explicitamente filosófico. É razoável pensar que a maioria dos interessados neste livro não teve uma formação filosófica para além do ensino médio. Por esse motivo, o capítulo está escrito sem pressupor de você, leitor(a), algum conhecimento em Epistemologia, em História da Filosofia ou em análise sistemática de conceitos e proposições. No entanto, pressupõe que você se interessa ou pelo menos possa se interessar por problemas filosóficos. Espero contribuir para aprofundar ou estimular esse interesse.

Nosso tema será prioritariamente epistemológico. A **Epistemologia** é a área da Filosofia onde se investigam os problemas relativos ao conhecimento – sua natureza, se é possível obtê-lo, como obtê-lo e seus limites. Porque pretendemos focar na Biologia e na ciência em geral, nosso tema abrangerá a Epistemologia da Ciência. Como veremos, no entanto, a Epistemologia não será concebida de forma isolada das demais áreas. Discutiremos, especificamente, como a história da ciência e os valores incorporados na prática científica possuem um papel na explicação da racionalidade da ciência. Veremos, portanto, um

problema epistemológico entrelaçado com elementos históricos e, inclusive, éticos.

Este capítulo está dividido em duas seções. A **Seção I** é pensada como uma introdução. Nela, meu objetivo é mostrar a pertinência da questão sobre “Onde mora a racionalidade?” e estimular o interesse em respondê-la. Eu apresento brevemente duas abordagens antagônicas sobre essa questão. A primeira situa a racionalidade da Biologia inteiramente sobre a sua própria prática. A segunda, inteiramente fora do domínio da prática, isto é, numa filosofia *a priori*. Destaco objeções a essas abordagens que, a meu ver, constituem razões suficientes para o seu abandono. Exponho, então, uma terceira abordagem, que busca evitar os problemas das abordagens antecedentes.

A **Seção II** desenvolve a terceira abordagem e explora um caminho aberto por ela. Essa abordagem – caracteristicamente kuhniana¹ – reconhece um papel para a história da ciência e para “valores cognitivos” (também chamados “valores epistêmicos” ou “virtudes cognitivas”) na explicação da racionalidade científica. E o que eu me referi como o caminho aberto por essa abordagem é a reflexão sobre o papel de valores não cognitivos (valores morais e sociais) na atividade científica. Esse caminho continua aberto e é tema de intensos debates entre filósofos da ciência na atualidade (cf. Longino, 2015; Elliott & Richards, 2017; Elliott & Steel, 2017).

¹ Referente ao historiador e filósofo da ciência Thomas Kuhn (1922-1996). Já se disse que a primeira sentença de Kuhn em *A estrutura das revoluções científicas* é a mais famosa sentença da Filosofia da Ciência na segunda metade do século XX: “Se a História fosse vista como um repositório para algo mais do que anedotas ou cronologias, poderia produzir uma transformação decisiva na imagem de ciência que atualmente nos domina”. A abordagem de Kuhn tem profundas implicações tanto para a História da Ciência quanto para a Filosofia da Ciência. Podemos afirmar que ela realmente trouxe uma “transformação decisiva” em nosso modo de compreender a ciência.

Seção I

Filosofia e Biologia: como deveriam interagir?

Não há tal coisa como ciência livre de filosofia; há apenas ciência cuja bagagem filosófica é tomada a bordo, sem exame (Daniel Dennett em *Darwin's Dangerous Idea*, 1995).

A filosofia da ciência sem a história da ciência é vazia; a história da ciência sem a filosofia da ciência é cega (Imre Lakatos em *History of science and its rational reconstructions*, 1983).

Começemos com uma pergunta básica sobre as duas áreas de pesquisa que constituem o título desta seção: que relações deveriam existir entre Filosofia e Biologia?² Há controvérsias marcantes a esse respeito. Apresentarei três abordagens teoricamente possíveis que buscam responder a essa pergunta. Vamos a elas.

1. Biologia autônoma, filosofia submissa

Num extremo do espectro está a ideia de que a relação entre essas áreas de pesquisa deve ser completamente comandada pela Biologia. Nesse sentido, a Biologia deve ser autônoma e a Filosofia deve estar submetida a ela. O único papel para a Filosofia (em sua relação com a Biologia) é “varrer o terreno” da Biologia, contribuir para uma limpeza conceitual do campo, eliminando os obstáculos para o avanço das pesquisas biológicas. Cabe à Filosofia analisar conceitualmente a Biologia, mas sem qualquer pretensão normativa. Quem deve estabelecer as normas epistêmicas para a pesquisa na área são tão somente aqueles que atuam na referida área. Podemos caracterizar essa abordagem pela seguinte tese:

² A noção de “relação” será aqui tomada de modo mais específico, como “relação epistêmica”.

T1. A avaliação epistêmica da Biologia deve ser realizada **apenas** por indivíduos e instituições que estão diretamente vinculados a sua prática.

2. Filosofia autônoma, biologia submissa

No extremo oposto do espectro está a ideia de que a relação deve ser comandada pela Filosofia. A Biologia deve estar submetida a um ideal de ciência concebido completamente *a priori*. Seus procedimentos, raciocínios, suas regras e métodos devem ser fixados pela Filosofia. A Biologia deve ser uma instância de aplicação (ao campo dos sistemas vivos) de normas epistêmicas criadas e justificadas pela Filosofia. Nesse sentido, é a Filosofia quem detém a autonomia. A Biologia, para ter o estatuto de ciência, precisa seguir as teorias gerais que a definem enquanto ciência, teorias essas formuladas pela Filosofia, sem qualquer olhar para a prática diária da Biologia ou para sua história, e sem qualquer contribuição da bióloga e do biólogo nessa tarefa. Podemos caracterizar essa segunda abordagem pela seguinte tese:

T2. A Biologia, enquanto atividade científica, deve estar submetida a critérios epistêmicos estabelecidos *a priori* pela Filosofia.

3. Um exercício filosófico

Tanto a primeira quanto a segunda abordagem descritas acima parecem envolver sérios problemas. No entanto, que problemas seriam esses? Proponho que, antes de seguir, você reflita sobre essa questão e tente respondê-la. Parece claro que posições entre esses dois extremos são mais adequadas e fecundas. Mas por quê? Quais são os problemas que podem surgir quando se defende uma ou outra das abordagens descritas acima? Adianto que ao tentar responder tal pergunta, você estará praticando uma filosofia genuína: estará efetivamente exercitando o filosofar. Meu

papel ao escrever este capítulo é precisamente ajudá-lo(a) nesse tipo de reflexão. Nos próximos dois tópicos, tentarei esclarecer os problemas dessas abordagens.

4. Problemas da abordagem “biologia autônoma, filosofia submissa”

Como vimos, essa abordagem pode ser caracterizada pela tese (T₁) segundo a qual a avaliação epistêmica da Biologia deve ser realizada apenas por indivíduos e instituições que estão diretamente vinculados à sua prática.

O problema crucial com essa tese é que ela implica o que na Filosofia é chamado de “relativismo epistemológico”. Se as normas que fundamentam um raciocínio ou método adequado só podem ser justificadas no interior do grupo que utiliza tal raciocínio ou método, então não temos condições de avaliar grupos distintos. Cada grupo possui um padrão de racionalidade que lhe é próprio e completamente incomensurável com outros grupos. Isso significa a impossibilidade em se avaliar racionalmente diferentes práticas. Se, por exemplo, biólogos endossam a Teoria Evolutiva e defensores da chamada “Teoria do Design Inteligente” negam-na, os dois grupos estariam igualmente justificados. Porém, o que um afirma o outro nega. Quando dizemos que P é verdadeiro, temos o compromisso tácito de que $\neg P$ (lê-se, “não P”) é falso. O relativismo epistemológico nos leva, portanto, ao irracionalismo.

Finalmente, podemos perceber como o relativismo epistemológico e o irracionalismo minam o valor da investigação científica. Se o relativismo e o irracionalismo são verdadeiros, que razão temos para promover a ciência? Como justificamos o seu investimento social se os resultados epistêmicos da ciência valem tanto quanto qualquer opinião contrária? Como justificar o gasto com material de campo e de laboratório, com infraestrutura e com bolsas de pesquisa? Para que a coleta e análise de dados, a construção de modelos e o teste de teorias? O valor da Biologia,

enquanto atividade científica, pressupõe a falsidade do relativismo e do irracionalismo.

Nesse sentido, é fundamental que possamos avaliar as teorias científicas em termos de sua qualidade epistêmica. Essa avaliação precisa ser realizada com base em alguns critérios, e esses critérios precisam ser justificados à luz dos objetivos da ciência. Mas, se aceitamos isso, já não estamos mais na abordagem “Biologia autônoma, Filosofia submissa”, porque agora a Biologia precisa se justificar publicamente para além dos seus pares. Não tem mais autonomia completa, portanto. Além disso, dada a natureza desse trabalho intelectual – isto é, um trabalho de justificação teórica –, abre-se um campo onde a(o) filósofa(o) pode exercer um papel importante. A Filosofia, portanto, deixa de ser submissa e passa, inclusive, a atuar em aspectos normativos da ciência.

5. Problemas da abordagem “filosofia autônoma, biologia submissa”

Como vimos, essa abordagem pode ser caracterizada pela tese (T2) segundo a qual a Biologia, enquanto atividade científica, deve estar submetida a critérios epistêmicos estabelecidos *a priori* pela Filosofia. Não apenas a racionalidade da Biologia deveria ser uma instância da racionalidade científica, como a racionalidade científica deveria ser uma instância de uma racionalidade formal e universal. Essa racionalidade deveria estar presente, de modo crucial, nos momentos de escolha de teorias na ciência. A escolha de teorias, portanto, deveria se conformar a regras estabelecidas *a priori*.

Essa tese – apesar de amplamente defendida por filósofos que investigaram a ciência até a primeira metade do século XX – se defronta com sérios problemas. Primeiro, se a racionalidade científica (e da Biologia, em particular) pode ser explicada em termos de escolha de teorias regida por regras, então é preciso

reconhecer que as regras relevantes ainda não foram descobertas. No entanto, a proposta de regras fixas para a ciência remonta a Aristóteles e continua sendo não mais que uma promessa para explicar a racionalidade da ciência. É patente, portanto, a falta de fecundidade dessa estratégia.

Segundo, se se pretende justificar o uso de um conjunto determinado de regras *a priori*, muito do que é aceito como progresso científico não pode ser explicável como algo que foi gerado ou legitimado por esse conjunto de regras. A história da ciência (e da Biologia, em particular) mostra diversos casos em que a escolha de teorias não se adequa às regras que foram propostas. Nesse sentido, há um problema de adequação material entre as regras estipuladas e a atividade efetiva da ciência.

Em nenhuma dessas considerações pode-se dizer que a racionalidade da ciência foi explicada. No primeiro caso, considera-se que as regras estão ocultas. No segundo, embora apresentadas, as regras não se adequam à história da ciência. Dessa forma, precisamos optar por uma dentre estas três alternativas:

- a)** Considerar a ciência uma atividade irracional por não se adequar a nossas regras;
- b)** Manter a ciência como atividade racional e seguir com a estratégia de propor regras para explicar sua racionalidade;
- c)** Manter a ciência como atividade racional, mas propor novas estratégias para explicar sua racionalidade.

Pelo que vimos até aqui, a terceira alternativa parece a mais razoável. Considera-se que a racionalidade científica não é completamente passível de ser encapsulada por teorias formais ou quaisquer regras estabelecidas *a priori*. Para explicar sua racionalidade seria necessário um olhar para a prática da ciência e sua história. Mas se é assim, já não estamos mais na abordagem “Filosofia autônoma, Biologia submissa”, porque essa alternativa destaca a necessidade de a Filosofia olhar para a Biologia, na

medida em que essa traz elementos de importância filosófica que fogem a análises apriorísticas.

Passemos, então, a essa outra abordagem, que parece muito mais promissora do que as abordagens que acabamos de analisar. Primeiro, apresentarei brevemente algumas semelhanças e relações recíprocas entre Biologia e Filosofia. Posteriormente, na **Seção II**, analisarei essa terceira alternativa mais amplamente, baseando-me em investigações filosóficas sobre a ciência em geral.

6. Biologia e filosofia em relação recíproca

Até o momento, tratamos a Filosofia como um tipo de investigação *a priori*. Porém, isso deve ser entendido como uma caracterização grosseira. Muito do que se faz em Filosofia envolve, ou tem como base, o conhecimento empírico. Caracterizá-la como investigação *a priori* é tão correto – e tão falho – quanto considerar a Biologia como investigação empírica em sistemas vivos. Isso é parte do que faz a Biologia. Mas quando a caracterizamos dessa forma, deixamos escapar aspectos centrais como, por exemplo, os seus **objetivos** (por que razão ela faz observações e experimentações?) e o papel da **teoria** nas investigações científicas.

Se, por outro lado, caracterizamos a Biologia dando ênfase a seus objetivos e seu papel teórico, vemos uma Biologia muito próxima da Filosofia, especialmente da Filosofia da Biologia. De fato, em grande medida, é arbitrário distinguir investigações teórico-conceituais em Biologia de investigações em Filosofia da Biologia.

Um bom exemplo para destacar a relação recíproca entre Filosofia e Biologia é o chamado “pensamento evolutivo”. Este, antes de tomar um rumo próprio na Biologia, era uma concepção estritamente filosófica. Essa concepção estimulou e possibilitou a emergência da Biologia Evolutiva. A partir daí, o pensamento evolutivo se desenvolve na Biologia e passa a ser incorporado numa teoria que destaca características biológicas como herança,

variação fenotípica e seleção natural. Mas ainda não havia se desvinculado completamente da noção de progresso, que era a origem de seu pensamento. Só depois – e gradativamente – excluirá o progressismo como uma noção infundada³.

No entanto, afirmamos que o pensamento evolutivo constitui um exemplo da relação **recíproca** entre Filosofia e Biologia. O que acabamos de considerar foi seu surgimento na Filosofia e seu caminho para a Biologia, mas também existe o caminho da Biologia para a Filosofia. A Biologia Evolutiva contemporânea é a base do pensamento evolutivo atual e esse pensamento molda muito do que se faz em Filosofia hoje. Diversas correntes filosóficas, em áreas como Ética, Epistemologia e Filosofia da Mente, tomam o pensamento evolutivo da Biologia como base de suas investigações.

A história do pensamento evolutivo mostra-nos, portanto, um caminho que vai da Filosofia para a Biologia, mas que também vai da Biologia para a Filosofia. Com isso, torna infundada a ideia de que a Filosofia é imune à investigação empírica e, ainda, nos dá um exemplo de como a Biologia molda a investigação filosófica. Portanto, caracterizar a Filosofia como um tipo de investigação *a priori* envolve ocultar essa complexidade. Em certos aspectos, a Filosofia e a ciência são muito mais próximas do que costumamos pensar. E as relações entre Filosofia e Biologia são muito mais estreitas.

Vimos que existem relações recíprocas entre Filosofia e Biologia. Mas ainda precisamos responder como essas relações **deveriam** ocorrer. Discutiremos isso na Seção II, levando em conta não a Filosofia e a Biologia de maneira específica, mas a Filosofia e a ciência de modo geral.

³ Não antes de servir como ideologia para as piores atrocidades humanas da história. O “darwinismo social” motivou ideias de eugenia, racismo, imperialismo, fascismo, nazismo e a luta entre grupos e etnias nacionais. Foi uma ideologia que buscou se legitimar na teoria evolutiva.

7. Um breve resumo em forma de teses

- 1) A abordagem que nomeamos como “Biologia autônoma, Filosofia submissa” envolve a tese (T₁), segundo a qual a avaliação epistêmica da Biologia deve ser realizada apenas por indivíduos e instituições que estão diretamente vinculados à sua prática;
- 2) A abordagem “Filosofia autônoma, Biologia submissa” envolve a tese (T₂), segundo a qual a Biologia, enquanto atividade científica, deve estar submetida a critérios epistêmicos estabelecidos *a priori* pela Filosofia;
- 3) As abordagens “Biologia autônoma, Filosofia submissa” e “Filosofia autônoma, Biologia submissa” se defrontam com sérios problemas, que consideramos como razões suficientes para que as abandonemos;
- 4) O problema com a abordagem “Biologia autônoma, Filosofia submissa” é que ela leva ao irracionalismo;
- 5) O problema com a abordagem “Filosofia autônoma, Biologia submissa” é que ela leva ou ao irracionalismo ou à manutenção de uma estratégia que não tem sido fecunda;
- 6) A abordagem “Biologia e Filosofia em relação recíproca” é a única que conjuntamente tem evitado o irracionalismo e manifestado fecundidade.

Ainda não desenvolvemos a tese 6. Iremos desenvolvê-la levando em conta não apenas a Biologia especificamente, mas a ciência de modo geral. Trabalharemos, portanto, numa abordagem que podemos nomear como “**Ciência e Filosofia em relação recíproca**”. Toda a discussão presente na **Seção II** pode ser vinculada a essa abordagem e aos caminhos a que ela tem levado.

Seção II

O papel dos valores na investigação científica

Apenas uma comunidade científica plural numa sociedade democrática pode alcançar as mais altas marcas de objetividade (Anke Bueter em *The irreducibility of value-freedom to theory assessment*, 2015).

Com base no que argumentamos até aqui, a abordagem filosófica mais promissora é manter a ciência (e a Biologia) como uma atividade racional e reconhecer que sua racionalidade precisa ser explicada à luz da prática científica e sua história. Nessa abordagem, a Filosofia da Ciência perde parte de sua autonomia para ganhar em adequação material e em fecundidade. A História e a Sociologia da Ciência passam a ter um papel na Filosofia da Ciência. Aspectos descritivos sobre como a ciência funciona passam a ser relevantes para a análise sobre como a ciência **deve** funcionar. Nesse sentido, ao estabelecer relações com a prática científica, sua história e sua sociologia, a Filosofia da Ciência tem a possibilidade de aumentar seu poder analítico. Essa abordagem é hoje dominante na Filosofia da Ciência (e na filosofia das ciências em particular, tal como na Filosofia da Biologia), mas isso não poderia ser dito há poucas décadas.

Meu objetivo nessa segunda seção é apresentar brevemente essa abordagem e explorar um caminho aberto por ela. Como vimos, essa abordagem é crítica da noção de que a racionalidade científica possa ser apreendida por regras estabelecidas *a priori*. Em vez de regras, tal abordagem trabalha com a ideia de “valores cognitivos”. Isso abriu o caminho para investigações sobre a natureza desses valores e sua relação com valores não cognitivos. Atualmente, é um campo fértil na Filosofia da Ciência a investigação sobre como os valores devem moldar a atividade científica. Por exemplo, que papéis eles possuem, qual a melhor forma de distingui-los e quando são legítimos. Nossa análise avançará em relação à primeira seção, que se pretendeu

introdutória, e fará essa discussão explicitamente com base nos(as) filósofos(as) da ciência.

1. Racionalidade científica: de regras *a priori* a valores cognitivos

Comumente se admite que a atividade científica seja, por excelência, racional. Como explicar essa racionalidade, no entanto, não é consenso entre os filósofos da ciência. Há autores que buscaram explicá-la com base em critérios estabelecidos *a priori*, em forma de regras. Por exemplo, regras derivadas da lógica indutiva baconiana (Cohen, 1970) ou bayesiana (Salmon, 1966), da suposta estrutura hipotético-dedutiva das teorias científicas (Popper, 1959), da interação entre considerações dedutivas e indutivas (Glymour, 1980) ou da metodologia dos programas de pesquisa (Lakatos, 1978). Porém, embora tais regras possam aplicar-se a certos episódios da história da ciência, elas não explicam a maioria dos casos de escolha de teorias na atividade científica. Essa conclusão levou ao desenvolvimento de uma abordagem alternativa. Essa abordagem analisa a racionalidade da ciência em termos de um conjunto de valores (não em termos de um conjunto de regras). De acordo essa abordagem:

[...] os juízos científicos corretos são feitos por meio de um diálogo entre os membros da comunidade científica acerca do nível de manifestação de tais valores [cognitivos] por uma teoria, ou por teorias rivais, em vez de por meio da aplicação de um algoritmo ideal por cientistas individuais (Lacey, 2008, p. 83).

Tal abordagem tem suas raízes em Thomas Kuhn, sendo esboçada em sua obra de maior repercussão, *The structure of scientific revolutions* (1970), e amadurecida em trabalhos posteriores, como em *Objectivity, value judgement and theory choice* (1977). Após sua argumentação sobre os critérios para a escolha de teorias na ciência, Kuhn destaca:

Estou sugerindo, como já se podia esperar, que os critérios de escolha com que comecei funcionar não como regras que determinam a escolha, mas como valores que a influenciam. (Kuhn, 2011 [1977], p. 350).

Esse caminho aberto por Kuhn foi profundamente explorado por outros autores (cf. McMullin, 1983; Hempel, 1983; Laudan, 1984). À diferença da análise por meio de regras, a análise por meio de valores entende que assumir um conjunto comum de **valores cognitivos**⁴ não implica necessariamente concordância sobre a escolha de teorias. Podem ainda ocorrer controvérsias razoáveis e legítimas acerca de pelo menos duas questões: a disposição hierárquica de tais valores, refletindo as relações de importância entre eles; e o quão suficiente é o grau de manifestação desses valores em determinada teoria. Nesse sentido, a abordagem mencionada reconhece a importância de julgamentos de valor para a avaliação de teorias. Poder-se-ia concebê-la, portanto, como uma perspectiva crítica da noção de ciência como uma atividade livre de valores. Porém, essa mesma abordagem poderia sustentar, ainda, uma espécie de pureza epistêmica na ciência, reconhecendo unicamente o papel de valores cognitivos (epistêmicos) no raciocínio científico.

2. A tese da subdeterminação e os valores na ciência

Como veremos no próximo tópico, há uma variedade de argumentos críticos da noção de ciência como uma atividade livre de valores. No entanto, o argumento mais comum e mais influente é aquele que expõe a tese da subdeterminação das teorias pelos dados empíricos, o que remonta ao trabalho de Pierre Duhem

⁴ Esses valores envolvem, por exemplo, adequação empírica, simplicidade, escopo e consistência de teorias. Ernan McMullin (1983) refere-se a esse tipo de valor como “valores epistêmicos”; Carl Hempel (1983), como “virtudes epistêmicas”; e Larry Laudan (1984), como “valores cognitivos”. Utilizarei “valores cognitivos” e “valores epistêmicos” indistintamente. Nas sentenças em que “valores” ocorrerem sem nenhuma qualificação, eles terão o sentido de “valores não cognitivos”, normalmente valores morais e sociais.

(1954 [1906, cap. 6]) e é expresso em uma versão mais forte no chamado “holismo confirmacional”, de Willard Quine (1953). Por isso, essa tese também é conhecida como “tese Duhem-Quine” (Ben-Menahem, 2006). Ela é consequência de um argumento comumente encontrado nas explicações empiristas da aceitação racional de teorias. Seu argumento envolve três premissas:

- a)** Os dados empíricos (E) constituem a evidência ou o ponto de partida para a inferência de teorias (E tem primazia epistêmica);
- b)** Uma teoria (T) é uma estrutura de generalizações ou hipóteses organizadas dedutivamente e E está contido entre as consequências dedutivas de T (estrutura hipotético-dedutiva das teorias);
- c)** A sustentação de T é fornecida por E em virtude dessa relação dedutiva entre T e E, de modo que quanto maior o número e variedade dos itens de E, mais bem estabelecida estará T.⁵

De acordo com essas premissas, T poderia ser falseada. Se E contém um determinado item (e) e T implica $\sim e$, então T é falsa. Apesar do número e da variedade de dados que podemos deduzir de T, permanece sempre aberta a possibilidade de que o próximo dado observado falseie T. Se aceitamos essas premissas, o máximo que podemos dizer de uma teoria racionalmente aceita é que ela resistiu a muitas tentativas de falseá-la.

A tese da subdeterminação segue-se daquelas três premissas. Mesmo que uma teoria T_1 não tenha sido falseada, existe a possibilidade de haver outra teoria T_2 (inconsistente com T_1 e, talvez, ainda nem formulada) tal que os mesmos dados empíricos que fornecem sustentação a T_1 possam ser dela

⁵ É interessante notar que essas três premissas reduzem as relações entre T e E a uma só: a sua relação dedutiva. Isso significa que o único valor cognitivo considerado é a adequação empírica.

deduzidos. Portanto, os dados empíricos disponíveis não serviriam como base para se decidir entre T_1 e T_2 . De acordo com esse argumento, a subdeterminação nos impossibilita de saber se uma teoria representa o mundo **tal como ele é**. Além disso, ela abre a possibilidade teórica para um papel velado dos valores na escolha de teorias. Mesmo que uma teoria seja desenvolvida com adequação empírica em relação aos dados disponíveis e seja amplamente aceita pelos especialistas, ainda assim esse aceite pode refletir pressupostos (endossados consciente ou inconscientemente) dos investigadores. Esses pressupostos podem incluir, por exemplo, concepções metafísicas, preconceitos ou compromissos com certos valores morais e sociais. Desse modo, a aceitação de teorias não estaria baseada na adequação empírica, mas sim em tais pressupostos, que seriam decisivos. De fato, trabalhos sociológicos mostram que essa não é apenas uma possibilidade teórica, relatando vários casos em que preconceitos (por exemplo, sexistas e racistas na biologia e na psicologia) desempenham papéis desse tipo (cf. Gould, 1981; Longino, 1990; Lewontin, 1991; Nelson & Nelson, 1995).

Contudo, a tese da subdeterminação constitui mais do que um meio para a crítica da influência de valores ou pressupostos velados na ciência, podendo fornecer elementos para a legitimação de investigações que sejam explicitamente estimuladas por valores, desde que não contestem a adequação empírica como uma condição necessária para a aceitação de teorias. Por exemplo, se uma pesquisa pretende investigar se uma teoria biológica foi aceita com base em valores sexistas, é possível e legítimo que tal pesquisa seja estimulada por valores de igualdade de gêneros (feministas).

O papel exercido por valores na escolha de teorias pode ser atenuado com base em metodologias que insistam na multiplicação de teorias, criando-as e pondo-as em confrontação umas com as outras. Desse modo, o conflito teórico gerado ativamente por investigadores com perspectivas de valor diferentes pode fornecer um meio para diagnosticar e atenuar o papel indesejado que os

valores podem exercer. Recentemente, muitos filósofos têm defendido versões do que se pode chamar um **pluralismo científico**: propostas que visam a estruturação da atividade científica a partir de uma multiplicidade de estratégias de pesquisa (cf. Cartwright, 1999; Mitchell, 2003; Kellert, Longino & Waters, 2006; Lacey, 2010; Bouwel, 2015; Ruphy, 2017). Dessa forma, embora a subdeterminação dos dados empíricos abra a possibilidade para a intervenção indesejada de valores nos julgamentos teóricos, também sugere um meio para atenuá-la.

3. O debate atual: indo além da subdeterminação

Atualmente, o debate filosófico acerca da racionalidade científica foca em grande medida no chamado **ideal de ciência livre de valores**, também denominado **ideal de pureza epistêmica** (Biddle, 2013). Os valores epistêmicos têm sido amplamente aceitos como parte do raciocínio científico. O debate hoje predominante põe em discussão a tese segundo a qual valores não epistêmicos são ilegítimos nos processos de tomada de decisão que levam os cientistas a aceitarem algo como conhecimento científico.

3.1. A ciência é autônoma, imparcial e neutra?

O filósofo da ciência Hugh Lacey desenvolveu um modelo das interações entre a ciência e os valores (cf. Lacey, 1999; Lacey & Mariconda, 2014). Para Lacey, a concepção de que a ciência é livre de valores envolve a defesa conjunta de três componentes: **autonomia**, **imparcialidade** e **neutralidade**. Essas noções são referentes a três momentos distintos da atividade científica. A autonomia refere-se ao momento da escolha das agendas de investigação e das metodologias de pesquisa; a imparcialidade refere-se ao momento da aceitação de teorias; e a neutralidade

refere-se ao momento da aplicação, tendo em vista as consequências da aceitação de teorias.

A imparcialidade estabelece que as teorias são corretamente aceitas apenas em virtude de manifestarem os valores cognitivos em alto grau. A neutralidade afirma que as teorias poderiam servir de modo relativamente equitativo a práticas pertinentes a qualquer perspectiva de valor. A autonomia afirma que as agendas de investigação científica são adaptadas e institucionalizadas pelo interesse em produzir teorias que manifestem imparcialidade e neutralidade e em descobrir novos fenômenos que favoreçam esse interesse. Lacey entende que considerar livre de valores a atividade científica implica interpretá-la como imparcial, autônoma e neutra.

A argumentação de Lacey possui certa complexidade. Ele defende o ideal da imparcialidade, sustentando que apenas a evidência empírica e valores cognitivos são legítimos no momento de escolha de teorias científicas. No entanto, sustenta também que a autonomia é um ideal inviável e que a neutralidade não está sendo, mas deveria ser, um ideal regulador da atividade científica.

Sua crítica à autonomia decorre do entendimento de que a investigação científica é inevitavelmente estruturada por **estratégias de restrição e seleção** (restrição de teorias e seleção de dados) e de que considerações relativas a valores não cognitivos interferem, ao menos parcialmente, na adoção dessas estratégias. Lacey chama essas estratégias de restrição e seleção simplesmente como **estratégias de pesquisa**.⁶

Teorias corretamente aceitas encapsulam certos tipos de possibilidades que os fenômenos permitem, mas não todos os seus tipos. Isso porque as teorias são formuladas sob a restrição das estratégias de pesquisa adotadas. Mesmo que as teorias sejam aceitas de acordo com a imparcialidade, a etapa de adoção das

⁶ Lacey (2010) reconhece similaridades entre seu conceito de “estratégia de pesquisa” e as noções de “paradigma” de Kuhn (1970), de “programa de pesquisa progressivo” de Lakatos (1978) e de “tradição de pesquisa” de Laudan (1977).

estratégias molda as aplicações possíveis, gerando impacto, portanto, sobre a neutralidade. Isso significa que imparcialidade não implica neutralidade.

A crítica de Lacey envolve a ideia de que a ciência moderna valoriza de modo quase exclusivo apenas um tipo de estratégia – as **estratégias de abordagem descontextualizadora** –, e isso afetaria de modo profundo a neutralidade da ciência. As possibilidades dos fenômenos majoritariamente investigadas são as suas possibilidades quando abstraídas de qualquer lugar que elas possam ter nas vidas humanas e de qualquer vínculo com as dimensões sociais e ambientais. “As possibilidades abstraídas dos fenômenos incluem as que são idênticas às possibilidades de aplicação tecnológica” (Lacey, 2010, p. 68). Isso permite a Lacey conceber uma “afinidade eletiva” entre as estratégias descontextualizadoras e o que ele denomina **perspectiva de valor do progresso tecnológico**.⁷

A adoção praticamente exclusiva de estratégias descontextualizadoras na ciência moderna decorreria não de valores cognitivos, mas do compromisso com um valor social, aquele atribuído à prática de controle da natureza.

Se as teorias e descobertas científicas tendem a favorecer desproporcionalmente certas perspectivas de valor (como aquelas que sobrevalorizam o controle), a neutralidade não está sendo assegurada. A alternativa que Lacey propõe envolve um ideal de pluralidade de valores no nível das estratégias de pesquisa, para que a ciência não favoreça de modo praticamente exclusivo as perspectivas que sobrevalorizam o controle. Nesse sentido, ele entende como legítimas as abordagens a partir de **estratégias**

⁷ O conceito de “afinidade eletiva” que Lacey menciona é emprestado de Max Weber (1864-1920), que o utiliza em sua famosa interpretação sobre a relação entre capitalismo e protestantismo. Quanto à “perspectiva de valor do progresso tecnológico”, identificada por ele como uma perspectiva especificamente moderna de valorização do controle, Lacey entende que a proeminência do controle – como atitude humana característica em relação à natureza – está imersa na autocompreensão da modernidade, o que inclusive limita o reconhecimento do controle como um valor social, que poderia entrar em conflito com outros valores sociais.

sensíveis ao contexto, tais como **estratégias feministas e estratégias agroecológicas**. A ciência não deveria estar comprometida com uma metafísica em particular nem com uma perspectiva de valor particular (como aquela que sobrevaloriza o controle), contanto que as estratégias adotadas sejam fecundas. Apenas a adoção de múltiplas estratégias de pesquisa permitiria à ciência ser de fato regulada pelo ideal de neutralidade.

3.2. A imparcialidade é possível?

Em artigo recente, Anke Bueter defende uma proposta similar à de Lacey quando afirma que “apenas uma comunidade científica plural numa sociedade democrática pode alcançar as mais altas marcas de objetividade” (Bueter, 2015, p. 26), desenvolvendo um estudo de caso em que destaca a relevância da perspectiva feminista em pesquisas sobre a saúde da mulher. No entanto, ela diverge de Lacey ao propor que o ideal de ciência livre de valores é apresentado atualmente sob uma versão mais fraca. Bueter apresenta três versões do que poderia ser considerado um ideal de ciência livre de valores. A **versão minimalista** considera apenas que juízos de valor não devem contrariar a evidência empírica. Isso proíbe o salto direto de um juízo de valor a um juízo científico, constituindo-se numa norma básica de garantia da qualidade epistêmica. No entanto, as possibilidades de interações entre valores e atividade científica são mais complexas do que essa versão pode capturar.

Num outro extremo, haveria uma **versão maximalista** do ideal. Trata-se exatamente da versão apresentada acima e criticada por Lacey, que combinaria a defesa da autonomia, da imparcialidade e da neutralidade da ciência. A **versão atual**, na concepção de Bueter, envolve apenas a tese segundo a qual a avaliação de teorias tem de ser baseada unicamente em evidência empírica e valores cognitivos. Mobilizando as categorias desenvolvidas por Lacey, podemos afirmar que esse novo ideal não

defende a autonomia nem a neutralidade da ciência, mas apenas sua imparcialidade. A controvérsia atual acerca da relação entre ciência e valores envolveria, portanto, discordâncias no âmbito da tese da imparcialidade. Enquanto alguns autores endossam a afirmação de que “o objetivo da ciência justifica que a **imparcialidade** seja sustentada pelos cientistas” (Lacey, 2010, p. 18, grifo do autor), outros, incluindo Bueter, endossam a impossibilidade em se expurgar os valores não cognitivos no momento da avaliação e escolha de teorias. O *mainstream* dos epistemólogos da ciência sustentaria, portanto, como ilegítima a mobilização de valores não cognitivos no processo de escolha de teorias, mas reconheceria a influência desses valores no direcionamento das pesquisas e o favorecimento de resultados científicos a determinados interesses.⁸

Isso indica uma modificação histórica nas teses segundo as quais a ciência é livre de valores, refletindo uma aceitação cada vez maior, por parte dos filósofos da ciência, da influência de valores cognitivos e não cognitivos na atividade científica.

Ainda segundo Bueter, a versão atual desse ideal sustentaria as seguintes pré-condições: a possibilidade de se distinguir valores cognitivos de valores não cognitivos, como valores morais e sociais; a possibilidade de se eliminar valores não cognitivos a partir da avaliação de teorias; a independência epistêmica da avaliação de teorias em relação aos valores para sua aplicação; e a independência epistêmica da avaliação de teorias em relação aos valores da sua descoberta. A autora destaca que todos esses pressupostos são problemáticos ou pelo menos têm sido tema de controvérsia na atualidade. Contudo, Bueter desenvolve a crítica ao último item apenas, defendendo que a irrelevância do contexto da descoberta para o contexto da justificação é uma

⁸ Mas provavelmente esses epistemólogos não reconheceriam a relação de reforço mútuo entre a adoção de estratégias de pesquisa e o favorecimento a certos tipos de aplicações. Não reconheceriam a afinidade eletiva entre as estratégias descontextualizadoras e a perspectiva de valor do progresso tecnológico, como propunha Lacey.

herança neopositivista que não se sustenta. Nessa crítica, ela destaca que o grau de suporte para uma teoria depende da variedade de teorias disponíveis e do conjunto de dados em mãos. Essa variedade de teorias e esse conjunto de dados são influenciados por valores não cognitivos. Portanto, esses valores afetam a avaliação de teorias. Bueter chama esse argumento de *argument from value-laden blind spots*. Ela o exemplifica num caso concreto sobre as formas da terapia hormonal em mulheres que atingem a menopausa.

3.3. A imparcialidade é desejável?

Sob outra perspectiva, há autores que defendem que, em certas ocasiões, a imparcialidade sequer seria um ideal desejável. Nesse sentido, valores não cognitivos poderiam exercer um papel ativo no processo interno da prática científica. Essa é a defesa, por exemplo, de Heather Douglas (2000; 2009). Ela entende que os cientistas precisam incorporar juízos éticos de valor em seu raciocínio, de modo a pesar a importância de diversos tipos de erros para, assim, decidir o quanto de evidência demandar para aceitar ou rejeitar hipóteses. Em outros termos, os custos sociais dos erros deveriam influenciar os padrões de evidência para a aceitação de afirmações científicas.

Douglas se utiliza do conceito de **risco indutivo**⁹ – o risco de erro ao se aceitar ou rejeitar uma hipótese científica. A base teórica para sua argumentação provém de um artigo bastante conhecido de Richard Rudner (1953), intitulado “The Scientist Qua Scientist Makes Value Judgments”. O argumento de Rudner pode ser estruturado, como fez Biddle (2013, p. 126), da seguinte maneira:

⁹ “Risco indutivo” foi um termo cunhado por Hempel (1965) num famoso artigo denominado “Science and Human Values”.

- P1.** O cientista enquanto cientista aceita ou rejeita hipóteses;
- P2.** Nenhuma hipótese é completamente verificada;
- P3.** A decisão de aceitar ou rejeitar uma hipótese depende da evidência ser suficientemente forte;
- P4.** A evidência ser **suficientemente** forte é “uma função da **importância**, num sentido tipicamente ético, de se cometer um erro em aceitar ou rejeitar a hipótese” (Rudner, 1953, p. 2, grifo do autor);
- C.** Portanto, o cientista enquanto cientista emite juízos (éticos) de valor.

Douglas subscreve o argumento de Rudner, mas o adapta para seu caso de interesse. Ela argumenta em favor de que valores não cognitivos são requeridos nos aspectos internos do raciocínio científico sempre que esse risco indutivo incluir o risco de consequências não cognitivas, isto é, incluir o risco de algum custo social. Douglas (2000) defende essa tese com base num estudo sobre os efeitos carcinogênicos de dioxinas em ratos de laboratório. Ela pretende ilustrar como as consequências não cognitivas de erro deveriam estar presentes, para o caso em questão, em três momentos distintos: na escolha da metodologia, na caracterização dos dados e na interpretação dos resultados.

Na escolha da metodologia, as consequências não cognitivas deveriam ser consideradas em relação ao nível de significância estatística a ser estabelecido no teste de hipóteses¹⁰; na caracterização dos dados, essas consequências deveriam ser levadas em conta para a forma de identificação de tumores no

¹⁰ Isso envolve as consequências do erro tipo I (rejeitar uma hipótese nula verdadeira) e do erro tipo II (não rejeitar uma hipótese nula falsa) em testes estatísticos e sua relação com o contexto da pesquisa. A escolha de um α (o limiar para a rejeição da hipótese nula) muito baixo torna mais provável um erro tipo II. Os custos sociais de tais erros dependem do contexto. Ao avaliar impactos ambientais, o erro tipo II é mais grave do que o erro tipo I. Ao avaliar a efetividade de vacinas na proteção contra doenças, o erro tipo I terá custo social maior.

fígado dos ratos¹¹; na interpretação dos resultados, essas consequências deveriam ser consideradas para o tipo de modelo a ser utilizado, se com a presença ou a ausência de um limiar para os efeitos carcinogênicos de dioxinas¹². Mesmo que esses valores devam estar presentes nas etapas internas do raciocínio científico, Douglas concebe a eles um papel indireto. Valores morais e sociais não constituem boas razões para a **verdade** de uma hipótese, mesmo que devam influenciar os padrões de evidência requeridos para **se aceitar** determinada hipótese. Dessa forma, ela pretende rejeitar o ideal de ciência livre de valores articulando um novo ideal, que aceite o papel de valores morais e sociais no raciocínio científico, mas que ainda proteja a integridade da ciência.

3.4. Colaboração científica: um papel epistêmico para valores morais

Mencionarei brevemente mais uma perspectiva que me parece relevante. Kristina Rolin (2015) examina as implicações da colaboração científica para o debate a respeito da legitimidade de valores morais e sociais na ciência. Ela destaca que apesar de haver uma literatura crescente sobre o papel da aceitação baseada na confiança e da aceitação coletiva na atividade científica¹³, essa literatura não tem sido adequadamente explorada em conexão com o debate sobre o papel dos valores na ciência. É essa aproximação que ela pretende estabelecer.

¹¹ Porque não havia um consenso entre os cientistas em relação à melhor forma de avaliar esses tumores.

¹² Porque havia controvérsias nos estudos de dioxinas acerca de se seus efeitos carcinogênicos se apresentam só após determinada quantidade ou se quantidades menores possuem também alguns efeitos. Ou seja, uma controvérsia acerca da existência ou não de um limiar de resposta.

¹³ A principal diferença entre a aceitação baseada na confiança (*trust-based acceptance*) e a aceitação coletiva (*collective acceptance*) refere-se à atribuição sobre o agente do conhecimento. Enquanto no segundo caso o conhecimento científico é atribuído ao grupo como um todo, no primeiro caso ele é atribuído aos membros individuais do grupo.

Rolin afirma que, no contexto de colaboração científica, certos valores morais e sociais podem ser mais bem compreendidos como valores epistêmicos em vez de não epistêmicos. Ela se utiliza da distinção estabelecida por Daniel Steel (2010) entre valores epistêmicos intrínsecos e extrínsecos. Essa distinção estabelece que enquanto valores morais e sociais não são valores epistêmicos intrinsecamente, eles podem ser concebidos como valores epistêmicos extrínsecos na medida em que levam os cientistas a agir de maneiras que são conducentes à verdade. Rolin destaca que se a aceitação coletiva e a aceitação baseada na confiança desempenham um papel epistêmico na ciência, certos valores morais podem exercer um papel legítimo na aceitação e, portanto, nos aspectos internos do raciocínio científico.

A colaboração científica, em que as pesquisas são realizadas em equipes e os artigos possuem múltiplos autores, é cada vez mais comum nos diversos ramos da ciência. É pertinente que novas investigações filosóficas acerca da interação entre ciência e valores atentem para esse contexto atual de colaboração, que parece prover elementos importantes ao debate, como questões acerca dos critérios para a distinção entre valores epistêmicos e não epistêmicos.

4. Considerações finais

Meu intuito, com a escolha dos autores discutidos acima, foi apresentar uma diversidade de perspectivas. Pudemos perceber que a discussão sobre o papel dos valores na atividade científica é um tema efervescente na Filosofia da Ciência hoje e que ainda há muitas questões sem resposta (cf. Longino, 2015; Elliott & Richards, 2017; Elliott & Steel, 2017). Com base no que foi exposto, é possível distinguir pelo menos quatro argumentos contra o ideal de ciência livre de valores em seu sentido mais amplo:

- a)** Um argumento que defende uma variedade de valores cognitivos no processo de avaliação e escolha de teorias (Kuhn);
- b)** Argumentos que endossam o pluralismo de valores não cognitivos nas estratégias de pesquisa (Lacey e Bueter);
- c)** Um argumento que reconhece o papel de valores morais no raciocínio científico com base no risco indutivo (Douglas);
- d)** Um argumento que destaca a função epistêmica de valores morais no contexto de colaboração científica (Rolin).

Esses autores trazem aportes tanto descritivos quanto normativos. Isto é, destacam elementos para uma caracterização da atividade científica e propõem modelos para uma estruturação adequada dessa atividade. Contudo, o problema certamente necessita de maiores investigações. Como propõe Biddle:

[...] um projeto futuro importante para o campo [relativo à “ciência e valores”] seria clarificar e tornar mais precisos os conceitos centrais empregados dentro do campo, de modo a especificar mais claramente quais fatores desempenham um papel legítimo na ciência e quais não (Biddle, 2013, p. 132).

Ele afirma ainda que “certo número de filósofos da ciência começou a abordar estas questões, mas ainda há muito a ser feito” (Biddle, 2013, p. 132). Se o ideal de uma ciência livre de valores é inadequado, que ideal deveria substituí-lo? Onde e como os valores deveriam interagir na atividade científica?

Esse problema é eminentemente filosófico, mas ele provém de uma reflexão sobre a ciência e tem implicações sobre a mesma. Nesse sentido, investigar como os valores deveriam moldar a atividade científica requer um conhecimento tanto do trabalho filosófico como do trabalho científico. A Biologia – e também

outras ciências – tem fornecido elementos importantes a esse debate.

Mais do que isso, nosso tema certamente ultrapassa os limites acadêmicos. Estamos falando dos objetivos da ciência e de como estruturá-la. Nossa questão maior é para que(m) ou com que fim a ciência deve ser promovida e como ela deve ser praticada para aproximar-se desse fim. Mesmo que nossa discussão tenha sido prioritariamente epistemológica – perguntando-nos sobre “Onde mora a racionalidade científica?” –, vimos que ela se entrelaçou com temas éticos. O que de fato buscamos é uma ciência responsável imersa numa sociedade efetivamente democrática. Queremos garantir a integridade da ciência e que ela sirva, da melhor forma, ao florescimento humano.

Os cientistas e filósofos tem um papel nessa caminhada, mas esse papel não é exclusivo deles. A ciência é realizada em instituições sociais com valores e objetivos para além da produção de conhecimento. Nesse sentido, as instituições científicas precisam de um controle amplamente democrático. Esse controle deve moldar não apenas os usos (e evitar os abusos) da ciência, mas também suas agendas e formas de investigação. Dou um exemplo para finalizar este capítulo.

Com base no que consideramos no item 3.1 acima, poderíamos nos perguntar: a ciência não seria mais bem estruturada, tendo em vista os valores democráticos, como “pesquisa multiestratégica” em contraposição à “tecnociência comercialmente orientada” (cf. Lacey, 2014)? Se a resposta é afirmativa e, além disso, as instituições científicas atuais dão grande ênfase à “tecnociência comercialmente orientada”, então é necessária uma intensa reorientação das instituições científicas.

Esse é um exemplo, entre muitos outros, de como investigações filosóficas sobre valores na ciência podem ter profundas implicações sociais.

Referências

- BEN-MENACHEM, Yemina. *Conventionalism: From Poincaré to Quine*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- BIDDLE, Justin. State of the Field: Transient Underdetermination and Values in Science. *Studies in History and Philosophy of Science*, 44: 124–33, 2013.
- BOUWEL, Jeroen Van. Towards Democratic Models of Science: Exploring the Case of Scientific Pluralism. *Perspectives on Science*, 23: 149–72, 2015.
- BUETER, Anke. The irreducibility of value-freedom to theory assessment. *Studies in History and Philosophy of Science*, 49: 18–26, 2015.
- CARTWRIGHT, Nancy. *The Dappled World: A Study of the Boundaries of Science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- COHEN, Laurence. *The implications of induction*. London: Methuen, 1970.
- DOUGLAS, Heather. Inductive Risk and Values in Science. *Philosophy of Science*, 67: 559–79, 2000.
- . *Science, Policy, and the Value-Free Ideal*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 2009.
- DUHEM, Pierre M. M. *The Aim and Structure of Physical Theory*. Princeton: Princeton University Press, 1954 [1906].
- ELLIOTT, Kevin C. & RICHARDS, Ted. *Exploring inductive risk: Case Studies of Values in Science*. New York: Oxford University Press, 2017.
- ELLIOTT, Kevin C. & DANIEL, Steel. *Current Controversies in Values and Science*. New York: Routledge, 2017.
- GLYMOUR, Clark. *Theory and evidence*. Princeton: Princeton University Press, 1980.
- GOULD, Stephen J. *The Mismeasure of Man*. New York: W. W. Norton, 1981.
- HEMPEL, Carl. Science and Human Values. Pp. 81–96. In: Hempel, C. G. (ed.). *Aspects of Scientific Explanation and other Essays in the Philosophy of Science*. New York: The Free Press, 1965.
- . Values and objectivity in science. Pp. 73–100. In: Cohen, R. & Laudan, L. (eds.). *Physics, philosophy and psychoanalysis*. Dordrecht: Reidel, 1983.

- KELLERT, Stephen; LONGINO, Helen & WATERS, Kenneth (eds.). *Scientific Pluralism*. Minnesota Studies in the Philosophy of Science XIX. Minneapolis: University of Minnesota Press, 2006.
- KUHN, Thomas. *The structure of scientific revolutions*. 2ª edição. Chicago: University of Chicago Press, 1970.
- . *The essential tension: Selected Studies in Scientific Tradition and Change*. Chicago: University of Chicago Press, 1977.
- . Objetividade, juízo de valor e escolha de teoria. Pp. 339–359. In: Kuhn, T. *A tensão essencial: Estudos selecionados sobre tradição e mudança científica*. São Paulo: Editora Unesp, 2011.
- LACEY, Hugh. *Is Science Value Free? Values and Scientific Understanding*. London: Routledge, 1999.
- . *Valores e atividade científica 1*. 2ª edição. São Paulo: Associação Filosófica Scientiae Studia/Editora 34, 2008.
- . *Valores e atividade científica 2*. 2ª edição. São Paulo: Associação Filosófica Scientiae Studia/Editora 34, 2010.
- . Tecnociência comercialmente orientada ou investigação multiestratégica? *Scientiae Studia*, 12: 669–695, 2014.
- LACEY, Hugh & MARICONDA, Pablo. O modelo das interações entre os valores e as atividades científicas. *Scientiae Studia*, 12: 643–668, 2014.
- LAKATOS, Imre. *The methodology of scientific debate*. Cambridge: Cambridge University Press, 1978.
- LAUDAN, Larry. *Progress and its problems*. Berkeley: University of California Press, 1977.
- . *Science and Values: the aims of science and their role in scientific debate*. Berkeley: University of California Press, 1984.
- LEWONTIN, Richard. *Biology as Ideology: The Doctrine of DNA*. New York: Harper Collins, 1991.
- LONGINO, Helen. *Science as Social Knowledge*. Princeton: Princeton University Press, 1990.
- . The Social Dimensions of Scientific Knowledge. In: *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2015 Edition), Edward N. Zalta (ed.).

Disponível em:
 <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2015/entries/scientific-knowledge-social/>>. Acessado em: 20 jun. 2017.

MCMULLIN, Ernan. Values in Science. Pp. 3–28. In: Asquith, P.; Nickles, T. (eds.). *PSA 1982*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1983.

MITCHELL, Sandra. *Biological Complexity and Integrative Pluralism*. Cambridge Studies in Philosophy and Biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

NELSON, Lynn & NELSON, Jack. Feminist Values and Cognitive Virtues. Pp. 120–129. In: Hull, D.; FORBES, M.; BURIAN, R. M. (eds.). *PSA 1994*. East Lansing: Philosophy of Science Association, 1995.

POPPER, Karl. *The logic of scientific discovery*. New York: Harper, 1959.

QUINE, Willard. Two Dogmas of Empiricism. Pp. 20–46. In: *From a Logical Point of View*. Cambridge: Harvard University Press, 1953.

ROLIN, Kristina. Values in Science: The Case of Scientific Collaboration. *Philosophy of Science*, 82: 157–177, 2015.

RUPHY, Stéphanie. *Scientific pluralism reconsidered: a new approach to the (dis)unity of science*. Pittsburgh: University of Pittsburgh, 2017.

RUDNER, Richard. The Scientist Qua Scientist Makes Value Judgments. *Philosophy of Science*, 20: 1–6, 1953.

SALMON, Wesley. *The foundations of scientific inference*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press, 1966.

STEEL, Daniel. Epistemic Values and the Argument from Inductive Risk. *Philosophy of Science*, 77: 14–34, 2010.

TENTATIVA E ERRO: DA PRÁTICA CIENTÍFICA À PRÁTICA PEDAGÓGICA

Daniel Longo Rockenbach

André Luis Klein

Leonardo Augusto Luvison Araújo

Introdução

Um requisito fundamental para qualificar o ensino é que o professor conheça de forma relativamente profunda a matéria a ser ensinada. Isso pressupõe o conhecimento de pelo menos alguns aspectos metodológicos e históricos da ciência e das interações entre ciência e sociedade – como, por exemplo, relações entre ciência e tecnologia, e entre estas e o meio ambiente. No entanto, pesquisas do campo educacional tem mostrado que muitos professores de ciências não conhecem suficientemente os contextos de produção da comunidade científica. Nós vemos isso como uma grande lacuna na formação docente. Geralmente, os professores demonstram uma crença no método empírico-indutivo de investigação científica, cujas raízes históricas remontam a Francis Bacon (1561-1626) e que foi fortalecida pela visão positivista do século XIX e início do século XX, mas que hoje é entendida como uma concepção ultrapassada. O modo como os professores concebem a natureza da ciência tem implicações sobre a forma como orientam e desenvolvem seu ensino. Por isso, desenvolver uma compreensão adequada da prática científica em sua dimensão histórica, social e filosófica pode auxiliar na aprendizagem em ciências.

No presente capítulo, pretendemos enfocar o caráter hipotético e processual da prática científica, bem como suas limitações, evitando visões dogmáticas e adotando estratégias para aproximar o aluno do fazer científico. Além disso, discutiremos a

ciência como um trabalho coletivo, desconstruindo a visão de uma ciência feita basicamente por gênios, e exploraremos seu caráter crítico e de constante mutação. Mais especificamente, relatamos experiências de educação científica pensadas como processo de construção coletiva de conhecimento a partir da proposição de perguntas e de hipóteses explicativas para problemas concretos. Nessas experiências é oportunizada a vivência do trabalho em equipe, por meio de desafios que exigem a elaboração de respostas criativas a problemas práticos.

A partir dessas experiências, os estudantes desenvolvem hipóteses explicativas para problemas e propõem testes experimentais, além de realizarem consultas ao conhecimento acumulado, de modo a produzir aproximações progressivas de explicações validadas a partir da crítica dos pares. Tal processo, realizado por meio de tentativa e erro, transforma a concepção de avaliação, uma vez que os erros são considerados parte necessária de procedimentos criativos que visam solucionar problemas.

Os alunos integram equipes de estudos/pesquisas cujo objetivo é elaborar hipóteses explicativas e estratégias para sustentá-las, bem como defender suas ideias, em um debate com outras equipes. Esses grupos têm a tarefa de planejar formas para refutar ou desestabilizar as hipóteses concorrentes a fim de que a comunidade de estudantes-pesquisadores seja capaz de produzir os melhores argumentos e explicações para os problemas sob investigação. Essas ações visam desenvolver as **capacidades criativas e críticas** dos alunos apoiadas no princípio do **respeito mútuo**.

Todo o processo de produção de conhecimento em equipe e de disputa entre as melhores explicações produzidas pela comunidade de participantes é registrado em textos de divulgação científica. Para escrever esses textos, os estudantes precisam realizar um deslocamento do papel de membros de determinada comunidade científica para o papel de jornalistas científicos,

relatando as controvérsias vivenciadas para um público mais amplo.

As experiências pedagógicas aqui relatadas têm o **objetivo geral** de propiciar aos alunos a vivência de práticas que guardam semelhança com a forma de produção de conhecimentos das comunidades científicas. Para tanto, são também desenvolvidos os seguintes **objetivos específicos**: a) oportunizar aos alunos a experiência do processo de produção coletiva de conhecimento por meio do trabalho em equipe e do debate da comunidade de participantes; b) oportunizar aos alunos o papel de comunicadores, através do relato por escrito, em colaboração com os colegas, dos processos de produção de conhecimento com a finalidade da divulgação científica.

Uma aula nas lavouras de soja

No primeiro encontro com os estudantes de uma turma de primeiro ano do ensino médio, o professor de Biologia anunciou que trabalhariam o “método científico” e um dos alunos imediatamente colocou-se avesso ao conteúdo, relatando que era um assunto muito chato, desinteressante, que envolvia somente “hipóteses e testes...”. O professor resolveu, então, ao invés de abordar “o método” de forma expositiva, fazer os alunos utilizá-lo para que pudessem entendê-lo.

Como ponto inicial, levou-os a campo. Foram até a plantação de soja dentro do *campus* do Instituto Federal do Rio Grande do Sul (IFRS), na cidade gaúcha de Ibirubá. O professor lançou alguns desafios sobre **observações** que eles pudessem fazer ao olhar para a plantação. Eis que a turma chegou a um consenso a respeito da conformação do plantio: as plantas das bordas eram diferentes das plantas centrais. A turma percebeu que as plantas

periféricas eram mais desgastadas, espaçadas e com menor crescimento frente às centrais.¹

PROBLEMATIZAÇÃO

Tudo parte da percepção de um problema, ou uma pergunta que se queira responder, baseada em algum dado observado. Essa observação pode ser a constatação de algum problema prático que precise ser solucionado ou uma simples curiosidade acerca do mundo natural.

A turma voltou para a sala de aula e lhes foi pedido que se dividissem em grupos de quatro alunos. A proposta era que cada um dos grupos desenvolvesse uma **hipótese**, que poderia, naquele momento, ser pensada como um **palpite** acerca do porquê da diferença entre as plantas da periferia e do centro da plantação de soja. Além da formulação de hipóteses, os grupos ainda deveriam tentar criar maneiras, mesmo que fictícias, de **testá-las**, a fim de corroborar ou não a sua hipótese.

HIPÓTESE E EXPERIMENTAÇÃO

Uma hipótese nada mais é do que uma tentativa de resposta, um palpite ou, porque não, um “chute” muito bem embasado. Nas hipóteses científicas, esse palpite geralmente é fundamentado por conhecimentos anteriores e por dados observados juntamente com o problema, além de permitir previsões passíveis de verificação. Para se testar uma hipótese, elaboram-se experimentos. Um experimento pode falsear uma hipótese ou corroborá-la, mas nunca confirmá-la em definitivo.

¹ Estudos da Ecologia observam que as bordas de um *habitat* são diferentes do centro em termos de estrutura e processos ecológicos. O chamado “efeito de borda” pode alterar a estrutura e a dinâmica de fragmentos vegetais, como os campos de soja.

No segundo encontro, os grupos reuniram-se para organizar suas ideias no papel. Feito isso, cada grupo teve alguns minutos para expor sua hipótese para os demais e defendê-la baseada em argumentos e nos “testes mentais” criados por eles mesmos. A cada término da explicação, os outros grupos eram instigados a **contestar** e **desconstruir** a hipótese em pauta. As críticas causaram inquietudes por parte dos estudantes, que tinham direito de tréplica para tentar sustentar com novos argumentos sua teoria. Em certos momentos, alguns grupos chegaram a desistir de sua teoria, pois foram plenamente convencidos pela “oposição”. Em outros momentos, no entanto, a oposição se fez fraca e caiu frente à argumentação mais robusta do grupo.

DEBATE E CRÍTICA

Uma vez exposta, a hipótese e/ou os resultados de uma pesquisa podem ser analisados pela comunidade científica. Cada pesquisador tem, portanto, o papel de “eterno fiscal” do conhecimento na área que lhe compete. Por outro lado, o pesquisador também tem o dever de responder às críticas com bons argumentos e/ou novos experimentos; ou abandonar sua hipótese e partir novamente do início.

No encontro que sucedeu à etapa acima, a proposta era que a então “comunidade científica” (dos estudantes) decidisse quais eram as hipóteses e testes mais adequados para interpretar as diferenças no desenvolvimento vegetal observado no plantio de soja. Após atingirem um consenso provisório acerca das melhores explicações e testes para sustentá-las, passou-se para a próxima fase: a **divulgação científica**. Foi pedido que cada grupo fizesse um texto, em forma de notícia, sobre o que ocorrera na comunidade científica a respeito das pesquisas sobre a soja. Nessa etapa, as controvérsias e disputas deveriam ser relatadas para um

público mais amplo que não teve a oportunidade de vivenciar as etapas anteriores de produção de conhecimentos.

Foi enfatizado que a sociedade tem o direito de saber o que os espaços acadêmicos discutem, pesquisam e descobrem. Discutiu-se que muitas vezes essas pesquisas ficam restritas aos muros universitários e inacessíveis àqueles que contribuem com o ensino e a pesquisa, normalmente realizados em instituições públicas por meio do pagamento de impostos. Além disso, interessa à própria comunidade científica que a sociedade valorize as suas atividades e apóie os investimentos públicos em Ciência e Tecnologia. A notícia, portanto, deveria relatar a experiência de terem vivido um espaço de produção e de discussão científica, apontando as hipóteses mais aceitas pela “comunidade científica” e uma narrativa de como se deu essa construção.

DIVULGAÇÃO

Por fim, o pesquisador precisa comunicar seus resultados e a forma pela qual eles foram atingidos, permitindo, assim, sua reprodutibilidade. Isso se dá geralmente em revistas especializadas de cada área. Porém, de igual importância é a comunicação para o público leigo, isto é, a comunidade não acadêmica. Essa é a divulgação científica de fato e pode se dar através de qualquer mídia (revistas, livros, documentários, reportagens, etc.).

A essência da proposta

Mas e se no lugar da plantação de soja fosse apresentado um questionamento ligado a algum outro conteúdo do livro didático de Biologia? (veja no final do capítulo o quadro “Foi feito em aula 1 – descobrindo a membrana plasmática”). Não necessariamente todas as etapas acima precisariam ser vivenciadas pelos alunos, mas a essência da proposta pedagógica, isto é, a vivência de um processo de aproximação progressiva de uma conclusão através de tentativas de elaboração de hipóteses

verificáveis, permeadas pela análise crítica coletiva, tornaria muito mais significativa a compreensão do conteúdo em foco. O estudante, dessa forma, **constrói** os conceitos científicos ao invés de apenas recebê-los prontos.

Facilitar a compreensão dos conteúdos já é, por si, um benefício de uma abordagem didática próxima dos processos científicos de produção do conhecimento. Outro ganho dessa proposta está relacionado à função social da escola em formar cidadãos autônomos e criativos. Adotando-se esse tipo de abordagem inspirada no método científico, o professor valoriza a capacidade do aluno de pensar por conta própria; de desenvolver, baseado em qualquer conhecimento anterior ou na simples intuição, palpites (hipóteses) originais. E nesse processo, o professor **valoriza o erro**, sem o qual não há espaço para o **processo criativo**.

Além disso, a prática do debate, dentro e entre os grupos, tem inquestionavelmente mais proximidade com o contexto da produção científica e mesmo com a vida em sociedade. Os indivíduos, afinal de contas, não são – ou não deveriam ser – seres passivos que apenas recebem informações quando estão fora da sala de aula, e sim agentes ativos que precisam resolver problemas e enfrentar o desconhecido. Dessa forma, estimula-se o desenvolvimento de uma **postura crítica e autônoma para com o próprio conhecimento**. Faz parte de tal postura a concepção clara de como se dá a construção do conhecimento científico e isso envolve conhecer suas limitações e sua natureza de constante abandono e substituição de hipóteses e teorias.

Por fim, também dentro da função social da escola (que se estende até o ensino superior), a última etapa da vivência científica como aqui apresentada – a divulgação – coloca em foco a reflexão e a prática, por parte dos alunos, sobre o **compromisso social** do indivíduo detentor do conhecimento científico de tornar públicas as conclusões da comunidade acadêmica. O **uso de linguagem**

apropriada e, antes disso, o interesse em se comunicar com um público leigo, precisa e pode ser desenvolvido desde a escola.

A proposta deste capítulo, dessa forma, pode inspirar um meio mais interativo e menos unidirecional de aprendizagem de ciências. Vejamos o exemplo do ensino no campo das letras, onde a escola não se limita a ensinar apenas o que já foi produzido ao longo da história da humanidade – a literatura, nesse caso –, mas possibilita que o estudante desenvolva as **habilidades** necessárias à produção de algo próprio ou de novos sentidos para o que já foi dito e escrito antes – o ensino de gramática e construção textual. Da mesma forma, no ensino de ciências os estudantes não devem apenas compreender o que já foi produzido por esse ramo do conhecimento; devem, sim, **aproximar-se da prática científica**, sendo incentivados a identificar problemas e criar explicações e formas de testá-las. Além disso, a construção coletiva de conhecimento a partir da formulação de perguntas e do intercâmbio de hipóteses explicativas pode ser uma forma mais eficiente e estimulante para o aluno compreender os conteúdos na área das ciências, em comparação à clássica exposição de um conteúdo pronto, dado pelo professor.

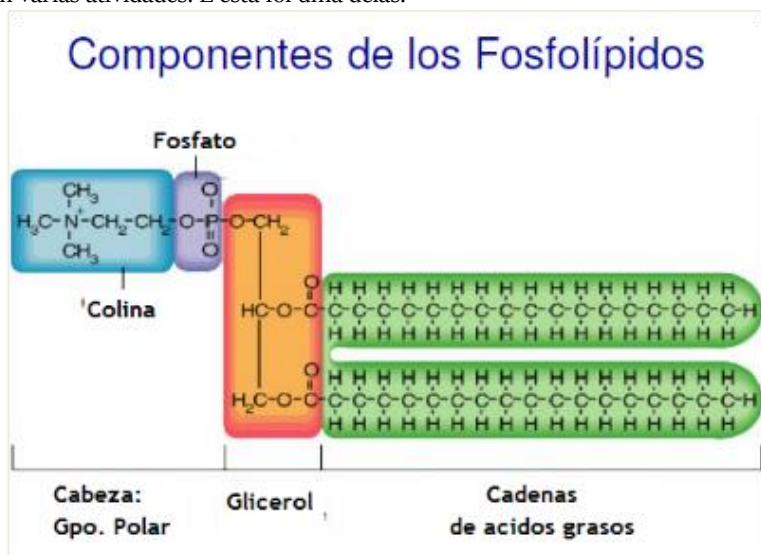
Não podemos deixar de lado também o **caráter interdisciplinar** dessa abordagem. Além de oportunizar a escrita para fins de divulgação, o tipo de atividade aqui apresentado leva para a sala de aula, mesmo que às vezes implicitamente, reflexões sociais, históricas e filosóficas acerca do **conhecimento** – o objeto central de toda essa produção.

Entendemos que a **pesquisa** científica se assemelha à **educação** científica muito mais do que normalmente se pensa: ambas envolvem **construção** de conceitos. Se estes são novos ou não para a humanidade, é secundário para os propósitos aqui apresentados. O ponto crucial é que são novos para o indivíduo que aprende, seja ele o(a) cientista, seja o(a) aluno(a).

Então, por que os caminhos por eles percorridos devem ser tão distintos?

Foi feito em aula 1 – “Descobrimo a membrana plasmática”

Poderia ter sido um *slide*, mas foi com um cartaz, semelhante da figura abaixo, que comecei a aula. Obviamente sem os títulos e as palavras, e sim dando ênfase à forma e à fórmula química da estrutura de um fosfolípídio. Quem desenvolveu o cartaz foi uma aluna repetente (não em Biologia) e que vinha se mostrando completamente ciente de todos os assuntos trabalhados em aula, “de novo”. Para não ficar chata a repetição, chamei-a para ser minha monitora durante o ano, em várias atividades. E esta foi uma delas.

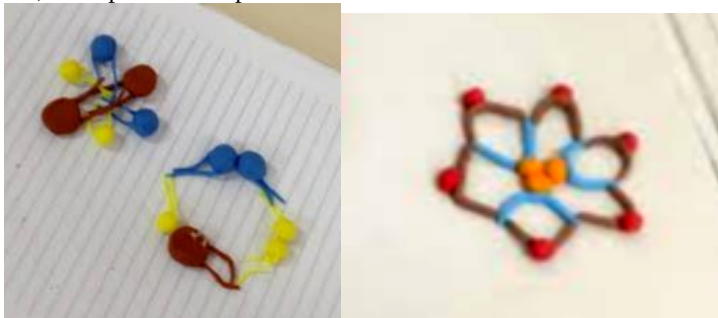


A partir do cartaz, trabalhei rapidamente os conceitos de “polar” e “apolar” e, consequentemente, “hidrofílico” e “hidrofóbico”. O próximo *slide*, por convenção, seria mostrar os fosfolípídios organizados em uma bicamada lipídica, ou em uma micela, e pincelar mais alguns conceitos. Porém, isso é trabalhar diretamente com resultados. E não estamos aqui para fazer os estudantes assistirem a resultados.

Estavam todos os estudantes, divididos em grupos, com um pacote de massinha de modelar cada grupo. Então, a monitora e eu pedimos que montassem uma estrutura parecida com a do cartaz, de massinha. **“Uma cabeça... polar, profe! E duas pernas... apolares!”**. Genial. Depois de montado um modelo, retomei rapidamente a ideia de que a vida surgiu na água e que, consequentemente, esses fosfolípídios também estiveram submersos. Perguntei, então, **qual seria o problema de uma molécula destas estar dentro d’água: “A parte apolar!”**. Sim, a parte apolar, já que é hidrofóbica. Está criado um problema. Um

problema dos bons. Somente a criatividade da seleção natural, ou dos estudantes, poderia encontrar uma solução.

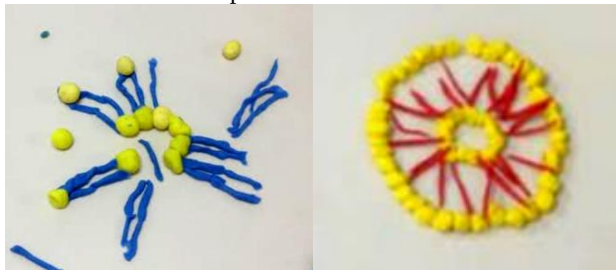
O desafio é: **contornar o problema**. Como? A parte apolar não pode estar em contato com a água. **“Regras, profe?”**. Sim, uma: podem usar outras estruturas para isso, desde que essas estruturas sejam outros fosfolipídios. Não importam quantos, mas apenas fosfolipídeos.



A micela (acima, à esquerda) foi uma das primeiras estruturas a surgir. À direita, os primeiros passos rumo à camada bilipídica!

A partir daí, a monitora e eu ficamos passando de grupo em grupo, os desafiando e propondo novos problemas em cima das estruturas que iam montando, sempre dando um jeito de mostrar que, ainda nas suas “soluções” intermediárias, a água tocaria as pernas apolares. Até que começaram a se defender sozinhos com estruturas cada vez mais eficientes, demonstrando que uma micela, ou uma bicamada lipídica – desde que pensada tridimensionalmente –, manterá suas pernas lipídicas sem contato com a água. Estava gerada, enfim, a estrutura básica da membrana celular!

O descobrimento da bicamada lipídica:



Foi feito em aula 2 – “Colocando-se no lugar de Mendel”

“**Bom dia, hoje vamos começar com a genética**”. A partir daí, abriria o PowerPoint com a foto de Gregor Mendel. Explicaria isso ou aquilo e relataria toda a gama de experimentos realizados com as ervilhas. Na sequência, enunciaria a 1ª Lei de Mendel e os conceitos de genótipo e fenótipo. Com sorte,

diria que o fenótipo é influenciado por fatores ambientais. Mas não. Esta, talvez, não seria uma aula onde o professor entregaria os conceitos “mastigados”.

Abrir o PowerPoint com as seguintes telas (figura abaixo) é um pouco assustador, é verdade, mas a tentativa de encontrar um padrão no meio da desordem desenvolve o raciocínio.



Durante a projeção da primeira imagem, digo que Mendel se divertiu ao cruzar uma porção de ervilhas verdes e amarelas, ambas *pedigree*, ou seja, puras. Esse cruzamento, por ser o primeiro, o parental, apelidou-o de “P”. A partir dessas ervilhas puras (verdes e amarelas), passo o *slide* seguinte e mostro o que ocorreu com a primeira geração de filhos (F1): **“todos amarelos, profe”**.

Todos amarelos, genial! Mas o que isso significa? **“O amarelo é mais forte que o verde”**. Nem tanto, diria, pois se misturarmos amarelo com verde, no máximo chegaríamos a um amarelo esverdeado ou a um verde amareladamente charmoso. **“Profe, mas o verde sumiu. O amarelo dominou a F1”**. Mas que coisa! Na segunda tentativa a palavra “dominou” aparece. Mas e quanto ao verde que sumiu? Eis que passo o terceiro *slide* e surge “um filho” verde. Tímido, pioneiro... **“Então o verde não sumiu”**. Mas onde esteve todo esse tempo? **“O amarelo da F1 tinha um pouco de verde, só pode”**, afirma um estudante.

“Grupos, pessoal. A resposta não estará no quadro. Reúnam-se em grupos e tentem criar hipóteses a respeito da pergunta exposta no quadro: por que surge um verde na F2? E por que ele é minoria?” E passo circulando nos grupos instigando os questionamentos e botando dúvidas nas hipóteses.

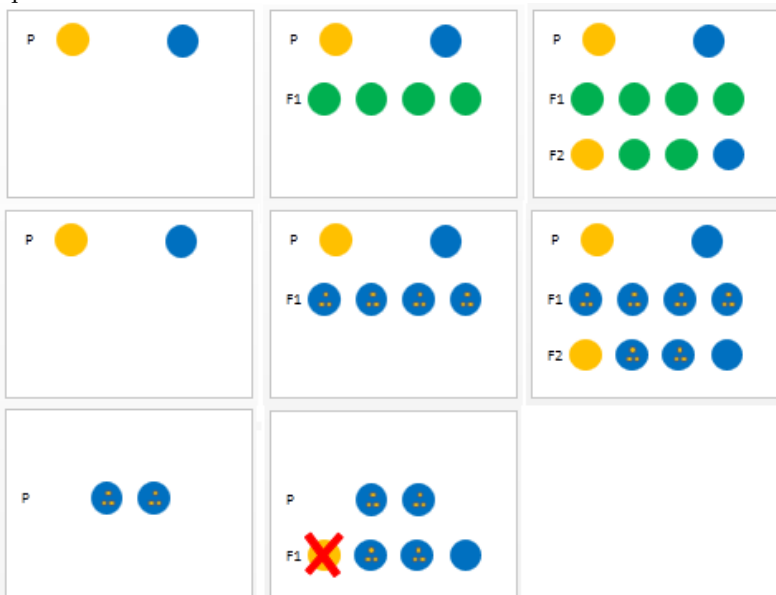
Até que enfim! Surge a ideia de que somos feitos de duas metades, uma vinda do pai e outra vinda da mãe. Na F1, as ervilhas amarelas possuem metade verde e metade amarela, já que receberam o verde de um dos genitores. No entanto, esse verde está dominado pelo amarelo e não aparece. Só apareceu na F2, em uma tímida ervilha, pelo fato de duas metades verdes se encontrarem. Ambas as metades do “avô” se fizeram presentes novamente. Alguns misticamente trouxeram a hipótese de que a ervilha neta verde era a ressurreição do avô, e eu, pobre professor, não entendia. **“Uma metáfora, professor”**. Bingo! Ah, mais uma coisa: as metades chamam-se “alelos”. Isso eles não sabiam e provavelmente nunca descobririam o tal nome sem consulta a algum material externo. No entanto, numa atividade como essa os nomes são o de menos.

Quando todos os grupos expuseram suas hipóteses, concordaram com veemência com a do grupo das “duas metades”, dos “dois alelos”. Poderiam escrever, portanto, uma frase que melhor definia tudo o que concluíram? **“A cor das ervilhas é determinada por duas metades”**. Umas pinceladas sobre a meiose, que falamos há um tempo, e podemos melhorar a frase? **“A cor das ervilhas é determinada por duas metades, que vai uma para cada gameta e voltam a se encontrar no indivíduo $2n$ ”**.

Obrigado, gênios. Obrigado, jovens Mendels.

Qualquer semelhança não é mera coincidência: **“Cada característica é determinada por dois fatores que se separam na formação dos gametas, onde ocorrem em dose simples”**.

As variações possíveis de se trabalhar são inúmeras: ausência de dominância, chinchilas e agutis, sistema ABO, alelos letais etc. E você, leitor, conseguiria gerar alguma hipótese a respeito dos padrões de herança olhando para as três seqüências abaixo?



ECOLOGIA E EVOLUÇÃO: A ABORDAGEM EVOLUTIVA EM LIVROS DE ECOLOGIA¹

Claudio Ricardo Martins dos Reis

1 Introdução

Em geral se reconhece que a teoria da evolução deva ser integradora e transversal aos diferentes campos que investigam os sistemas vivos, e que isso deveria se refletir também no campo da Ecologia. No entanto, mesmo que a evolução seja um fenômeno consensual entre os biólogos e os cientistas em geral, alguns aspectos da teoria evolutiva são assunto de intensos debates contemporâneos. A abordagem hegemônica atualmente – derivada da Síntese Moderna da Evolução, formulada entre os anos 1920 e 1950, com algumas atualizações, como a inclusão da Teoria Neutra e da Seleção de Parentesco na década de 1960 – possui questionamentos no sentido de, segundo autores críticos, ter negligenciado processos-chave responsáveis por moldar os padrões evolutivos (Jablonka e Lamb, 2005; Pigliucci & Müller, 2010; Laland et al., 2014 e 2015; Müller, 2017). Esses autores propõem uma ampliação e reestruturação da abordagem evolutiva contemporânea, no intuito de melhor adequá-la empiricamente e lhe dar maior poder explicativo, incluindo novos conceitos, reinterpretando certos processos e reformulando sua rede conceitual. Nem todos esses questionamentos são novos, mas eles possuem um diferencial sociológico em relação a críticas mais antigas. Esse diferencial deve-se à constituição de grupos de pesquisadores interessados em investigar em profundidade o que é

¹ Este capítulo foi escrito com base num artigo que publiquei (Reis, 2015). Agradeço aos editores da revista pela autorização do seu uso como capítulo deste livro. A estrutura do artigo foi modificada de modo a considerar especificamente o tema deste capítulo, isto é, a abordagem evolutiva nos livros de ecologia e o debate em torno dessa abordagem. Além disso, fiz algumas outras modificações que considerei relevantes para esta publicação.

relegado a um segundo plano, em termos de importância evolutiva, pela perspectiva da Síntese Moderna.

Meu interesse neste capítulo é investigar o modo como manuais científicos de Ecologia dirigidos ao ensino superior concebem e abordam a teoria evolutiva. A análise desses materiais instrucionais justifica-se pela importância que representam na formação do(a) pesquisador(a) e do(a) professor(a) de biologia. Com base nos resultados dessa análise, este trabalho se pretende também a abordar problemas conceituais dessa temática, envolvendo principalmente os debates contemporâneos em torno da Síntese Moderna.

2 Metodologia da pesquisa empírica

Realizei uma análise de quatro livros didáticos de ecologia utilizados no ensino superior (Quadro 1). Os resultados obtidos foram apresentados principalmente a partir da transcrição de trechos (citações) das quatro obras examinadas.

Quadro 1. Manuais de Ecologia destinados ao ensino superior analisados neste trabalho.

Nomes	Autor(es)	Editora	Ano
A Economia da Natureza	Robert E. Ricklefs	Guanabara Koogan	2011
Ecologia	M. Cain, W. Bowman, S. Hacker	Artmed	2011
Ecologia – de Indivíduos a Ecossistemas	M. Begon, C. Townsend, J. Harper	Artmed	2007
Fundamentos de Ecologia	Eugene P. Odum	Fundação Calouste Gulbenkian	2004

A escolha desses quatro livros se deu pela minha experiência na área de Ecologia, envolvendo basicamente dois critérios: reconhecimento e atualidade. Odum é o ecólogo mais

reconhecido entre os autores do quadro acima. Até aproximadamente os anos 2005, segundo testemunhos de docentes da área, a Ecologia nas universidades brasileiras era em boa parte ensinada por meio da obra de Odum. Os livros de Begon, Townsend e Harper (2007) e de Ricklefs (2011), estão em sua quarta e sexta edição em português, respectivamente. Eles têm sido amplamente utilizados, constituindo a bibliografia básica no processo seletivo de pós-graduação em Ecologia de muitas universidades públicas do Brasil. O livro de Cain, Bowman e Hacker teve sua primeira tradução para o português em 2011 e foi incluído na amostra principalmente por sua atualidade, junto à consideração de que, desde sua tradução, vem substituindo, em parte, os outros três livros em algumas disciplinas de Ecologia do ensino superior. Os professores que o adotam têm ressaltado a sua qualidade no conteúdo, na estrutura e na didática.

3 Teoria evolutiva e debates contemporâneos

Pretendo examinar: a) a importância que os autores dos livros selecionados concedem à teoria da evolução para os estudos em ecologia; b) como esses livros apresentam tal teoria, isto é, que fatores recebem destaque e; c) a abordagem dos livros, problematizada por meio de aspectos atualmente considerados controversos da Síntese Moderna.

Começemos a análise com Odum (2004), pelo fato de ser a mais breve. Essa obra não menciona a teoria evolutiva em seu capítulo introdutório. Ademais, dos seus 21 capítulos, apenas dois abordam um conteúdo evolutivo. Trata-se do Capítulo 8 e do Capítulo 9, intitulados, respectivamente, “A espécie e o indivíduo no ecossistema” e “Desenvolvimento e evolução do ecossistema”. Se nossos indicadores são minimamente adequados, então a evolução não constitui um tema central à ecologia para Odum (2004).

Begon, Townsend e Harper (2007), em sua pequena introdução, apresentam a clássica distinção de Ernst Mayr (1904-2005) – um dos arquitetos da Síntese Moderna – entre causas próximas e remotas (Mayr, 1961; 1982; 1997). A menção a causas remotas e seu entendimento de que elas fazem parte do estudo da Ecologia acabam por vincular essa disciplina à evolução, dado que para abordar tais causas é necessário um enfoque evolutivo. O capítulo introdutório de Begon, Townsend e Harper, portanto, menciona, mesmo que indiretamente, a importância de aspectos evolutivos para a pesquisa ecológica. Porém, com base apenas na leitura de sua introdução, parece que a evolução é situada numa posição secundária, o que não se mantém com relação ao livro como um todo. O primeiro capítulo após a introdução chama-se “Organismos em seu ambiente: o cenário evolutivo”. Seu objetivo é enfatizar que a teoria da evolução constitui um quadro conceitual de interesse para as pesquisas em Ecologia. No início desse capítulo, os autores citam a famosa frase de Theodosius Dobzhansky (1900-1975), segundo a qual “nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução”. No entanto, eles não questionam a distinção de Mayr entre causas próximas e remotas. Diferentemente, alguns pesquisadores que buscam enfatizar o papel evolutivo de processos ecológicos e do desenvolvimento tendem a criticar tal distinção (por exemplo, Laland et al., 2011, 2013; Calcott, 2013). Um olhar mais detalhado a esse capítulo permite concebê-lo como herdeiro da concepção tardia dos arquitetos da Síntese Moderna (Gould, 1983), com uma abordagem fortemente adaptacionista. Não há outro capítulo específico sobre aspectos evolutivos, mas esses são tratados de modo difuso ao longo do livro. Em relação a isso, eles afirmam que:

Em ecologia, existem muitos problemas que demandam explicações evolutivas, distantes [fazendo referência às causas remotas, em oposição às causas próximas]: “Como os organismos passaram a ter determinadas combinações de tamanho, taxa de desenvolvimento, rendimento reprodutivo etc.?” (Capítulo 4).

“Por que os predadores adotam determinados padrões de comportamento de forrageio?” (Capítulo 9).

“Por que as espécies coexistentes são muitas vezes semelhantes, mas raramente as mesmas?” (Capítulo 19) (Begon, Townsend e Harper, 2007, p. x)².

Ricklefs (2011), já na primeira página de seu prefácio, afirma que, nessa nova edição, uma de suas metas é:

Enfatizar mais profundamente os princípios da evolução como uma *base da ecologia*, com repercussões que se estendem até mesmo na gestão da mudança global (Ricklefs, 2011, p. xix, sem itálico no original).

Além disso, ele afirma que uma das visões persistentes na nova edição de sua obra é “a posição central do pensamento evolutivo no estudo da ecologia” (Ricklefs, 2011, p. xix). Ainda no seu prefácio, um dos tópicos chama-se “Cobertura consolidada da evolução”, no qual o autor afirma que:

O novo Capítulo 6, reescrito, apresenta os princípios evolutivos darwinianos, incluindo a seleção natural, as adaptações como um processo e tópicos relevantes da genética populacional. O capítulo proporciona uma discussão mais focalizada da evolução ao juntar tópicos anteriormente separados em diversos capítulos (Ricklefs, 2011, p. xx).

Assim como Begon, Townsend e Harper (2007), Ricklefs (2011) apresenta a distinção entre causas próximas e remotas (também sem questioná-la). Essa é a única referência (feita, portanto, de modo indireto) à evolução no seu capítulo introdutório. No entanto, uma avaliação feita com base nos seus outros capítulos mostra que a obra de Ricklefs (2011) é a que mais destaca a temática evolutiva. Dos seus 27 capítulos, pelo menos

² Essas perguntas não são títulos nem subtítulos dos referidos capítulos (4, 9 e 19), mas questões que são abordadas no interior dos mesmos.

cinco deles abordam explícita e diretamente a evolução. São eles: “Evolução e Adaptação” (Capítulo 6); “As Histórias de vida e o Ajustamento Evolutivo” (Capítulo 7); “Sexo e Evolução” (Capítulo 8); “Família, Sociedade e Evolução” (Capítulo 9); e “Evolução das interações das espécies” (Capítulo 17). Esses cinco capítulos juntos, somados em número de páginas, perfazem 18% do conteúdo da obra.

A abordagem evolutiva de Ricklefs (2011) também é fortemente moldada pelo quadro interpretativo da Síntese Moderna. Além da citação acima – em que os três termos de destaque são “seleção natural”, “adaptações” e “genética populacional”, sendo esta um ramo da Ecologia na visão do autor (Ricklefs, 2011, cap. 6) –, outra informação relevante para compreender sua abordagem está na relação que ele estabelece entre a chamada plasticidade fenotípica e o processo evolutivo. A primeira é invariavelmente tomada como uma característica “sujeita à mudança evolutiva”, podendo “ela própria ser uma adaptação que intensifica o ajustamento do indivíduo” (Ricklefs, 2011, p. 115 e 109). Sua mensagem é a de que a plasticidade fenotípica é moldada pela pressão seletiva, ou seja, sofre os efeitos da seleção natural. No entanto, ela nunca é interpretada como um fenômeno capaz ele próprio de moldar a eficácia da seleção, podendo, inclusive, preceder as alterações genéticas nas populações. Na interpretação da Síntese Moderna, esposada aqui por Ricklefs (2011), a relação entre plasticidade e seleção é uma via de mão única. Há trabalhos importantes, no entanto, que contrariam a universalidade dessa interpretação, destacando a possibilidade de o processo ocorrer por meio da via inversa (por exemplo, Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003).

Entre as quatro obras analisadas, a de Cain, Bowman e Hacker (2011) é a que mais dedica espaço para uma abordagem evolutiva na sua introdução. Na sessão intitulada “Alguns termos-chave são úteis para o estudo das conexões na natureza” são introduzidos três conceitos associados à teoria da evolução. O

primeiro é o próprio termo **evolução**, o segundo é **seleção natural** e o terceiro é **adaptação**. Novamente, a abordagem parece não se distanciar da tradicionalmente apresentada pela Síntese Moderna. Cada um dos termos será examinado a seguir.

A evolução é definida de duas maneiras. De acordo com Cain, Bowman e Hacker,

A **evolução** pode ser definida como (1) mudança nas características genéticas de uma população ao longo do tempo ou como (2) descendência com modificação, o processo pelo qual os organismos gradualmente acumulam diferenças a partir de seus ancestrais (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13).

Embora os autores não argumentem sobre a distinção entre esses dois predicados, há algumas questões interessantes a serem analisadas. A primeira questão é que a maioria dos livros, não apenas de Ecologia, mas de Biologia em geral, tratam a evolução como mudança na frequência alélica de uma dada população, isto é, o que está apresentado em (1). No entanto, os autores trazem a proposta (2) como distinta e sendo também válida para o conceito de evolução. É possível que sua distinção esteja enfatizando que o predicado (2) não se reduz ao (1), ou seja, descendência com modificação não estaria associada apenas à mudança genética. Esse é um tema interessantíssimo a ser examinado, constituindo-se outra controvérsia contemporânea em torno da Síntese Moderna.

Desde meados do século XIX, com as ideias de Charles Darwin (1809-1882) e de Alfred Russel Wallace (1823-1913), até as duas primeiras décadas do século XX, o que hoje chamamos de evolução era definida basicamente pelo predicado (2), isto é, como **descendência com modificação**. A partir da Síntese Moderna, formulada entre os anos 1920 e 1950 por cientistas como Ronald Fisher (1890-1962), Sewall Wright (1889-1988), Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr e George Gaylord Simpson (1902-1984), a evolução passou a ser entendida como a proposição (1), isto é, uma

descendência com modificação através da elucidação de certas entidades envolvidas no processo de transmissão de caracteres, quais sejam, os genes.

No entanto, desde essa época até hoje, tem se descoberto novos mecanismos de herança e novos processos evolutivos, de modo que a Síntese Moderna pode ser reconhecida atualmente como uma restrição ou **construção**³ demasiada, que enfoca desproporcionalmente nos genes como entidades fundamentais de herança. Se isso é correto, a Síntese Moderna pode ser caracterizada como **genecentrista**.

Pigliucci e Müller (2010) fazem essa caracterização, considerando-a (além de genecentrista) **gradualista** e **externalista**. Eles afirmam que a Síntese Moderna pressupõe uma evolução gradual, o que não estaria de acordo com os conhecimentos atuais, dada a importância da plasticidade fenotípica e de formas de herança não genéticas para a evolução, além da descontinuidade dos registros geológicos. Em relação ao externalismo, eles afirmam que o quadro teórico da Síntese Moderna interpreta a morfologia dos organismos como sendo unicamente o produto de regimes seletivos externos, desconsiderando outros aspectos que poderiam afetar os padrões evolutivos, como aqueles relacionados ao desenvolvimento dos organismos.

Dessa forma, Pigliucci e Müller pretendem livrar a biologia evolutiva do compromisso com esses três “ismos” (genecentrismo, gradualismo e externalismo). Eles enfatizam, contudo, que não se trata de uma revolução ou mudança de paradigma no sentido (interpretado por eles) de Thomas Kuhn (1970). Muitos fatores precisariam ser mantidos. Sua conclusão, até o momento, é de que

³ “Em vez de uma síntese, os biólogos evolutivos durante os anos de 1930 e 1940 chegaram a um retumbante acordo em relação a um pequeno conjunto de variáveis como cruciais para o entendimento da evolução na natureza. A isso eu agora denomino de ‘construção evolutiva’, a qual me parece uma descrição muito mais adequada do que de fato ocorreu na biologia evolutiva” (Provine, 1988, p. 61).

a Síntese Moderna é limitada, necessitando de uma expansão e reestruturação para se ajustar às descobertas empíricas e aumentar seu poder explicativo, reinterpretando processos até agora negligenciados. Essa é também a concepção de um grupo maior de pesquisadores, que ficou conhecido como os “16 de Altenberg”⁴. Eles propõem o que chamam de **Síntese Estendida da Evolução**. Uma formulação sistemática dessa proposta em comparação com a Síntese Moderna pode ser encontrada no trabalho de Laland e colaboradores (2015). Müller (2017) faz uma revisão interessante, destacando a necessidade de uma “síntese estendida”.

Jablonka e Lamb (2005) também destacam a necessária expansão que a teoria precisa considerar para que dê conta das novas descobertas. No entanto, mais do que os outros autores, elas enfatizam que a teoria evolutiva deve sofrer mudanças conceituais profundas se quiser tornar compatíveis fenômenos que são anômalos para o quadro teórico atualmente aceito. Elas destacam principalmente que: a) as unidades hereditárias não se reduzem aos genes; b) algumas variações hereditárias são não randômicas em sua origem; c) algumas informações adquiridas são herdadas; e d) alterações evolutivas podem resultar de instrução além da seleção natural. Seu livro enfatiza quatro diferentes mecanismos de herança que podem sofrer mudança evolutiva: genéticos, epigenéticos, comportamentais e simbólicos. Há uma extensa argumentação e apresentação de exemplos com relação a essas formas de herança, trazendo em comum com Pigliucci e Müller (2010) a crítica ao genocentrismo. Com efeito, há trabalhos mais antigos, tais como o de Stephen Jay Gould (1981) e de Richard

⁴ “16 de Altenberg” é como ficou conhecido o grupo de biólogos evolutivos e filósofos da ciência (que inclui os citados Pigliucci, Müller e Jablonka) que se reuniram no Konrad Lorenz Institute for Evolution and Cognition Research, em Altenberg (Áustria), de 11 a 13 de julho de 2008. O objetivo dessa reunião foi discutir o *status* atual da teoria evolutiva, incluindo uma série de avanços empíricos e conceituais que têm marcado o campo nos últimos anos (Whitfield, 2008).

Lewontin (1983), que também compartilham dessa crítica especificamente.

Feita essa digressão, originada devido à citação anterior de Cain, Bowman e Hacker (2011) que definia **evolução**, passemos a uma nova citação. Esses autores apresentam a seguinte definição para **seleção natural**:

Processo evolutivo no qual os indivíduos que possuem determinadas características sobrevivem ou se reproduzem em uma taxa maior do que outros indivíduos devido a essas características (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13).

Para que a seleção natural se constitua num processo cumulativo, no entanto, é necessário que essas características sejam herdadas. Qual o mecanismo de herança associado não está em questão, mas sim a necessidade que essas características sejam levadas adiante para que a seleção natural promova uma diferença significativa dos novos indivíduos em relação aos seus descendentes mais remotos. Para que a seleção natural exerça um papel evolutivo, não basta que indivíduos sobrevivam ou se reproduzam numa taxa maior devido a certas características; é preciso que seus descendentes adquiram essa(s) característica(s), geneticamente ou por outros mecanismos. Na sua expressão mais simples, seleção natural é **variação herdável em aptidão**.

O próximo termo – **adaptação** – é definido como “característica de um organismo que aumenta sua capacidade a sobreviver e reproduzir em seu ambiente” (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 13). Essa é uma definição possível e válida, mas não está isenta de problemas. O entendimento da adaptação como uma **característica** acaba ocultando a história de sua consolidação e as interações que a moldaram. Mais satisfatória é a definição de adaptação como um **processo**. Essa é a visão de Ricklefs (2011), a qual é destacada, em trecho já citado, quando ele afirma que:

O novo Capítulo 6, reescrito, apresenta os princípios evolutivos darwinianos, incluindo a seleção natural, *as adaptações como um processo* e tópicos relevantes da genética populacional (Ricklefs, 2011, p. xx, sem itálico no original).

Além desses conceitos, Cain, Bowman e Hacker (2011) apresentam uma figura com o que chamam **seleção natural em ação** (Figura 1). Trata-se de uma imagem em que há uma variedade de bactéria sobre uma peneira – que seria um antibiótico representando o efeito seletivo –, e abaixo há uma variedade limitada delas, ou seja, apenas parte do que havia acima. Dessa forma, as bactérias que passaram pela peneira são aquelas mais resistentes ao antibiótico, e são, portanto, o resultado da seleção natural em ação.

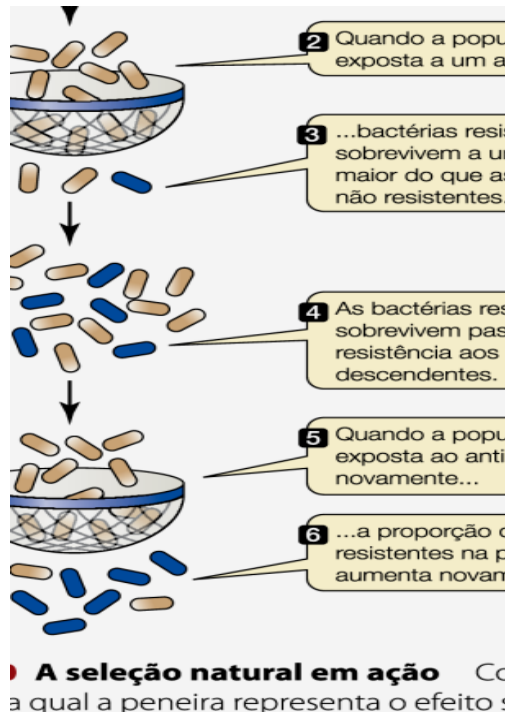


Figura 1. Metáfora da seleção natural apresentada no capítulo introdutório de Ecologia (Cain, Bowman e Hacker, 2011, p. 14).

Essa é provavelmente a interpretação predominante a respeito da evolução por seleção natural, na qual a mudança evolutiva seria consequência da ação de um “filtro” ou “peneira”. No entanto, essa concepção possui críticas contundentes. Primeiro, a metáfora do efeito seletivo como uma peneira não mostra a dinamicidade do processo, isto é, a mudança da pressão de seleção natural com a variação do ambiente. Para isso, seria preciso mostrar que a peneira muda, que o processo de seleção natural exerce efeitos distintos de acordo com a mudança no ambiente. Além disso, essas alterações ambientais podem ser realizadas pelos próprios organismos que sofrem evolução, de modo que estes não resultariam de um processo que lhes é alheio. Haveria, em vez disso, uma relação dialética entre organismo e ambiente. Essa é basicamente a crítica de Richard Lewontin, que o permite concluir que os “organismos não estão adaptados a seus ambientes: eles os constroem a partir das informações e peças do mundo externo” (Lewontin, 1983, p. 208). O desenvolvimento dessa ideia ficou conhecido pelo conceito de **construção de nicho** (Odling-Smee, 1988). Esse conceito é reivindicado pelos proponentes da Síntese Estendida, como um processo negligenciado pela abordagem evolutiva atual (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003).

Por robustas que são, as críticas contemporâneas à Síntese Moderna (mencionamos apenas algumas delas) nos deixam as seguintes dúvidas: até quando é válido manter o compromisso com certos pressupostos e continuar a desenvolver estudos por eles orientados? Em que momento anomalias devem ser encaradas como contraexemplos e investigadas de modo sistemático por grupos de pesquisadores na tentativa de articulá-las teoricamente? Quando o dogma na ciência deixa de ser funcional e torna-se um entrave ao desenvolvimento científico? Essas questões necessariamente ficarão em aberto.

4 Considerações finais

Vimos que a maioria dos autores dos livros-texto destacou a importância da teoria evolutiva para os estudos em Ecologia, mas outros sequer a mencionaram em seu capítulo introdutório. Isso refletiu numa grande diferença entre as obras quanto ao número de capítulos tendo a evolução como tópico central. Mesmo apresentando essa variação, vimos que a teoria evolutiva foi tratada basicamente em sua forma estabelecida pela Síntese Moderna. Uma consequência disso é que, embora a evolução possa ser vista como importante para a Ecologia, o quadro teórico da Síntese Moderna impede a visualização da via oposta, isto é, de considerar a importância da Ecologia para a evolução.

Em 1964, Dobzhansky afirmou que “nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução”; em 2008, Grant e Grant destacaram que “nada em biologia evolutiva faz sentido exceto à luz da ecologia”; e, em 2009, Pelletier enfatiza que “nada em evolução ou ecologia faz sentido exceto uma à luz da outra”. Isso parece indicar que já está bem estabelecida a centralidade da evolução para a Biologia, mas que mais recentemente a importância da Ecologia para a evolução e as relações entre essas duas disciplinas têm sido cada vez mais enfatizadas. O conceito de **construção de nicho** (Odling-Smee, 1988) e os conceitos mais recentes de **herança ecológica** (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003) e de **dinâmicas eco-evolutivas** (Pelletier, Garant & Hendy, 2009), por exemplo, enfatizam a necessidade em se estudar o sistema de forma conjunta, ecológica e evolutivamente.

Tendo em vista essas relações, poder-se-ia esperar que os livros-texto trouxessem um enfoque mais ecológico ao processo evolutivo, ressaltando, por exemplo, a importância das atividades dos organismos no ambiente. No entanto, mesmo tratando-se de livros de Ecologia, pôde-se notar que a teoria evolutiva é tratada basicamente em sua forma estabelecida pela Síntese Moderna, através do destaque quase exclusivo à herança genética (podendo

incluir efeitos de mutação, deriva e dispersão) e à seleção natural como mecanismos suficientes para explicar a evolução da vida na terra. De fato, essa perspectiva é ainda predominante hoje em dia.

Uma das propostas da Síntese Estendida é justamente reinterpretar e ressaltar o papel dos fatores ecológicos na teoria evolutiva; não mais tratá-los como simples filtros ambientais, mas como um conjunto de processos – entre eles, construção de nicho, plasticidade fenotípica e herança ecológica – que podem exercer papéis importantes em curto e longo prazo para os padrões de evolução.

Referências

- BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin; HARPER, John. *Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas*. Tradução de Paulo Luiz de Oliveira. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- CAIN, Michael; BOWMAN, William; HACKER, Sally. *Ecologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- CALCOTT, Brett. Why how and why aren't enough: more problems with Mayr's proximate-ultimate distinction. 28: 767-780, 2013.
- GOULD, Stephen Jay. *The Mismeasure of Man*. New York: W. W. Norton, 1981.
- . The hardening of the modern synthesis. Pp. 71-93, in: GRENE, M. (ed.). *Dimensions of Darwinism: themes and counterthemes in Twentieth-Century Evolutionary Theory*. New York: Cambridge University Press, 1983.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- KUHN, Thomas. *The structure of scientific revolutions*. 2ª ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970.
- LALAND, Kevin; ODLING-SMEE, John; HOPPITT, William; ULLER, Tobias. More on how and why: cause and effect in biology revisited. *Biology & Philosophy*, 28: 719-745, 2013.

- LALAND, Kevin; STERELNY, Kim; ODLING-SMEE, John; HOPPITT, William; ULLER, Tobias; Cause and Effect in Biology Revisited: Is Mayr's Proximate-Ultimate Dichotomy Still Usefull? *Science*, 334: 1512-1516, 2011.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marcus; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John; WRAY, Gregory; HOEKSTRA, Hopi; FUTUYMA, Douglas; LENSKI, Richard; MACKAY, Trudy; SCHLUTER, Dolph; STRASSMANN, Joan. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, 514: 161-164, 2014.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marc; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, 282: 1-14, 2015.
- LEVINS, Richard; LEWONTIN, Richard. *The Dialectical Biologist*. Cambridge: Harvard University Press, 1985.
- LEWONTIN, Richard. Gene, organism and environment. Pp. 273-285, In: BENDALL, D. S. (ed.). *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- MAYR, Ernst. Cause and Effect in Biology. *Science*, 134: 1501-1506, 1961.
- . *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Cambridge: The Belknap Press, 1982.
- . *This is biology: the science of the living world*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 1997.
- MÜLLER, Gerd B. Why an extended evolutionary synthesis is necessary. *Interface Fo-cus*, 7: 1-11, 2017.
- ODLING-SMEE, John. Niche-constructing phenotypes. Pp. 73-132, In: PLOTKIN, H. C. (ed.) *The Role of Behavior in Evolution*. Cambridge: MIT Press, 1988.
- ODLING-SMEE, John; LALAND, Kevin; FELDMAN, Marcus. *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- ODUM, Eugene. *Fundamentos de Ecologia*. Tradução de António Manuel de Azevedo Gomes. 7 ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 2004.

- PELLETIER, Fanie; GARANT, Dany; HENDRY, Andrew. Eco-evolutionary dynamics. *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences*, 1523: 1483-1489, 2009.
- PIGLIUCCI, Massimo. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.
- PIGLIUCCI, Massimo; MULLER, Gerd. *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- PROVINE, William Ball. Progress in evolution and meaning in life. Pp.49-74, In: NITECKI, M. H. (ed.) *Evolutionary progress*. Chicago: The University of Chicago Press, 1988.
- REIS, Claudio. Análise empírica e filosófica em livros-texto de ecologia: níveis de organização e teoria evolutiva. *Filosofia e História da Biologia*, 10: 175-199, 2015.
- RICKLEFS, Robert. *A Economia da Natureza*. Tradução de Pedro Paulo de Lima-e-Silva. 6 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- WHITFIELD, John. Postmodern evolution? *Nature*, 455: 281-284, 2008.

A TEORIA DA EVOLUÇÃO É UM FIO CONDUTOR NOS LIVROS DIDÁTICOS DE BIOLOGIA DO ENSINO MÉDIO?

Douglas Senna Engelke

Introdução

A teoria evolutiva unificou as Ciências Biológicas, proporcionando um sentido comum para as diferentes subdisciplinas da Biologia (Smocovitis, 1996). Dessa forma, o entendimento de evolução entre educadores e alunos possui uma importância singular, pois sem esse conhecimento as outras temáticas da Biologia se tornam desconexas. Uma dificuldade existente para o ensino de evolução é a forma precária com a qual ela é abordada nos livros didáticos, sendo possível observar erros conceituais, visões antropocêntricas, explicações paleontológicas incompletas, entre outros problemas (Pretto, 1985; Oliveira, 1992; Bizzo, 1996).

Este capítulo pretende problematizar a forma como a teoria evolutiva está sendo abordada no principal veículo de informação científica nas escolas, o livro didático. Este trabalho examina como são apresentados os conceitos de evolução e como os livros pretendem auxiliar na construção do pensamento científico evolutivo. Tendo em vista que compreender os processos evolutivos é fundamental para a articulação das demais temáticas da Biologia, e que o uso do livro didático ainda é uma das principais ferramentas de ensino e aprendizagem em sala de aula no ensino médio, podemos afirmar que avaliar a construção do saber científico nos livros didáticos é um importante alvo de investigação.

Metodologia de estudo

Foram analisados quatro livros didáticos recomendados pelo Programa Nacional do Livro Didático para o Ensino Médio (PNLDEM) do ano de 2009, sendo estes designados como livro A, B, C e D.¹ A análise foi feita em textos, exercícios, ilustrações, exemplos (ou evidências da evolução biológica) com base em dois critérios obtidos no catálogo de Livros Didáticos de Biologia do PNLDEM (2009): a) correção conceitual e compreensão; b) e aspectos sobre a construção do conhecimento científico.

Análises dos livros

Livro de Biologia A (12^a edição, 2008).

A teoria da evolução está apresentada na Unidade II do livro, a qual compreende cinco capítulos, com as seguintes temáticas: Capítulo 9 – As primeiras teorias da evolução; Capítulo 10 – Teoria Sintética; Capítulo 11 – Genética de populações; Capítulo 12 – Métodos de estudo de evolução; Capítulo 13 – História da vida. Os capítulos tratam os conteúdos de modo abrangente, considerando a história do pensamento evolutivo, apresentando terminologias, conceitos e evidências dos conteúdos adequados. Exemplo disso é a abordagem do achado do Hominídeo *Selam*, descoberto em 2006, referenciando data, local e estimativa de datação do fóssil encontrado (caixa acima).

¹ Livro A: *Biologia Hoje* 3. Linhares, 2008.

Livro B: *Biologia* 3. Cesar e Sezar, 2005.

Livro C: *Biologia – volume único*. Sonia Lopes, 2005.

Livro D: *Fundamentos da Biologia Moderna – volume único*. Amabis e Martho, 2010.

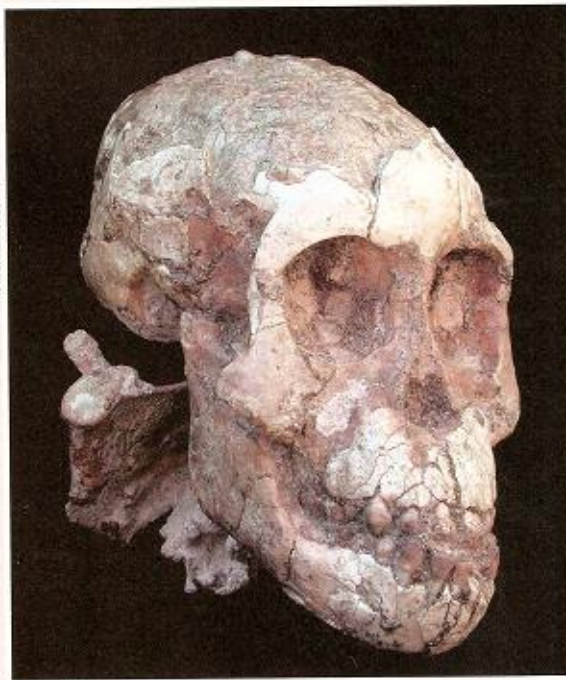


Fig. 13.1 O crânio de Selam, um fóssil de *Australopithecus afarensis*.

Figura 1. Fóssil do crânio de homínídeo descoberto em 2006, da mesma espécie de “Lucy”. Esse exemplo é uma evidência da evolução humana discutida no livro A, com uma abordagem histórica da ciência.

Os autores problematizam também o clássico exemplo de adaptação das mariposas da espécie *Biston betularia*. Uma população dessa espécie em Manchester teria mudado a frequência entre as variantes escuras e claras devido à poluição gerada na Revolução Industrial: a fuligem nos troncos eliminou os líquens, dificultando a camuflagem das claras e favorecendo a camuflagem das escuras (Figura 2). No entanto, essa não é a única explicação. Nesse livro, se confronta essa antiga interpretação com os achados mais atuais, os quais indicam que as mariposas passam a maior parte do tempo na copa das árvores e não nos troncos (Bizzo, 2002; Roque, 2003, p. 67).



Figura 2. Mariposas da espécie *Biston betularia*.

No Livro A são mencionadas as datas de nascimento dos cientistas e de publicação de suas obras. A viagem de Darwin a bordo do *Beagle* é ilustrada e apresenta questões que teriam ocorrido a Darwin ao longo de sua jornada. Entretanto, não há uma contextualização das teorias apresentadas, de modo a ilustrar os processos de construção histórico-cultural do conhecimento científico (ver caixa acima).

As teorias de Lamarck e de Darwin são confrontadas da forma costumeira, apontando Lamarck como o “errado” e Darwin como o “certo”, desconsiderando as controvérsias científicas do século XIX.

Percebe-se a ausência de um glossário e de um índice remissivo que possa auxiliar no esclarecimento de dúvidas ou na utilização do livro como fonte de pesquisa. Os textos sugeridos para leitura complementar e aprofundamento são em inglês e, portanto, de difícil acesso ao público escolar. Além disso, não há uma diferença clara no uso dos conceitos de teoria, hipótese, evidência e fenômeno, mesmo eles sendo utilizados o tempo todo na abordagem da teoria da evolução. É importante se perguntar se

os estudantes do ensino médio estariam familiarizados com essa terminologia, sabendo compreender os seus significados.

Em relação à produção do conhecimento científico, no Capítulo 12 são oferecidas evidências da evolução a partir do registro fóssil, anatomia e embriologia comparadas, genômica, entre outros. A abordagem é ilustrativa, não sendo apresentados os procedimentos de investigação que explicam, por exemplo, como coletar um fóssil ou como se faz uma análise genômica. Portanto, seria mais adequado se esse capítulo fosse intitulado “evidências da evolução”.

De forma geral, a obra não explora a teoria da evolução articulada aos outros conhecimentos da Biologia. Todos os capítulos da unidade de evolução tratam os conteúdos de maneira isolada sem estabelecer relações entre os conceitos evolutivos e os diferentes temas. Os conteúdos da Biologia, ao longo do livro, poderiam ser apresentados a partir de uma perspectiva evolutiva. No estudo dos seres vivos, por exemplo, pode-se discutir grandes transições evolutivas associadas ao surgimento de novas adaptações (veja exemplos na caixa acima). Outra forma de inserir o pensamento evolutivo no estudo dessa temática é através da representação filogenética (ver capítulo 19 deste livro). Da mesma forma, no estudo da célula é possível discutir, além da origem da vida, a origem das organelas.

Livro de Biologia B (7ª edição, 2005)

A teoria da evolução está apresentada na Unidade 2 do livro, a qual compreende seis capítulos, com as seguintes temáticas: Capítulo 11 – Conceitos gerais e evidências da evolução; Capítulo 12 – As primeiras teorias da evolução; Capítulo 13 – Causas da variabilidade; Capítulo 14 – A formação de novas espécies; Capítulo 15 – Genética de populações; Capítulo 16 – Evolução Humana. Há também um índice remissivo que, na

realidade, é um pequeno dicionário de Biologia com os principais conceitos utilizados na obra.

O Livro B inicia o tema no capítulo 11, com a introdução das evidências do processo evolutivo e do desenvolvimento das principais teorias evolutivas de modo claro e correto. O surgimento da resistência a inseticidas e a antibióticos (Figura 3) são explicados recorrendo à teoria da evolução. A origem da variação genética, bem como suas implicações na evolução, também são abordadas.

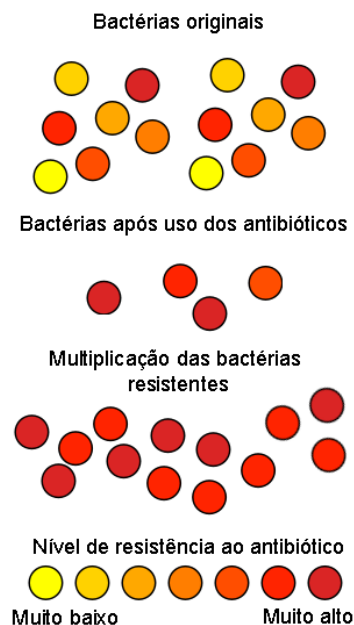


Figura 3. O antibiótico é um fator que elimina as bactérias que não apresentam resistência. Algumas cepas bacterianas, mesmo quando são submetidas a uma eventual ação de antibióticos, não são eliminadas, sendo resistentes ao antibiótico.

Essa unidade do livro enfatiza que a evolução não é um processo linear, mas caracteriza-se por relações de ancestralidade comum com ramos divergentes, o que resulta em um padrão análogo ao de uma árvore. Além disso, os acontecimentos científicos são situados historicamente em todos os capítulos. Há muitos quadros com informações “extras” que favorecem a compreensão da ciência como fonte de discussão e resolução de problemas. Destaca-se um dos quadros que traz para a discussão os trabalhos do russo Trofim Lysenko, que pretendia reafirmar as ideias de Lamarck, como a teoria que explica a transformação das espécies. Os autores demonstram que os métodos de Lysenko eram problemáticos e que não foi possível reproduzir seus experimentos (Figura 4).



Figura 4. Trofim Lysenko (1898-1976) era diretor da área de Biologia da antiga União Soviética, durante o governo de Josef Stalin. Imagem e texto retirados do Livro B (2005, p. 219).

Em relação à apresentação das teorias evolutivas no Capítulo 12, os autores priorizam a contextualização histórica e não focam muito em definições e conceitos isolados. É possível identificar que, quando as ideias de Darwin e Lamarck são contrapostas, a contribuição de Lamarck é desvalorizada. No entanto, os autores deixam claro que a teoria atual da evolução é diferente da proposta por Darwin, obviamente não o negando. O Capítulo 13 é dedicado inteiramente para a Síntese Moderna, oferecendo exemplos da genética de populações aplicada à evolução, elucidando e contextualizando os conceitos de mutação, migração e deriva.

Apesar de o Livro B explorar historicamente a teoria da evolução, não houve uma abordagem dos conteúdos de Biologia de forma articulada à perspectiva evolutiva. O conhecimento é apresentado como um conjunto de afirmações categóricas, sem

demonstrar a provisoriedade das verdades científicas e as questões ainda em aberto, bem como as controvérsias desse campo.

Livro de Biologia C

Esse livro, publicado em 2005, está na sua primeira edição. A teoria da evolução é apresentada na Unidade 6 do livro, a qual compreende dois capítulos com as seguintes temáticas: Capítulo 36 – Conceitos gerais e evidências da evolução e Capítulo 37 – Genética de populações.

A teoria da evolução é a menor unidade desse livro. Os autores trabalham as teorias evolutivas e a especiação em 28 páginas, incluindo os exercícios ao final de cada capítulo: “Questões para estudo” – questões dissertativas de revisão do conteúdo; “Texto para discussão” – texto complementar relacionado com o conteúdo apresentado; “Testes” – questões de múltipla escolha de vestibulares de diversas universidades brasileiras.

Há uma diferença no nível de aprofundamento dos conteúdos nesse livro em relação aos anteriores, uma vez que essa é uma obra de volume único, a qual compreende todas as temáticas da Biologia previstas para os três anos do ensino médio, o que limita a quantidade de texto e compromete a qualidade das informações disponibilizadas.

O Livro C começa abordando as evidências da evolução, utilizando-se de exemplos clássicos de homologia (a asa) e órgãos vestigiais (apêndice intestinal humano). No mesmo capítulo, os autores apresentam as ideias de Lamarck e Darwin, ambos de maneira muito breve. A obra apresenta os méritos dos estudos de Lamarck, bem como o pioneirismo da ideia de adaptação, fundamental para a evolução:

Mesmo estando enganado quanto às suas interpretações, Lamarck merece ser respeitado, pois foi o primeiro cientista a questionar o fixismo e defender ideias sobre evolução. Ele

introduziu também o conceito de adaptação dos organismos ao meio, muito importante para o entendimento de evolução (Livro C, p. 513).

Foi a única obra que não abordou o clássico exemplo do pescoço da girafa. Nesse exemplo, Lamarck argumenta que o pescoço comprido das girafas atuais seria derivado de descendentes de girafas ancestrais que provavelmente tinham pescoço curto, mas com a necessidade de alcançar alimentos (folhagens das árvores), tiveram que esticar o pescoço. Por uso e desuso essa característica foi adquirida e transmitida aos seus descendentes, originando as atuais girafas de pescoço longo. Esse exemplo, apesar de ocupar apenas um parágrafo no livro original de Lamarck, foi alçado à categoria de exemplo principal de sua obra. Em muitos livros didáticos, a explicação que recorre ao uso e desuso de Lamarck é confrontada com a explicação darwinista, como se tivesse ocorrido uma controvérsia entre os dois autores (Roque, 2003). A comparação entre Lamarck e Darwin perpassa a abordagem de muitos livros didáticos e, além de apresentar problemas históricos, ainda não representa muitos ganhos pedagógicos no ensino de evolução.

Livro de Biologia D

Esse livro, publicado em 2003, está na sua terceira edição. A teoria da evolução é apresentada na Unidade VIII do livro, a qual compreende dois capítulos com as seguintes temáticas: Capítulo 24 – Conceitos gerais e evidências da evolução e Capítulo 25 – História da vida.

Em aspectos gerais, os capítulos possuem quatro grupos de atividades: “Revendo conceitos fundamentais” – questões de associação de colunas revisando o conteúdo; “Ligando conceitos e fatos” – questões de associação de colunas relacionando os conteúdos; “Questões para pensar e discutir” – questões

dissertativas de revisão do conteúdo; “Biologia no vestibular” – questões de múltipla escolha de vestibulares de diversas universidades brasileiras.

Essa obra apresenta conceitos e processos evolutivos de forma sucinta e clara. O primeiro capítulo sobre o tema (Capítulo 24) explora as evidências da evolução tratando de conceitos como fossilização, analogia e homologia das estruturas anatômicas, órgãos vestigiais, entre outros. Na apresentação das teorias evolutivas, os autores não abriram mão do tradicional exemplo do pescoço da girafa. Da mesma forma, foi feita uma comparação entre as teorias de Darwin e de Lamarck, permitindo ao leitor diagnosticar as principais diferenças conceituais e práticas de ambas as teorias. Na apresentação da Síntese Moderna da Evolução também são explorados muitos conceitos fundamentais, como mutação, recombinação e tipos de seleção natural (estabilizadora, direcional e sexual).

O livro se aprofunda pouco quando o assunto é história da teoria evolutiva, tanto na construção do conhecimento científico ao longo do tempo quanto nas biografias dos teóricos. Entretanto, ao contar a história da vida na Terra, é feita uma revisão do conteúdo de Biologia; o Capítulo 25 integra diferentes conteúdos à teoria da evolução, indicando o seu caráter unificador da Biologia. Destaca-se uma ilustração da história da vida na Terra como se ela tivesse ocorrido em um dia (de maneira relativa aos 4,8 bilhões de anos da terra), tornando o tempo geológico mais compreensível na escala de tempo cotidiano do leitor².

² Cabe aqui fazer referência a um livro digital de acesso gratuito que proporciona aproximação entre Evolução e Paleontologia no contexto de ensino: <https://www.paleontologianasaladeaula.com/> (Soares, 2015).

Refletindo as análises: evidências evolutivas e suas roupagens no livro didático

Organizar o conhecimento científico em uma única obra e ainda traduzi-lo em uma linguagem acessível aos estudantes de ensino médio é uma tarefa grandiosa. O livro didático pode ser de grande utilidade em sala de aula, mesmo quando os professores optam por readequações e complementações dos conteúdos a partir de outros materiais (Vasconcelos, 2003; Freitag, 1997).

É muito aparente a diferença na qualidade da abordagem da evolução comparando-se os livros de volume único com os que fazem parte de uma coleção de três volumes. A falta de espaço prejudica muito a qualidade das informações e da argumentação.

Podemos perceber muitos pontos em comum entre as obras analisadas, essencialmente em relação aos exemplos recorrentes. Apenas uma das quatro obras analisadas não apresentava o exemplo do pescoço da girafa de Lamarck, apesar de ser um exemplo pouco explorado pelo naturalista em comparação a toda a sua obra. No Capítulo 7 do livro *Philosophie Zoologique* (1809), é possível identificar diversos outros fatos que levaram Lamarck a postular suas duas leis (caixa ao lado). Considerando a riqueza da obra de Lamarck e a sua importância para o pensamento evolutivo, por que somente um mesmo e único exemplo é utilizado nos livros didáticos? A repetição do caso da girafa não estaria tornando a compreensão da teoria da evolução restrita a esse exemplo, impedindo que os alunos estendam a perspectiva evolutiva para o entendimento de outros processos biológicos?

Charles Darwin, em *A Origem das espécies*, logo no princípio de sua argumentação, comenta que iniciará o seu “longo argumento” favorável à transmutação das espécies ao longo do tempo. Essa observação de Darwin é de fundamental importância para a compreensão da evolução. O fato de Darwin ter feito um **longo argumento** com muitas evidências, ilustrando as mesmas

ideias ao longo de seu livro, demonstra o quão difícil seria para o grande público aceitar aquelas ideias revolucionárias e novas para uma sociedade conservadora (Meyer e El-Hani, 2005; Bizzo, 2009). Foi fundamental para Darwin que as evidências e argumentos fossem contundentes, de modo a demonstrar que sua teoria era abrangente e que poderia ser extrapolada para todos os organismos.

Por isso, é um grande erro dos livros didáticos limitarem o aprendizado evolutivo somente à definição de conceitos. Na ciência, as conclusões devem vir após os argumentos e as evidências. Entendemos que para a melhor compreensão da evolução seria necessário retomar a trajetória das ideias evolutivas, tornando mais fácil a compreensão para os estudantes. Além disso, abordagens multidisciplinares, tais como o contexto sócio-histórico em que Lamarck e Darwin desenvolveram seus estudos, podem sensibilizar os estudantes para o caráter social e as contingências que afetam o conhecimento científico.

Não podemos esquecer também que os nossos alunos não são tabula rasa; eles têm um passado e um presente fora da escola. Eles trazem suas próprias ideias e crenças e, muitas vezes, a escola desconhece esses saberes prévios, apenas justapondo as novas informações de maneira superficial (Rosa, 1999). O livro didático não é diferente. Quando abrimos um livro nos deparamos com uma enxurrada de conceitos que estão, na maioria das vezes, descontextualizados e apresentados de forma pouco convincente, de modo que para o aluno aquelas informações podem não fazer sentido ou mesmo não ser compreendidas (Núñez, 2003; Xavier, 2006).

A teoria moderna da evolução tem espaço no livro?

Em nossa análise apontamos alguns pontos positivos nos livros em relação à atualização. No entanto, essa atualização é apenas focada em exemplos isolados, como a discussão no Livro A

do hominídeo *Selam*, descoberto em 2006, e a abordagem mais consistente da Síntese Moderna no Livro B.

A Síntese Moderna foi um passo fundamental para a união teórica do darwinismo com o mendelismo. Essa discussão, no entanto, é pouco explorada nos livros, assim como os desdobramentos dos estudos evolutivos até os dias de hoje (Araujo, 2006; Marone, 2006).

A importância de se entender a ciência como um processo que está em constante transformação é essencial para que a teoria da evolução seja aceita. Muitas vezes um dos argumentos contrário à evolução é de que ela não seria passível de experimentação/observação e, portanto, de refutação. Na concepção daqueles que se posicionam contra a teoria da evolução, isso a desqualificaria como teoria científica. Esses e outros argumentos distorcidos são comuns e devem ser considerados tanto pelos professores quanto pelos autores dos livros didáticos, uma vez que muitos deles partem de grupos criacionistas e são compartilhados por alguns estudantes (veja caixa acima).

Conclusões

Entendemos que medidas práticas devem ser adotadas pelas editoras e autores dos livros didáticos. Eles devem estar atentos às realidades brasileiras e trazer para as obras boas argumentações que: a) favoreçam o entendimento sobre o funcionamento e construção das teorias científicas; b) abordem aspectos histórico-culturais da teoria evolutiva; e que c) encaminhem o pensamento filosófico junto ao pensamento biológico, a fim de fortalecer as relações entre epistemologia da Ciência e da Biologia. Adotando essas abordagens nesses livros, a teoria da evolução entrará de maneira mais fundamentada na vida dos jovens do ensino médio, melhorando o seu significado e até mesmo trazendo questionamentos que transformem as suas vidas, educando-os no melhor sentido da palavra.

Referências

- ABRANTES, P.; ALMEIDA, F. P. L. Criacionismo e Darwinismo confrontam-se nos tribunais da razão e do direito. *Episteme* (Porto Alegre), v. 24, p. 357-401, 2006.
- ARAUJO, A. M. Síntese evolutiva, constrição ou redução de teorias: há espaço para outros enfoques? In: Prestes, Maria E.B.; Martins, Lilian A.P.; Stefano, W. (Org.). *Filosofia e História da Biologia I*. São Paulo: Fundo Mackenzie de Pesquisa, 2006, p. 5-19.
- BATISTA, A. A. G. A avaliação dos livros didáticos: para entender o Programa Nacional do Livro Didático (PNLD). ROJO, Roxane e BATISTA, A.A. (Orgs.). *Livro didático de língua portuguesa, letramento e cultura escrita*. Campinas: Mercado de Letras, 2003. p. 25-68.
- BELLINI L.M. O conceito de Evolução nos livros didáticos: avaliação metodológica. *Revista Estudos em Avaliação Educacional*. Fundação Carlos Chagas, São Paulo. nº 33, 2006.
- BIZZO, N. *Darwin: do telhado das Américas à teoria da evolução*. São Paulo: Odysseus Editora, 2002 (Coleção Imortais da Ciência/Coordenação Marcelo Gleiser).
- BIZZO, N. Graves erros nos livros didáticos de ciência. In: CIÊNCIA HOJE. São Paulo: Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência. Vol. 21, nº 121, junho de 1996.
- BIZZO, N. *Darwin - no telhado das Américas*. 2ª Ed. São Paulo: Odysseus, 2009.
- DARWIN, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*, 1859.
- DAWKINS R. *A grande história da evolução - na trilha dos nossos ancestrais*. Ed. Cia das Letras, 1ª Ed- 2009.
- FREITAG, B.; COSTA, W. F.; MOTTA, V. R. *O livro didático em questão*. 3. ed. São Paulo: Cortez, 1997.
- MARONE L, MILESI F. A., DEL SOLAR R. G., MEZQUIDA E. T., CASENAVE J. L. DE AND CUETO V. R. The difficult though essential dialogue between biology and its philosophy. *INCI*, v.31, n.2, Caracas, Fev. 2006

- MEYER, D; EL-HANI, C. N. *Evolução o sentido da biologia*. São Paulo: UNESP, 2005.
- NÚÑEZ, I. B.; RAMALHO, B. L.; SILVA, I. K. P.; CAMPOS, A. P. N. A seleção dos livros didáticos: um saber necessário ao professor. O caso do ensino de Ciências. *Revista Iberoamericana de Educación*, p. 1-12, 2003. Disponível em: <www.rieoei.org/deloslectores/427Beltran.pdf>. Acesso em: 18 out. 2009.
- OLIVEIRA, D.L. O antropocentrismo no ensino de ciências. *Revista Espaços da Escola*. Unijui: Livraria Editora Unijui, Ano 1, n. 4, Abril/Junho de 1992. p. 8-15 .
- PRETTO, N. L. *A Ciência Nos Livros Didáticos*. Campinas: Editora da Unicamp; Bahia: Universidade Federal da Bahia, 1985.
- ROQUE, I. R. *Girafas, mariposas e anacronismos didáticos*. Ciência Hoje, v. 34, n. 200, dez., 2003, p. 64-67.
- ROSA, R. T. D. Repensando o ensino de ciências a partir de novas histórias da ciência. In: Daisy Lara de Oliveira. (Org.). *Ciências nas Salas de Aula*. 2 ed. Porto Alegre - RS: Editora Mediação, 1997, p. 47-58.
- SMOCOVITIS, V.B. *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology*. Princeton University Press, 1996.
- THOMPSON, E.P. *A formação da classe operária inglesa: a árvore da liberdade*. Tradução de Denise Bottman. Rio de Janeiro: Paz e Terra, 3 volumes, 2004.
- VASCONCELOS S. D; SOUTO, E. O livro didático de ciências no ensino fundamental – proposta de critérios para análise do conteúdo zoológico. *Ciência & Educação*, v. 9, n. 1, p. 93-104, 2003
- XAVIER M. C. F.; FREIRE A. DE SÁ; MORAES, M. O. A nova (moderna) biologia e a genética nos livros didáticos de biologia no ensino médio. *Ciência & Educação*, v. 12, n. 3, p. 275-289, 2006.

A VISÃO ANTROPOCÊNTRICA EM UMA REVISTA DE DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA PARA CRIANÇAS

Camila Leão

Este capítulo discorre sobre as transformações históricas de concepções antropocêntricas e de como essas concepções aparecem na revista *Ciência Hoje das Crianças*. Ao longo do texto, são inseridas análises dos números publicados no final da década de 1980, quando ela foi lançada, e em 2013, a fim de demonstrar as permanências e rupturas da visão antropocêntrica em textos e imagens.

A revista surgiu em 1986, sendo a primeira de divulgação científica do Brasil direcionada para o público infantil. Ela é uma publicação do Instituto Ciência Hoje (ICH), uma sociedade sem fins lucrativos, vinculada à Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC). Essa revista tem o potencial de atingir uma grande parcela das crianças, por ser distribuída em escolas da rede pública brasileira desde 1991, através de um convênio com o Ministério da Educação.

O que é o antropocentrismo?

A ética antropocêntrica considera que o ser humano seja o eixo do universo e, portanto, possa usufruir de tudo que está ao seu alcance. É uma concepção que interpreta os fatos em termos de valores, feitos e experiências humanas (Ferreira, 2004). Essa concepção parece intrínseca aos seres humanos e pode ser vista a partir de diferentes perspectivas, filosófica, religiosa, racional e cultural.

Por que os seres humanos se distanciaram dos demais seres vivos?

Quando e por que o homem se distanciou do mundo natural, percebendo-se como diferente e superior, deixando de ser mais um grupo entre os demais?

Apesar de o antropocentrismo ter se consolidado a partir de pensadores modernos, principalmente Descartes, no século XVII, as origens dessa concepção entre humano/natureza é muito mais antiga. Uma passagem da bíblia, no Gênesis, traz o que poderia ser considerado como a raiz do antropocentrismo na cultura judaico-cristã:

Deus disse: Façamos o homem a nossa imagem e semelhança, e que ele domine sobre os peixes do mar, as aves do céu, os animais domésticos, todas as feras e todos os répteis que rastejam sobre a terra (Gênesis, 1: 26-30).

Na Idade Média, a posse de terras para a produção agropastoril era a principal fonte de riquezas. Com o início da industrialização e das navegações transatlânticas, na transição para o mundo moderno, surgiu o humanismo renascentista. Na Renascença, uma aristocracia que buscava diferenciar-se da nobreza feudal investiu em novos padrões culturais e de comportamento que iriam formar as bases ideológicas da modernidade, reivindicando para si um papel civilizatório (Carvalho, 2008).

De acordo com Elias (1990), a mudança de comportamento, nessa época, foi motivada pela transição que estava ocorrendo da hierarquia social medieval para um novo ordenamento social de estados absolutistas unificados, com uma corte sofisticada, incluindo burocratas, bem como pelo surgimento de uma classe industrial e comerciante ascendente.

Durante a modernidade, com as novas formas de produção manufatureira, o desenvolvimento comercial e a urbanização, o

indivíduo se torna progressivamente central, sendo as relações sociais de produção baseadas no contrato de trabalho. Nesse contrato, o dono dos meios de produção e do capital compra a força de trabalho de operários, agregando valor aos produtos, os quais circulam como mercadorias. A autoridade da nobreza e do clero, bem como os privilégios desses grupos, sustentados simbolicamente pela subserviência a Deus, mantida durante a Idade Média, passa a ser questionada. A necessidade de intervir no mundo, de dominar a natureza por meio dos avanços técnicos é reforçada pelo surgimento das relações de mercado. Nesse processo de complexificação dos sistemas produtivos surgem novas fontes de riqueza, uma classe operária urbana e também novos conflitos sociais. Conforme Grün:

As novas regras do jogo político econômico fazem com que os comerciantes comecem a vender a prazo cobrando juros. Ao venderem a prazo eles estavam ‘vendendo o tempo’. Este, que era algo que somente a Deus pertencia, passava agora a ser meticulosamente contabilizado. Iniciava-se o processo de quantificação no mundo moderno. Agora também, o tempo pertence ao homem. Ele passa a imprimir sua própria lógica no tempo. A natureza não tem mais um tempo que lhe seja próprio, com seus ciclos e suas relações de eco dependência de cadeias tróficas. O tempo da natureza passa a ser o tempo da racionalidade humana. A natureza é mercantilizada. Tempo, negócios e natureza passam a andar juntos. Relações de mercado, natureza e lógica temporal antropocêntrica passam a formar um sistema complexo de inter-relações. De agora em diante, “tempo é dinheiro” – eis o novo lema (Grün, 2007, p. 25).

O controle do tempo e as relações de mercado estão ligados às grandes navegações, que permitiram ao homem fazer uma “religação” entre os continentes de forma muito rápida. A dispersão de pessoas, animais, plantas e microrganismos provenientes da Europa para regiões, antes isoladas, causaram milhares de mortes e desequilíbrio ambiental de proporções

gigantescas. As populações nativas, em contato com os conquistadores e suas culturas, sucumbiram às suas doenças, pois não haviam desenvolvido imunidade para os microrganismos do Velho Mundo (Crosby, 1993).

Portanto, as navegações transatlânticas, as novas formas de produção e comércio capitalistas, associados aos modos de construir conhecimentos científicos, passam a acentuar uma ruptura entre o ser humano e a natureza.

O que caracteriza o antropocentrismo moderno?

O surgimento de uma ética antropocêntrica tem suas origens principalmente no sistema de pensamento de René Descartes (1596-1650), que teve por fundamento conferir uma unidade à razão e, para tanto, precisava distinguir o sujeito do objeto de conhecimento. O objeto primordial do conhecimento seria justamente a natureza que, por definição, seria separada do sujeito. Essa não é apenas uma distinção, mas se tornou também uma hierarquia, com o sujeito racional se impondo sobre a natureza. Assim, a natureza era fragmentada por meio da razão, que dividia e analisava o mundo físico. A dominação da natureza pelo sujeito do conhecimento justificava-se pelo seu caráter compreendido como subordinado e sem autonomia, além da impossibilidade de se dominar aquilo do qual se faz parte seria necessário ao ser humano situar-se fora dela (Grün, 2007).

Os fundamentos propostos por Descartes, separando a razão e a natureza, constituíram os princípios do método científico de investigação, sendo, portanto, considerados a base da Ciência Moderna. A “Revolução Científica” teve origens a partir de outras mudanças de paradigma, como o abandono de uma concepção organicista de natureza para uma concepção mecanicista, ocorrida entre os séculos XVI e XVII (Grün, 2007).

Do ovo ao pinto

No exemplar abaixo da revista *Ciência Hoje das Crianças*, de 1987, é exemplificada a ideia de ciência clássica. É explicado o desenvolvimento no interior do ovo e há dicas para o leitor realizar o acompanhamento do desenvolvimento do pinto, em casa, com a indicação da quebra de uma parte da casca e com perguntas para serem respondidas como, por exemplo: “O que surge primeiro? Pernas ou cabeça? Crista ou olhos?” (Frota-Pessoa, 1987). Não é mencionado que o pinto que será “espiado”, no ovo, irá morrer, sendo necessário vários ovos para a observação das fases do desenvolvimento.



Figura 1. Capa da *Ciência Hoje das Crianças*, número 2- mai/jun 1987.

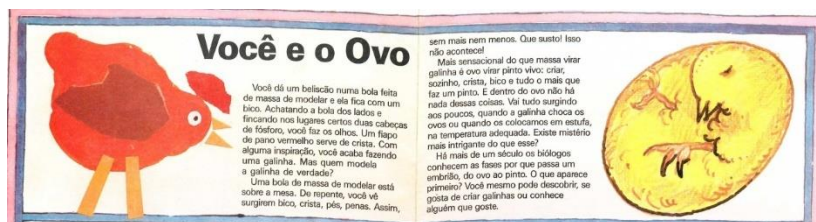


Figura 2. Figuras apresentadas nessa edição.

Dentre os principais expoentes que influenciaram na mudança da relação homem/natureza, Grün cita quatro grandes pensadores: Galileu (1564-1642), Francis Bacon (1561-1626), Descartes (1596-1650) e Newton (1642-1727). Galileu, devido à sua contribuição para a descrição matemática da natureza. Bacon, como disseminador das produções científicas, contribuindo para impulsionar o método científico indutivista, em que as observações são consideradas como necessárias e primárias à elaboração teórica. Descartes foi quem se lançou na tarefa de organizar e unificar o saber racional. Finalmente, Newton, que estabeleceu uma visão de mundo mecanicista, devido à física clássica, que se tornou a visão hegemônica da realidade (Grün, 2007).

A partir do renascimento, a descoberta progressiva dos “segredos” da natureza ensinou ao homem uma posição de arrogância e ambição desmedidas. E o desenvolvimento científico-tecnológico, submetido ao controle do capital, para efeitos de produção e criação de riquezas artificiais, desembocou em uma lamentável “coisificação” da natureza e dos seus encantos (Milare e Coimbra 2004).

Quando começou a preocupação com o ambiente na Europa?

Para entender a preocupação ecológica de hoje, é importante entender como ela surgiu. Thomas (2010), que faz uma revisão dos primeiros 300 anos de modernidade, discute que embora seja disseminada a ideia de que antes da industrialização o homem atribuiria maior valor à natureza, existem evidências de que, somente quando ecossistemas europeus já haviam sido destruídos, uma parcela da sociedade passou a valorizar a flora e a fauna que se tornavam raras. Isso ensinou, por exemplo, a criação de reserva de terras para a caça realizada por nobres na Europa. Porém, a primeira reserva de terras para fins de preservação da paisagem e de recursos naturais no Ocidente foi o parque de Yellowstone, em 1872, nos Estados Unidos (Davenport, 2002).

Não se caça ouriço a mão

Nessa matéria sobre o ouriço-cacheiro (figura abaixo), é abordado o costume da caça de forma natural. Ao explicar o comportamento do animal, de soltar os espinhos quando se sente ameaçado, é citado um ditado popular: “não se caça ouriço a mão” (Cerqueira, 1987).



Figura 3. Capa da *Ciência Hoje das Crianças*, número 3- jul/ago 1987

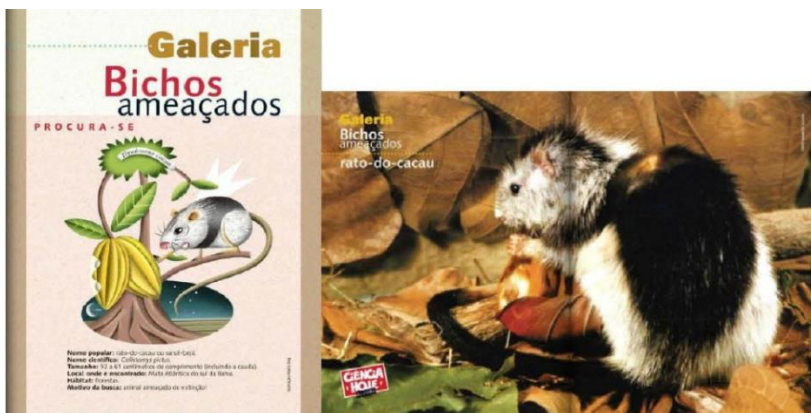
No final do século XVII, o sentimento de insatisfação com o modo de vida da sociedade agrária e monárquica da época, simultaneamente às aglomerações urbanas, produzidas pelas manufaturas e pelo mercantilismo, produziram movimentos de valorização à natureza. A exploração intensa de recursos como o

desmatamento, visando à extração de madeira para a construção de embarcações e para os fornos das fábricas, bem como a urbanização em condições de grande precariedade, conduziram a um sentimento de saudosismo em relação aos modos de viver de uma sociedade campesina (Thomas, 2010).

Mas é no século XVIII, devido a componentes culturais, ligados ao ambiente social da época, com a presença de uma nova classe média (uma burguesia enriquecida pelas manufaturas e pelo comércio internacional), que é cultivada uma nova cultura, a fim de produzir uma diferenciação em relação à sociedade da corte ligada à nobreza. E é nesse contexto que se observa o fenômeno de uma sensibilidade ambiental, o qual pode ser considerado como parte das raízes do interesse contemporâneo pela natureza (Carvalho, 2008; Thomas, 2010).

Galeria bichos ameaçados

Na edição abaixo da revista, do ano de 2013, vemos reflexos de uma sensibilidade ambiental, expressada nesse caso pelo alerta sobre animais ameaçados de extinção. Essa seção da revista mensalmente traz alguma espécie ameaçada (Costa, 2013).



Figuras 4 e 5. As figuras acima apresentam, respectivamente, uma ilustração estilizada do rato-do-cacau e uma foto do animal em seu *habitat*.

Embora as concepções antropocêntricas estejam no berço da cultura ocidental, é na modernidade e, particularmente, no período pós-revolução industrial, que surge o fenômeno das novas responsabilidades em relação à natureza, sendo iniciada a sua valorização, mas ainda em uma perspectiva antropocêntrica. A devastação ambiental e a concentração de grandes populações em centros urbanos, em condições precárias de saneamento, produziram epidemias ligadas à miséria extrema da população de trabalhadores europeus da época, fazendo com que a elite dirigisse o seu olhar ao campo e às florestas. Esse olhar para a natureza é um tipo de saudosismo da aristocracia decadente, em relação ao período anterior de poder e riqueza, associados a propriedades agrárias (Thomas, 2010).

Beija, beija, beija-flor

A valoração da natureza como uma finalidade humana perdura até os dias de hoje. Na publicação abaixo de 1987, é explicado como o beija-flor bebe água nas garrafinhas penduradas nos jardins e como se deve preparar a garrafa para atraí-los e apreciá-los. Há a indicação de retirar as garrafas ao anoitecer para que os morcegos não venham “roubar” a água dos beija-flores (Sick, 1987).



Figuras 6 e 7. Capa da *Ciência Hoje das Crianças*, número 1 mar/abr de 1987; e a figura apresentada na matéria “Beija, beija, beija-flor”.

Nesse contexto de mudanças, há uma valorização da natureza do meio rural e dos remanescentes de florestas europeus, bem como da natureza intocada das florestas tropicais. Uma sensibilidade ambiental romântica, visível na literatura, nas artes plásticas e também na ciência, são a expressão dessa nova forma de perceber o ambiente (Thomas, 2010).

O romantismo foi um movimento cultural situado entre a Revolução Francesa e a Revolução Industrial, o qual surgiu em oposição à visão iluminista, que preconiza uma natureza universal, racional e uniforme. A visão romântica é uma forma de conceber a natureza tanto no aspecto interno, com relação à natureza humana, quanto no aspecto externo, no que se refere à ordem ambiental. Nessa perspectiva, a natureza é vista como desprovida de normas, convenções e que existe como parte independente das realizações humanas (Carvalho, 2008).

Um marco histórico importante da crítica ao antropocentrismo foi o lançamento, em 1859, da obra *Origem das espécies*. Embora Darwin tenha evitado discutir a evolução humana, a partir dessa obra, alguns leitores deduziram que o ser humano também estava incluído nos mecanismos de evolução e na ordem do mundo natural. Como qualquer outro animal, o homem teria se originado a partir de formas mais simples e seria mais uma espécie singular no planeta Terra.

A visão antropocêntrica hoje em dia é questionada pelo prisma dos impactos crescentes que a humanidade vem causando nos recursos necessários à vida de outras espécies e também a nossa. Nesse contexto de questionamento, Paul Crutzen, o Prêmio Nobel de Química de 1995, designou o nosso tempo como “antropoceno”, referindo-se a uma era em que a Terra está dominada por um volume tão grande de atividades humanas que desequilibrou todos os sistemas fundamentais para a sustentabilidade da vida (Vilches, Praia e Pérez, 2008).

O caso brasileiro

No Brasil, a Revolução Industrial iniciou somente no século XX, diferentemente do ocorrido na Europa, que iniciou sua industrialização entre os séculos XVIII e XIX. A destruição do ambiente natural e das populações humanas nativas, no entanto, não tiveram início com a industrialização, remontando à época anterior à colonização, na qual o Brasil era parte de um macroprojeto de exploração ecológica. Isso é visível no próprio nome “Brasil”, que subjugou o nome “Santa Cruz”, apesar da força ideológica do catolicismo:

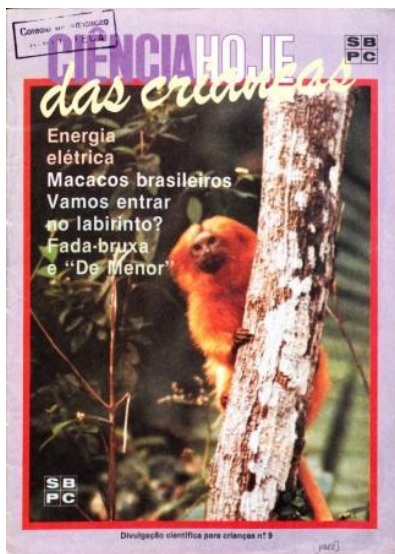
O nome ‘Brasil’ indica o predomínio da exploração ecológica sobre outros valores civilizatórios, na medida em que o pau-brasil foi o primeiro elemento da rica natureza deste território passível de exploração pelo mercantilismo europeu. Ao contrário do nome ‘Santa Cruz’, que indicaria uma sociedade em evolução endógena a partir de determinados valores religiosos, o nome ‘Brasil’ sinaliza a exploração direta do mundo natural como fundamento da apropriação e ocupação social do território (Pádua, 2004, p. 3).

Antes mesmo da colonização, houve intensa exploração do pau-brasil e, no princípio da colonização, o cultivo de cana-de-açúcar em grandes extensões de terra litorânea, originalmente ocupadas por florestas, principiou a destruição de ecossistemas. Em meados do século XIX e início do século XX, a produção de café tem seu auge e coincide com as imigrações europeias, as quais desencadeiam um intenso desmatamento na região sudeste e sul do país, destruindo áreas de mata atlântica.

Geografia da macacada brasileira

Na matéria abaixo são apresentadas as características comuns aos primatas, além de explicações sobre os diferentes

grupos, incluindo o humano. Constan também os hábitos alimentares e os principais problemas para a conservação das espécies (Veado, 1988). Os primatas correspondem a 31% dos mamíferos ameaçados do Brasil, devido à destruição de ecossistemas e perda de biodiversidade (ICMBIO, 2014).



Figuras 8 e 9. Capa da *Ciência Hoje das Crianças*, número 9, set/out 1989.

As migrações de outras regiões do Brasil para o Sudeste, devido ao plantio do café e a industrialização, ocasionaram o crescimento das cidades e, com isso, a poluição das águas. Aglomerações urbanas, no início, produziram os cortiços, depois, com a expansão das cidades, os cortiços deram origem às favelas que temos hoje (Ferreira, 2012).

A destruição do ambiente no Brasil vem acompanhando, historicamente, algumas políticas de governo, consideradas progressistas do ponto de vista socioeconômico. Houve a fase de expansão agrícola e desmatamento anterior à década de 1930, a qual levou à necessidade de estabelecimento do Código Florestal (1934). Mais tarde, no período designado como “milagre

econômico”, entre 1960-70, financiado por empréstimos do Banco Mundial e do Fundo Monetário Internacional, a ditadura militar investiu em infraestrutura, com o aumento de produção de energia pela construção de hidrelétricas, de usinas nucleares e de estradas, levando o país a um endividamento sem precedentes.

Dentre as políticas desse regime, constava o povoamento do Centro-Oeste e do Norte, regiões consideradas desabitadas, embora estivessem ocupadas por diferentes povos indígenas. Dentre as políticas da década de 1970, destaca-se o incentivo à migração de agricultores da região Sul para o território amazônico, produzindo o desmatamento para a exploração agropastoril da região. Essa política visava também o enfraquecimento dos movimentos sociais por reforma agrária na região Sul. Os camponeses gaúchos, sem conhecerem os ecossistemas amazônicos, depois de algumas safras, viam a terra rasa exaurida, precisando desmatar outros espaços a fim de continuarem suas atividades de sobrevivência (Oliveira, 2012). Tais ocupações também produziram conflitos com os habitantes nativos, muitos dos quais permanecem até os dias de hoje. O assassinato de Chico Mendes foi um marco na história do ecologismo amazônico. Chico Mendes, um seringueiro e sindicalista, lutou contra o desmatamento, em favor daqueles que subsistiam da preservação da floresta e de suas seringueiras nativas (Gonçalves, 2009).

Atualmente, estão em curso políticas do governo federal que visam à realização de obras de infraestrutura, reduzindo o tempo de estudos e de avaliação de impactos ambientais, a fim de alavancar o crescimento econômico. O desenvolvimento da economia é base de campanhas políticas, amplia investimentos na exploração de petróleo em um contexto de crise ambiental, em que há necessidade de desenvolvimento de formas alternativas de obtenção de energia, sem o uso de combustíveis fósseis. Também há necessidade de rever modelos de produção econômica a partir de concepções sustentáveis do ponto de vista socioambiental.

A partir da situação política que presenciamos no Brasil hoje, infelizmente é possível inferir que a mentalidade predominante no país segue o caminho inverso de conscientização e diminuição de impactos que vemos em todo o mundo. A mentalidade política permanece antropocêntrica, na qual é justificável seguir o mesmo caminho de destruição ambiental que países com histórico de industrialização mais antigo fizeram, sem considerar nossas peculiaridades.¹

Crítica ao antropocentrismo

Um marco histórico para a crítica ao antropocentrismo pode ser situado na década de 1960, período da Guerra Fria, em que se inicia um movimento reativo contracultural, na forma de utopias e de possibilidades de maior liberdade e autonomia intelectual e moral. Nesse contexto de contestações, emerge o Ecologismo, uma forma de valorizar a preservação ambiental. Essa época produz questionamentos à racionalidade técnico-científica, de desrespeito à vida e uma valorização dos saberes tradicionais:

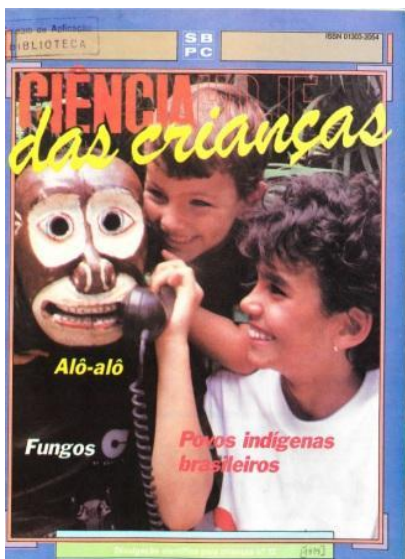
É nesse ambiente que a crítica ecológica ao progresso e ao capitalismo industrial integra um espectro amplo e complexo de valores e de contravalores que se caracteriza pelo questionamento do *status quo* das sociedades desenvolvidas, pelas críticas aos valores da modernidade ocidental e pela busca de um novo modo de organizar a vida individual e coletiva (Carvalho, 2008, p. 57).

Como decorrência desse movimento cultural, foram produzidas obras consideradas como o princípio do movimento ecológico: *Primavera silenciosa*, de Rachel Carson (1962), e *Antes que a natureza morra*, de Jean Dorst (1965).

¹ Documentário Chico Mendes – Cartas da Floresta (2010)
https://www.youtube.com/watch?v=_c-BfipCgig

Seção Correio

Na seção do correio, um menino mandou uma carta ao pesquisador, que elaborou a matéria do cartaz do número anterior da revista “Geografia da macacada brasileira”, pedindo um exemplar do sagui-leãozinho. O pesquisador responde, com uma carta, apelando ao princípio de reciprocidade, explicando ao menino porque ele não pode ter esse animalzinho. Na carta, ele inicia explicando que esse animal está perdendo seu *habitat* natural e isso está quase o levando à extinção e explica que extinção é o desaparecimento total. O pesquisador faz um apelo à sensibilidade do menino comparando-o ao macaquinho: “imagine se eu fosse aí na Bahia e o trouxesse para Minas, deixando-o longe da sua família e dos seus amigos... Você seria muito infeliz, tenho certeza. Por mais cuidado que eu tivesse com você, nunca conseguiria compensar os cuidados da sua mãe, do seu pai, dos seus irmãos, e o convívio com os amigos” (Veado, 1989a, p. 3).



Figuras 10 e 11. Capa da *Ciência Hoje das Crianças*, número 12-mai/jun1989. Imagens ilustrando a carta e a resposta.

Crise ambiental

Atualmente, nos meios de comunicação e em diferentes círculos sociais, muitos afirmam que vivemos uma crise ambiental. A cada desastre natural noticiado é reafirmado: a culpa é indireta ou diretamente do homem, havendo a sensação de fragilidade da natureza e também riscos à sobrevivência humana.

Hoje, mais do que nunca na história humana, tornou-se imperativo uma mudança profunda na maneira como nos relacionamos com a Terra. Não é tarefa simples, pois não costumamos nos considerar parte do “mundo natural”. Assimilamos a cultura antropocêntrica em que vivemos sem a dimensão da responsabilidade em relação ao ambiente. Por exemplo, na escola em que fiz o estágio de Ciências, ao falar em “meio ambiente” com as crianças do sexto ano do ensino fundamental, ouvia colocações, como: “o ambiente é lá longe”. Ambiente para eles eram os rios, as florestas, a “natureza”, não incluíam a si mesmos ou ao seu ambiente próximo de convívio, como as cidades, na categoria “ambiente”. Cabe aqui a tentativa de entender o que compreendemos por ambiente quando falamos em “meio ambiente” e “educação ambiental”. Afinal, não estamos todos inseridos em um determinado ambiente?

Essa necessidade de utilizar o termo “educação ambiental” é parte da mudança de paradigma que vivemos e herança do pensamento cartesiano que trabalhava a partir de uma postura instrumental do tipo “eu/isso” (sujeito/objeto). Essa herança trata a natureza como um objeto, como uma coisa. Conforme Grün (2003), considerando os estudos de Buber e Gadamer, é possível manter uma relação de reciprocidade com a natureza, uma compreensão hermenêutica, em que a “voz” do outro tem lugar. Nessa perspectiva, existe a possibilidade não só do consenso, mas também do respeito pela diferença e pelo outro. Essa compreensão hermenêutica nos leva a perceber o que poderia ser uma relação ecológica entre seres humanos e natureza, onde nós participamos

na natureza e a natureza participa em nós, como dois círculos concêntricos (Grün, 2003). Esse tipo de relação de consideração do outro é necessário, pois o fato de nos encontrarmos “separados” da natureza é um dos responsáveis por toda a crise ecológica.

Segundo Serres (1994), é preciso que o homem se veja como parte integrante dos processos naturais. Essa mudança começa a ser observada em alguns países europeus e na América do Norte, em que as transformações aparecem na forma de uma nova disciplina, a Ecologia Urbana, a qual considera o homem e as alterações por ele realizadas como parte das relações naturais, dedicando-se à análise do ambiente urbano.

Para estabelecermos uma vida em sociedade, um dia firmamos um contrato social que nunca foi escrito ou lido, mas que corresponde a uma série de regras tácitas para a manutenção da ordem social, para que possamos viver em grupo. Um exemplo de contrato social são as normas observadas durante as guerras, que aparentemente são relações caóticas, mas também seguem determinados tipos de regras. Como exemplo, temos atualmente o conflito entre as duas Coreias, onde o ditador da Coreia do Norte cessou unilateralmente o contrato de não agressão mútua que havia com a Coreia do Sul. Desde então, o mundo está numa situação de tensão, que lembra muito a Guerra Fria. No caso da Coreia do Norte, o grau das ameaças é inédito, pois é considerado um país pobre, mas que faz investimentos em mísseis e tecnologia nuclear, causando temor em todo o mundo, pois o objetivo não é apenas atacar a vizinha Coreia do Sul.

Um ataque nuclear à Coreia do Sul seria suicida para o norte, devido à proximidade da capital Seul, que dista apenas 27 quilômetros da fronteira com a Coreia do Norte. Nesse caso, as ameaças são dirigidas a outros países mais distantes, pois o alcance das armas é de 13000 km e podem atingir os Estados Unidos e o Japão. Essas ameaças decorrem da quebra unilateral de um acordo de cessar-fogo, assinado entre as duas Coreias. E tal quebra de

contrato leva ao risco de um ataque nuclear de consequências socioambientais que atravessam fronteiras políticas.

Temos vários exemplos de contratos sociais, porém, o contrato bélico nunca levou em conta a natureza, ela sempre foi considerada pano de fundo, cenário das relações sociais. Contudo, a crise ambiental a transforma em mais um ator que, se destruído, pode levar ao colapso das formas de existência humana. Nesse sentido, Serres (1994) propõe a realização de um contrato natural, em que a natureza seja encarada não mais como pano de fundo do contrato social, mas como protagonista.

A natureza sempre foi reconhecida em uma perspectiva utilitária, objeto de exploração, mas hoje em dia estamos aprendendo que deve ser considerada como viva e parte de nós mesmos e, portanto, com direitos. A relação de dominação parasitária dos seres humanos em relação ao meio, a qual pode levar à morte do hospedeiro (o ambiente) e, conseqüentemente, do próprio parasita (a sociedade humana), deveria ser transformada em uma relação simbiótica de respeito mútuo (Serres, 1994). Na prática, modificar a visão que temos hoje com certeza irá levar muito tempo, mas a humanidade como um todo tem urgência de uma mudança de perspectiva, vista como uma forma de transição paradigmática.

Alguns exemplos concretos, na cultura ocidental, podem ser citados, como a contrariedade de grande parte da sociedade de que sejam realizados empreendimentos que tragam prejuízos a áreas naturais. Um exemplo foi a resistência ao corte de árvores na área da Usina do Gasômetro e na Avenida Anita Garibaldi, em Porto Alegre (Mendes, 2013, p. 14). Há o surgimento da valorização do ambiente por parte de outros setores, como os ciclistas e os arquitetos, além dos movimentos ambientalistas, pelo valor intrínseco da natureza e não só pela sua utilidade.

A exigência de mudança, muitas vezes, parte da juventude, os principais responsáveis pela onda de protestos ocorridos em junho de 2013, no Brasil; jovens que cresceram ouvindo que as

relações com o ambiente precisam ser transformadas com urgência e que flexibilizam mais facilmente suas práticas sociais. Possivelmente muitos jovens, por não se identificarem com a (de)formação que a sociedade impõe, justificada por meio de argumentos econômicos, científicos e “racionais”, produzam uma espécie de deslocamento no modo de ver e de justificar suas relações com a natureza (Gonçalves, 2006). Essas inclinações justificam a simpatia que a disciplina de Ecologia desperta entre os jovens, bem como sua busca por outros modos de vida menos predatórios em relação à natureza. Isso pode ser observado, por exemplo, no desinteresse por carros, observado entre os norte-americanos de menos de 30 anos (Chozick, 2012) e também na Europa, em que a venda de bicicletas ultrapassou a de carros na maior parte dos países, fenômeno que não era observado desde o fim da Segunda Guerra Mundial (Calamur, 2013).

Cultura e natureza

Segundo Amaral (1997), a compreensão de natureza pelo homem vem sendo construída como aquilo que se opõe à cultura. A própria etimologia das palavras “natureza”, que significa “nascer” ou “origem”, e da palavra “cultura”, que significa “cultivar, modificar a natureza”, demonstram essa oposição. Uma oposição que tem origem nas formas de organização social das primeiras civilizações. Para Gonçalves (2006), o Neolítico, período caracterizado pelos assentamentos agrícolas, há cerca de 10 mil anos a.C., é considerado como um marco da história humana, possivelmente associado também ao distanciamento progressivo em relação à natureza.

A própria definição de “natural” surge a partir de representação de natureza, social e historicamente construída que diz que o natural é o imutável, o rotineiro, o habitual, o eterno (Gonçalves, 2006).

Após compreender melhor um pouco da história das práticas sociais e sua relação com o ambiente natural, chegamos ao tipo de ensino que transmitimos uns aos outros, que se dá de forma poderosa através da mídia (Amaral, 1997), bem como na educação formal, através de materiais didáticos, disciplinas escolares, divisão do tempo e do espaço, que acaba por legitimar uma cisão entre cultura e natureza. A educação formal traz representações de mundo, onde toda a história é contada e não vivida, podendo causar nas pessoas, aceitação e até indiferença em relação a essa cisão.

Representações de natureza

Para melhor compreender a construção de uma ética antropocêntrica, é importante compreender também práticas sociais, as quais produzem representações de natureza. Segundo Amaral (1997), as representações são resultado de diferentes discursos, não existindo apenas uma representação de natureza e sim várias, as quais foram construídas social e historicamente através de discursos científicos, filosóficos, higienistas, jurídicos, educacionais, entre outros.

Tais discursos, dependentes de relações de poder e com efeitos de poder como, por exemplo, a representação que consiste em um olhar hegemônico sobre a natureza como o outro da cultura eurocêntrica, reforça o produtivismo e o antropocentrismo, suprimindo e desqualificando a diversidade cultural (Haraway, 1992, apud Amaral, 1997). Lenoir (1997), em sua análise de museus de história natural argumenta que as representações de natureza nesses locais são sempre marcadas pelos interesses das pessoas que fazem a representação; o que contribui para o privilégio e universalização de interesses políticos de grupos dominantes.

Antropocentrismo e representações de natureza na divulgação científica

A divulgação científica pode ser definida como a atividade de popularização do conhecimento científico, na qual é substituído um linguajar técnico por formas de comunicação mais próximas do uso cotidiano da língua. A divulgação científica também busca articular resultados decorrentes de pesquisas especializadas e que, portanto, produzem informações fragmentadas, de modo a tornar acessível e interessante o conteúdo para fora do seu contexto original de produção. Assim, a divulgação científica modifica a maneira de apresentação do conhecimento, a fim de torná-lo compreensível ao público em geral que inclui especialistas de outras áreas, leigos, crianças, etc... (Fraga, 2012). Na divulgação científica, o antropocentrismo aparece na visão utilitarista das plantas e animais. Na análise de Fraga (2012) da revista *Ciência Hoje das Crianças*, é observada uma orientação antropocêntrica em alguns trechos, nos quais aparece a palavra “vilões” em referência a microrganismos, por exemplo.

Esse exemplo ilustra de que forma a busca pela perfeição e a dominação da “natureza”, incluindo o que há de natural na espécie humana (como aos microrganismos que vivem conosco) foi e é uma obsessão do homem. Acredito que uma abordagem possa ser desenvolver o nosso autorreconhecimento como integrante da natureza, o que pode implicar o abandono da ética antropocêntrica.

Dessa forma, os textos de divulgação deveriam contribuir nesse sentido. Uma questão que se coloca é se os textos de divulgação científica voltados para crianças levam em conta o desenvolvimento infantil como, por exemplo, o egocentrismo, concepções sobre os conceitos de vida, de tempo e de morte? Essas temáticas e questões se mostram relevantes para a questão do antropocentrismo.

A noção de tempo na criança é adquirida progressivamente ao longo da infância, pois para compreender a dimensão tempo é necessário ter adquirido conhecimento de conceitos de passado e futuro, sendo que para as crianças pequenas existe apenas a noção de presente. Por exemplo, uma criança de 3 anos, ao ouvir que faltam 10 minutos para fazer alguma tarefa, não dá importância e, por vezes, não irá realizá-la, pois 10 ou 30 minutos não significam nada, ela sabe que não é agora e isso basta. É mais ou menos em torno dos 4 a 5 anos que a criança começa a projetar o futuro, mesmo não tendo uma noção bem estabelecida. A noção de tempo vai sendo conhecida devido à repetição de rotinas que se configuram como uma sequência de eventos ao longo do dia como, por exemplo: escola, almoço, tarefas, lanche.

Cabe lembrar que os estágios e as idades correspondentes do desenvolvimento da compreensão da dimensão do tempo não seguem um padrão único, podendo variar conforme as vivências de cada indivíduo em diferentes grupos culturais. Uma criança de 3 anos não imagina que algum dia tenha existido em outra forma que não a atual. Ela também não pensa em um tempo em que ela poderia não ter existido (Vida e Tempo, 2002).²

Pensando na dificuldade de compreender a passagem do tempo, dizer para a criança que a água potável pode escassear ou que um animal poderá ser extinto podem ser ideias que não irão sensibilizar e não significar muito, pois além do quesito tempo, não há comumente uma concepção construída acerca da vida, como resultado de transformações, e da morte, como uma condição irreversível. Aos 4 anos, as crianças não compreendem a morte como definitiva, vendo-a como um estado temporário, pois terminar de existir é impossível. Somente em torno dos 8 ou 9 anos é que as crianças começam a entender que pessoas morrem, mas que a humanidade continuará existindo (Vida e Tempo, 2002).

² Documentário Vida e Tempo (2002)

https://www.youtube.com/watch?v=_fklwD_5120

Sobre uma investigação na revista *Ciência Hoje das Crianças*

Os materiais analisados foram exemplares da revista de 1986 a 1989 e 2013, a fim de registrar permanências e rupturas no que diz respeito ao enfoque antropocêntrico, tanto nos textos quanto nas imagens. Algumas das matérias utilizadas na investigação foram apresentadas ao longo do capítulo. Os materiais selecionados da revista foram textos que tratam sobre animais, abordando aspectos anatômicos, fisiológicos, ecológicos, comportamentais e curiosidades gerais. Foram excluídos do material empírico, fábulas, lendas, ou seja, textos com caráter mais literário.

O tema foi escolhido justamente por que os autores costumam recorrer a comparações e analogias com as experiências humanas em suas observações e descrições sobre os outros animais.

Assim, podemos fazer algumas questões que norteiam a análise, apresentadas a seguir.

1. Quais foram as transformações da revista *Ciência Hoje das Crianças* entre o final da década de 1980 e o ano de 2013?

A revista parece ter mudado radicalmente, possivelmente devido à evolução de tecnologias de editoração digitais. Em relação à organização estrutural, a revista mudou muito, hoje em dia é separada por seções que não existiam nos primeiros exemplares, as quais decorreram de diferentes propostas de seções que foram sendo testadas ao longo dos anos.

A seção “Galeria dos Bichos Ameaçados” surgiu, no princípio, como uma parceria com a Empresa Petrobras, contendo o desenho de um papagaio e o símbolo da empresa. Atualmente, a seção permanece, mas sem os símbolos que indicavam uma parceria com a referida empresa. Outras seções, uma vez criadas,

foram mantidas, provavelmente por atrair o público infantil, como as seções “Por quê?” e “Você Sabia?” que sempre trazem informações instigantes e comumente abordam assuntos relacionados aos animais, seus comportamentos e adaptações.

Hoje, percebe-se também um cuidado maior da linguagem empregada nos textos da revista, possivelmente devido a uma melhor compreensão dos interesses e dos modos de percepção e entendimento do mundo pelas crianças. Além disso, a revista *Ciência Hoje das Crianças* também parece ter recebido maior valorização e autonomia dentro do próprio Instituto Ciência Hoje. Essa valorização pode estar associada a uma transformação social em relação às crianças, expressa no Estatuto da Criança e do Adolescente e da nova Lei de Diretrizes e Bases da Educação Nacional, da década de 1990. As crianças tornaram-se um público consumidor relevante do ponto de vista econômico. Além disso, a publicação da revista com fins de divulgação científica passou a ser utilizada e valorizada com objetivos didáticos, o que aumentou a sua circulação e, portanto, justificou sua maior estruturação e cuidado com relação às especificidades do público infantil.

2. Os primeiros e os últimos números da revista apresentam diferentes concepções no que se refere ao antropocentrismo?

Nos oito exemplares da década de 1980 analisados, sete exemplares possuíam matérias que foram categorizadas como antropocêntricas. Enquanto nas matérias dos cinco exemplares de 2013, nenhuma apresentou categorias antropocêntricas.

Aparentemente, é possível afirmar que há diferentes concepções sobre antropocentrismo ao longo dos anos, porém, deve-se ter cuidado, pois durante a pesquisa foi constatado que a revista é escrita por muitas pessoas diferentes, pesquisadores de diversas partes do país, com diferentes formações e pontos de vista. Acredita-se que, hoje em dia, há um cuidado maior no que é

publicado, por parte dos editores e também por parte dos pesquisadores, havendo uma preocupação em relação aos valores e questões éticas que perpassam o que é escrito para as crianças.

3. Como o antropocentrismo aparece em textos e imagens?

O antropocentrismo ocorre no uso de expressões coloquiais, como apelo ao leitor na matéria “Ouriço-cacheiro”, em que é citado um ditado popular: “Não se caça ouriço à mão”. Na matéria, o enfoque está nos perigos de se caçar ouriço com as mãos, mas em nenhum momento o animal é considerado além de um objeto de caça. Nesse texto também é sugerido que manter o ouriço em cativeiro significa protegê-lo, sendo este o ponto de vista do pesquisador, o qual não é sequer relativizado.

O antropocentrismo também aparece na forma de valoração estética ao animal, como na matéria “Beija, Beija, Beija-Flor”, onde é sugerido colocar uma garrafa com água para atrair beija-flores, que são animais muito belos do nosso ponto de vista. Por outro lado, há um aviso na matéria para tirar as garrafas durante a noite, para os morcegos não virem “roubar” a água dos beija-flores. Não é dito o porquê de não deixar os morcegos beberem água também, mas subentende-se que morcegos não são bons e facilmente o animal pode ser associado com algo ruim, pois aparecem nos filmes e desenhos como vampiros, que andam à noite, são maus, feios e há também o receio popular de que os morcegos transmitam doenças. Enfim, é atribuído ao animal uma característica ruim, de roubar algo de outro que nos é simpático e, a isso, somam-se outras associações de discursos que circulam em nossa cultura.

Outro exemplo de antropocentrismo em textos é a matéria “Do ovo ao pinto”, no qual o autor recomenda para as crianças que tem galinhas em casa acompanhar o desenvolvimento dos pintos. Após a galinha colocar os ovos, ele sugere que a criança pegue ovos

em diferentes estágios de desenvolvimento e “espiem” dentro, mas sem falar que isso matará os pintos. Considerei essa matéria a mais explicitamente antropocêntrica da pesquisa, pois permite indiscriminadamente que crianças cometam abusos contra a vida de aves, sendo esta destituída de qualquer valor. A meu ver, o estímulo a esse tipo de ação gera confusão de valores, pois em algumas matérias tenta se demonstrar o valor da vida de outras espécies, inclusive de aves como o beija-flor. Hoje não é comum observar sugestões desse tipo, pois o uso de animais em escolas é vetado, sendo restrito apenas a instituições de ensino superior.

Embora as análises da maioria das revistas do final da década de 1980 possuam categorias consideradas antropocêntricas, há matérias que combatem o antropocentrismo. O artigo “Geografia da macacada brasileira” é um exemplo. No trecho “Para estudar os bichos, os zoólogos classificam-nos de acordo com certas semelhanças e diferenças, formando grupos. Assim, os primatas todos, macacada e homens formam a ordem dos primatas”, o autor inclui os humanos dentro da ordem dos primatas e apresenta uma tabela com as três infraordens, onde o homem aparece na infraordem dos catarrinos.

Apesar de essa matéria possuir um viés antiantropocêntrico, no exemplar número 12, na seção “Correio”, há uma carta para o pesquisador que escreveu o texto “Geografia da macacada brasileira”, de um menino pedindo um exemplar do sagui-leãozinho para ser seu animal de estimação. O pesquisador responde explicando que o pequeno primata pertence a um grupo ameaçado de extinção e, depois, pondera a respeito da situação que o macaco ficaria, com saudade dos pais e amigos, se fosse levado para ser animal de estimação, comparando-a com a condição que o menino ficaria, se o pesquisador o trouxesse da Bahia para sua casa em Minas Gerais. A carta aborda a questão da diferença entre animal de estimação e silvestre, inclusive com o uso de um apelo dramático, em que recorre à possibilidade de empatia do menino com o macaco. A resposta apresenta uma estratégia

antiantropocêntrica, buscando a compreensão da preservação desses animais pelos leitores ao fazer com que o menino tente se colocar no lugar do animal, demonstrando que nós sentimos e sofremos como eles, pois também somos animais.

4. Como os animais são descritos e apresentados na revista *Ciência Hoje das Crianças*?

Os animais são descritos, na maioria dos casos, a partir de estereótipos de senso comum e, seguidos pela apresentação de curiosidades, as quais vão se descortinando ao longo do texto. Por exemplo, as imagens e descrições das galinhas na matéria “Do ovo ao pinto” possuem traços gentis, que nos despertam simpatia.

Os artigos dos primeiros números utilizavam o antropocentrismo como estratégia de apelo à leitura, enquanto que nas edições de 2013 parece haver uma maior preocupação em descrever as características adaptativas e as estratégias de sobrevivência dos animais. De qualquer forma, ocorrem comparações com o ser humano, provavelmente para provocar um maior entendimento como, por exemplo, no caso do lagarto que balança a cabeça e que são comparados às pessoas surdas que utilizam a língua de sinais.

Também chama a atenção o fato de, nos primeiros números, haverem poucas fotos, enquanto que, nos últimos números, são encontradas muitas fotografias. Nas imagens das primeiras revistas, muitas vezes, as fotos dos animais eram retiradas de seus contextos, os quais eram representados por desenhos, enquanto que nos últimos números, os animais costumam ser fotografados em seus ambientes de origem.

Hoje em dia, a revista apresenta muitas fotos de animais, mas também muitos desenhos. Acredito que o uso de ilustrações considere, em parte, o fácil acesso a imagens que as crianças têm em casa, pela internet, bem como a sua função atrativa para despertar o interesse pela leitura. As ilustrações, em sua maioria,

possuem um viés antropocêntrico, com sorrisos, gestos e ações humanas representadas nos demais seres vivos.

Considerações finais

Este trabalho permitiu avaliar as mudanças da revista *Ciência Hoje das Crianças*, ao longo do tempo com relação às percepções antropocêntricas em artigos publicados no final da década de 1980 e nos últimos números de 2013, percebendo-se uma redução de ocorrências em imagens e textos com significados antropocêntricos.

Também foi possível verificar uma ênfase em características adaptativas de animais e uma atenção maior às ameaças de extinção nos últimos números da revista. Essas características são visíveis em seções estabelecidas, como “Você sabia”, que traz muitas curiosidades, e a seção “Galeria dos bichos ameaçados”. A seção “Você Sabia” possivelmente desperte muito interesse entre as crianças que desejam descobrir explicações sobre diferentes curiosidades, entre as quais, aspectos da vida animal. Quanto à preocupação do risco de extinção, os números antigos não enfatizavam com frequência, diferente de hoje em dia. Isso pode ser um indicativo de que hoje há uma preocupação maior com as ameaças aos animais, passando a ideia de que devemos ter um cuidado maior na conservação deles.

Não se sabe se a redução de elementos antropocêntricos se deve a um cuidado maior dos editores da revista na própria linguagem utilizada com crianças ou se ocorreu uma mudança de mentalidade entre os pesquisadores que colaboram com o periódico. Apesar dessa investigação ser uma pequena amostra de alterações ao longo do tempo, dentro de muitas análises possíveis e que se insere dentro de um grande universo de pesquisas em outras fontes, foi possível verificar o surgimento de mudanças. Como no período de início da modernidade, onde surgiram novas sensibilidades com relação ao mundo natural, hoje estamos em um

novo processo de consideração da natureza não só enquanto serve a interesses humanos, mas em si mesmo por ser matriz de toda a vida.

Referências

- AMARAL, M. B. *Representações da natureza e a educação pela mídia*. 1997. Dissertação (Mestrado em Educação) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.
- CALAMUR, Krishnadev. In Almost Every European Country, Bikes Are Outselling New Cars. 2013.
- CARVALHO, Isabel Cristina de Moura. *A invenção ecológica: Narrativas e trajetórias da Educação Ambiental no Brasil*. 3. ed. Porto Alegre, UFRGS, 2008.
- CERQUEIRA, Rui. *Ouriço-cacheiro*. Ciência Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 3, n. 3, p. 5-6, jul. 1987.
- CHOZICK, Amy. *As Young Lose Interest in Cars, G.M. Turns to MTV for Help*. 2012.
- COSTA, Henrique Caldeira. *Galeria Bichos ameaçados: Rato-do-cacau*. Ciência Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 246, n. 246, p.13-16, jun. 2013.
- CROSBY, Alfred. *Imperialismo Ecológico: a expansão biológica da Europa, 900-1900*. Companhia das Letras, São Paulo, Brasil, 1993.
- DAVENPORT, L; RAO, M. *A história da proteção: paradoxos do passado e desafios do futur*. In: TERBORGH, J. et., al. (Orgs.). *Tornando os parques eficientes: estratégias para a conservação da natureza nos trópicos*. Curitiba: Editora da Universidade Federal do Paraná; Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, 2002, p. 52-73.
- DORST, Jean. *Antes que a Natureza Morra*. 1990 [1971].
- FERREIRA, Adriana Angélica. *A água nossa de cada verão: os cursos d'água e a (re)produção do espaço urbano*. In: ferreira, Adriana Angélica; FREITAS, Eliano de Souza M. (Org.). RHJ. Belo Horizonte: Rhj, 2012, p. 116-150.
- FRAGA, Fernando Bueno Ferreira Fonseca de. *Ensino e Divulgação de Ciências e Biologia: (re)contextualizar é preciso*. 2012. 71 f. Trabalho de Conclusão

- de Curso (Licenciado) - Curso de Ciências Biológicas, Ufrgs, Porto Alegre, 2012. Disponível em: <<http://www.lume.ufrgs.br/handle/10183/60538>>. Acesso em: 18 maio 2013.
- FROTA-PESSOA, Osvaldo. *Do ovo ao Pinto*. Ciência Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 2, n. 2, maio 1987.
- GONÇALVES, Carlos Walter Porto. Os (des)caminhos do meio ambiente. 14. ed. São Paulo, Sp: Contexto, 2006.
- GRÚN, Mauro. A outriedade da natureza na educação ambiental. Texto apresentado no GE de Educação Ambiental na 27ª. Reunião Anual da Associação Nacional de Pós-Graduação em Educação em Outubro de 2003.
- _____. Ética e educação ambiental: A conexão necessária. 11. ed. Campinas, Sp: Papirus, 2007. 120 p ICMBIO 2014, Portaria MMA nº 444, de 17 de dezembro de 2014.
- LENOIR, Thimoty. A Ciência produzindo a Natureza: o museu de História Naturalizada. Episteme – Revista do Grupo Interdisciplinar em Filosofia e História das Ciências, Porto Alegre, v. 2, n. 4, p. 55-72, 1997.
- MENDES, Paulo. *Corte de árvores provoca polêmica: Prefeitura alega que isso é necessário para alargar avenida Beira Rio*. Correio do Povo, Porto Alegre, 2013.
- MILARÉ, Édís; COIMBRA, José de Ávila Aguiar. *Antropocentrismo X Ecocentrismo na ciência jurídica..* Revista De Direito Ambiental, São Paulo, Sp, v. 36, n. 5, p. 9-42, 2004.
- OLIVEIRA, Maria Diana de. *Cruzando o deserto verde, o filme*. In: FERREIRA, Adriana Angélica; FREITAS, Eliano de Souza M.. Meio Ambiente em cena. Belo Horizonte: Rhj, 2012.
- SERRES, Michel. *O Contrato Natural*. 1. ed. Lisboa: Instituto Piaget, 1994.
- SICK, Helmut. *Beija, beija, beija-flor*. Ciência Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 1, n. 1, p. 4, março 1987.
- THOMAS, Keith. O homem e o mundo natural: Mudanças de atitude em relação às plantas e aos animais (1500-1800). São Paulo, Sp: Companhia de Bolso, 2010. 504 p.
- VEADO, Eduardo Marcelino. *Geografia da macacada brasileira*. Ciência

Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 9, n. 9, set. 1988. Bimestral. ca_____. Seção Correio. Ciência Hoje das Crianças, Rio de Janeiro, v. 14, n. 14, p. 2, set. 1989.

VILCHES, Amparo; PRAIA, João; GIL-PÉREZ, Daniel. O Antropoceno: Entre o risco e a oportunidade, Educação. *Temas e Problemas*, 5, Ano 3, p. 41-66. 2008.

UM MISTÉRIO REVELADO: COMO OS CONHECIMENTOS EVOLUTIVOS VÊM SENDO EXPLORADOS NAS AULAS DE BIOLOGIA DO ENSINO MÉDIO?

Carolina de Souza Diegues

Muito tem sido escrito a respeito nos últimos anos, mas o que justifica toda essa preocupação com o ensino de evolução biológica? Foi Theodosius Dobzhansky quem disse: “nada faz sentido na Biologia, exceto à luz da Evolução”, ou seja, a evolução é o eixo unificador das Ciências Biológicas. Cicillini (1993) defende a Teoria da Evolução como um componente metodológico de ensino, citando que, antes do seu surgimento, o currículo de Biologia era um aglomerado de informações desarticuladas e que, por isso, a Biologia estava “entrando em crise”. Esse “entrar em crise” está relacionado ao seu provável fracionamento em outras grandes áreas (como Zoologia, Botânica e Citologia), no final do século XIX, devido à grande quantidade de conhecimento desarticulado e acumulado em cada um de seus ramos de saberes. Mesmo com a possibilidade de unificar os conteúdos de Biologia no ensino, mediante uma abordagem evolutiva, geralmente isso não vem sendo feito e o fracionamento adquire dimensões cada vez maiores. O que pode, facilmente, desestimular os alunos em relação à disciplina.

Os atuais Parâmetros Curriculares Nacionais para o Ensino Médio (PCNEM) (Brasil, 2000) trazem a Teoria da Evolução Biológica como conteúdo a ser desenvolvido pelos professores sendo, repetidamente, citada como facilitadora da aprendizagem de outros temas biológicos. Nesse sentido, ela também pode ser um ótimo recurso para a discussão sobre ciência e o pensamento científico (Carmo et al., 2009), uma vez que seu desenrolar histórico é instigante e bastante conhecido.

Segundo Zamberlan e Silva (2012), o ensino de evolução nos livros didáticos no Brasil iniciou formalmente em 1930. Antes

disso era abordada em outros temas, principalmente Zoologia e Botânica. Na década de 1960, passou a ser aplicado o livro *Biologia: das moléculas ao homem* – também conhecido como BSCS versão azul, que apresenta enfoque evolutivo ao longo de todos os conteúdos. Cicillini (1991), ao diagnosticar a situação da disciplina de Biologia no início da década de 1990, constatou que muitas vezes os conteúdos relacionados à evolução biológica estavam presentes nos currículos, mas nesses casos frequentemente não eram abordados em aula. Segundo a autora, os conteúdos de evolução biológica eram negligenciados.

Buscando traçar um perfil atualizado da forma como são abordados os temas de evolução biológica, realizou-se um levantamento com professores e ex-alunos da rede (público e privada) de ensino médio da Região Metropolitana de Porto Alegre, Rio Grande do Sul (Diegues, 2012). Viu-se que as aulas de Evolução Biológica acontecem fundamentalmente no segundo semestre do terceiro ano, limitando-se à abordagem explanatória do conteúdo, muitas vezes utilizando trabalhos de pesquisa bibliográfica como forma de avaliação. O livro didático é pouco utilizado durante as aulas, mas costuma servir de base durante a preparação destas. A abordagem do tema é, em geral, superficial. Os conteúdos ensinados são, principalmente, as teorias do darwinismo e do lamarckismo, ainda predominando a visão de que o primeiro é correto e o segundo errado.

Esse é um recorte do que acontece no presente, mas e o futuro? O futuro a nós, professores, pertence! Como aprofundar os conhecimentos transmitidos acerca da Evolução, sem que, com isso, outros conteúdos sejam comprometidos e sem que as concepções filosóficas de alunos e professores sejam feridas? Vamos dedicar um pouco de atenção a esse tema agora.

O primeiro passo deve ser reconhecer que, no âmbito escolar, não será possível reconstruir o processo de construção de uma teoria, devido à sua complexidade. No que diz respeito, especificamente, à Teoria da Evolução, várias décadas foram

necessárias até que se conseguisse, pelo estudo dedicado de diversos pesquisadores, conciliar os aspectos darwinianos e mendelianos em uma só teoria (Bizzo & El-Hani, 2009). Mesmo Darwin demorou mais de duas décadas para publicar suas ideias. E, talvez, não seja objetivo do ensino de Biologia na educação básica reconstruir o percurso histórico da comunidade científica, mas sim recontextualizar os conhecimentos, para que esses façam sentido e sejam incorporados às redes de conhecimentos de professores e alunos.

Ao contrário de excluir esse fator das aulas, visto que contextualiza e concretiza o conhecimento que está sendo exposto, podemos utilizar elementos da história da construção da teoria como um pano de fundo para a discussão de conceitos mais específicos e aprofundados do tema.

O segundo passo é, justamente, estar ciente de que nós, professores, somos responsáveis pela conversão dos saberes científicos em saberes escolares. A postura e linguagem, por vezes específicas, adotadas pela ciência, estão muito distantes do cotidiano de alunos do ensino básico, e não devem ser apresentadas em aula tal qual aparecem nos artigos científicos. Isso não quer dizer afastar a ciência da sala de aula, mas aproximá-la do cotidiano dos alunos, mostrar que os conhecimentos aos quais eles estão sendo apresentados têm um significado para eles e para toda a sociedade. A forma pela qual a comunidade científica apresenta seus conhecimentos frequentemente gera a impressão de que esses são produtos da atividade de gênios inatingíveis, completamente seguros de si e de seu trabalho. Dessa forma, o “endeusamento” dos cientistas e da própria ciência pode fazer com que alunos se sintam desestimulados ou mesmo envergonhados por não assimilarem rapidamente o assunto. Fazendo como que eles passem a crer, falsamente, que sua capacidade está muito abaixo do esperado. Muitos falam de Darwin com um fervor quase que religioso, como se nenhum outro ser humano fosse capaz de entender e descrever a seleção natural. Não desmotivem seus

alunos! Façam que eles entendam e se dediquem de modo a serem capazes de produzir conhecimentos científicos da mesma forma que os, hoje considerados, grandes cientistas o foram.

O terceiro e último passo: se preocupe com a situação de aprendizado dos seus alunos. Cultive uma relação horizontal com os alunos, buscando compreendê-los. Um professor que não se preocupa em estabelecer um espaço de cooperação e diálogo na sala de aula é como um médico que não suporta enxergar sangue: pode funcionar, mas a maior probabilidade é de que saia tudo errado... Com isso, não quero incentivá-los a tornarem-se amigos de seus alunos, mas a criar uma visão do aluno como indivíduo humano e não apenas como um cômputo no somatório final de aulas dadas. Essa aproximação surge por mostrar interesse em como eles estão assimilando os conteúdos, no sentido de perceber quais são os pontos críticos no entendimento dos conteúdos, levar em consideração as ideias, dúvidas e conhecimentos prévios que estes trazem para a sala de aula.

Pronto, já transpusemos alguns pontos críticos e agora podemos seguir nossa busca por métodos que nos possibilitem melhorar as aulas de evolução. E vamos começar com uma declaração bombástica: o darwinismo não é o ponto final e, ao contrário do que acontece hoje na maioria dos casos, devemos ir além.

A descoberta do mecanismo da seleção natural foi essencial para o estabelecimento e aceitação da evolução biológica, mas muito tem sido descoberto a respeito dela que não se limita apenas ao mecanismo descrito por Darwin. A proposta desse texto não é deixar de mencionar Darwin nas aulas de evolução, posto a importância desse naturalista para o desenvolvimento desse conhecimento. O que se equipararia a não mencionar Copérnico nas aulas sobre o Sistema Solar ou Newton nas aulas de física. A proposta é ir além, aprofundando os estudos em teorias mais recentemente propostas, como é o caso da Teoria Sintética da

Evolução, ao invés de detalhar a vida pessoal de Darwin, como tem sido o hábito nas aulas de Biologia.

Da mesma forma, muitos conceitos têm sido revistos e é necessário que nos mantenhamos atentos a isso, revisando, pelo menos anualmente, as novidades apresentadas. Por exemplo, muitos professores ainda apresentam Lamarck como um predecessor de Darwin cujas ideias eram absurdas. Nos últimos anos, existe toda uma área de pesquisa em franco crescimento, a Epigenética (veja o capítulo “Admirável mundo novo: a Epigenética” deste livro), baseada em algumas das proposições de Lamarck (Jablonka e Lamb, 2010), fato desconhecido por muitos professores que costumam se basear apenas em livros didáticos, por vezes desatualizados, para a programação das aulas.

O movimento da ciência acontece no sentido de encontrar novas provas e preencher lacunas no conhecimento atual, sendo assim, é natural que cada vez mais surjam novidades que devem ser, na medida do possível, traduzidas para o contexto da sala de aula.

Todas as ideias discutidas aqui inspiraram abordagens em sala de aula com alunos dos ensinos fundamental (6^a ano) e médio (2^o ano), durante a realização dos estágios didáticos, e mostraram-se de grande valor. Como resultado disso, segue-se agora uma pequena coletânea de propostas práticas para a sala de aula de Ciências e/ou Biologia em relação às classes de evolução biológica:

1. Parta de situações problema: faça com que os alunos raciocinem sobre o tema e tentem, usando ferramentas próprias e aquelas fornecidas em aula, formular suas próprias respostas. Cada indivíduo, adulto ou não, tem sua própria lógica de construção de conhecimento. Isso quer dizer que a forma como organizamos nossas informações na hora de transmiti-las em aula, por mais cuidadosa que seja, pode não ser suficiente para os alunos. Permita que eles tentem fazer isso sozinhos e, depois, ajude-os a alcançar os pontos em que não foram capazes de chegar sozinhos;

2. Valorize os conhecimentos prévios: a sala de aula não é um ambiente árido, e é muito improvável que os alunos sejam desprovidos de qualquer informação a respeito do tema sobre o qual estejamos falando, tendo em vista a quantidade e velocidade dos meios de comunicação atuais. Esses conhecimentos prévios podem ser corretos, total ou parcialmente incorretos, sem que isso seja um empecilho à aprendizagem. De fato, a inclusão dos conhecimentos dos alunos, como os de senso comum ou religiosos (Oliveira, 1997a), nas aulas fará com que os alunos deem atenção à discussão, pois serão capazes de relacionar os conteúdos escolares a conhecimentos que adquiriram em situações cotidianas e, portanto, “úteis”. Podemos, então, pesquisar as opiniões dos alunos em relação à evolução biológica, perguntando o que eles acreditam que esta seja, como e porque ela acontece, se ela é um fato ou não, ou mesmo se já ouviram a respeito em algum outro contexto que não o escolar. E, a partir das respostas, desenvolvermos uma linha de raciocínio capaz de mostrar alguns pontos falhos e/ou corretos das ideias por eles expostas, assim, abrindo caminho para a transformação do conhecimento antigo e incompleto, ou mesmo incorreto, em um novo que segue a lógica dos fatos como os entendemos atualmente;

3. Tenha cuidado com os exemplos e analogias usados em aula: os exemplos e analogias podem ser ótimos instrumentos para simplificar os conceitos complexos da evolução, mas, muitas vezes, na tentativa de simplificar conceitos, acabamos dando margem para a interpretação errada dos alunos ou mesmo tornando algo mais complexo do que já é (Marcelos e Nangem, 2012). Por exemplo, ao se dizer “o homem veio do macaco” a intenção é simplificar o fato de que as espécies de homínídeos derivaram de um ancestral primata cujo morfotipo se assemelha ao que chamamos de macacos atuais, que compartilham esse ancestral conosco. O problema é que tal informação, dita apenas assim, pode gerar a ideia de que os seres humanos realmente evoluíram a partir dos macacos atuais. Ou mesmo a dúvida: “se o

homem veio do macaco, por que o macaco não se torna homem?” (Santos, 2002); ou então a seguinte explicação apresentada por um aluno: “Os macacos foram crescendo; daí, eles foram comendo, daí, eles começaram a crescer. Daí, eles viraram homens” (Olivera, 1997b, p. 34). Neste último, podemos notar claramente a influência da famosa figura da evolução humana (com os ancestrais dos humanos modernos alinhados em uma fila, desde um primata muito semelhante aos macacos modernos até o humano moderno). Não quero, com isso, desencorajá-los a utilizar exemplos e analogias, em forma de texto ou de figura, pois estas, sem dúvida, são capazes de conferir concretude a conceitos abstratos. É minha intenção convidá-los a exercitar uma avaliação dos pontos fortes e fracos de cada analogia e de cada exemplo trabalhado em sala de aula. Podemos conhecer os alunos de forma a ter uma noção bem clara de como eles irão reagir, mas, na dúvida, teste-os e, se ao utilizá-los, perceber que geram alguma confusão entre os alunos, deixe-os de lado e os substitua por outros. Outra prática interessante é utilizar as próprias dúvidas que surgem a partir do exemplo e/ou analogia para discutir o assunto com os alunos. É muito provável que eles percebam algum detalhe que nos passou despercebido durante o planejamento de aula;

4. O livro e outros materiais didáticos: temos à nossa disposição materiais didáticos de diferentes tipos e qualidades. Esses materiais não necessitam e tampouco devem ser aplicados tais quais são publicados. Segundo Berrutti (1997, p. 73), “Dos autores de materiais didáticos, deverá esperar a matéria-prima, que será desmontada e reconstruída em cada aula, ganhando contornos adequados para cada realidade”. Isso se justifica, pois os livros didáticos, jogos, apostilas, questionários etc. possuem uma linguagem e abordagem gerais dos temas, não levando em consideração as particularidades e dificuldades de cada sala de aula. Dessa forma, sugerimos que os professores aproveitem os materiais didáticos já elaborados como base estrutural, adicionando a eles elementos específicos da realidade em que

trabalham, podendo, com isso, economizar tempo no planejamento de aula e, além disso, se valer da habilidade criativa de outros profissionais. Pensando nisso, anexamos a este capítulo alguns materiais didáticos criados para aulas de Ciências e Biologia com enfoque evolutivo (veja no site www.editorafi.org/24obiologia Anexos 1 e 2).

Os conhecimentos evolutivos, como vimos, estão sendo abordados, atualmente, de forma superficial nas aulas de Biologia e a nossa intenção com a publicação deste material é fazer com que pequenas mudanças na abordagem didática e curricular das aulas possam melhorar a experiência de aprendizagem de nossos alunos e, conseqüentemente, a satisfação dos professores com o seu trabalho.

Nada disso é fácil, assim como nada do que foi exposto aqui é impossível. Alcançar uma melhora nas aulas de evolução, assunto complexo e muitas vezes controverso, exigirá planejamento e envolvimento dos professores, mas poderá, ao mesmo tempo, fornecer aos alunos o fio unificador e articulador das diversas subáreas das Ciências Biológicas.

Referências

- BERRUTTI, L.M. Aprendiz de professora I: observando aulas de Biologia. In: OLIVEIRA (Org.). *Ciências nas Salas de Aulas*. Porto Alegre: Mediação. 1997, p. 9-18. (Cadernos de Educação Básica 2).
- BIZZO, N. & EL-HANI, C. N. O Arranjo Curricular do Ensino de Evolução e as Relações entre os Trabalhos de Charles Darwin e Gregor Mendel. *Filosofia e História da Biologia*, v. 4, p. 235-257, 2009.
- BRASIL. Ministério da Educação e Cultura. *Parâmetros Curriculares Nacionais: Ensino Médio. Parte III - Ciências da Natureza, Matemática e suas Tecnologias*. Brasília: MEC, 2000.
- CARMO, V. A. *et al.* Alfred Russel Wallace e o princípio de seleção natural. *Filosofia e História da Biologia*, v. 4, p. 209-233, 2009.

- CICILLINI, G. A. *A Evolução enquanto um componente metodológico para o ensino de Biologia no 2º grau: Análise da concepção de Evolução em livros didáticos*. 1991. 246 f. Dissertação (Mestrado) - Departamento de Faculdade de Educação, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1991.
- CICILLINI, G. A. *A Evolução enquanto um componente metodológico para o ensino de Biologia no 2º grau. Educação e Filosofia*, Uberlândia, v. 14, n. 7, p. 17-37, 1993.
- DIEGUES, Carolina de Souza. *Evolução Biológica no Ensino Médio: quais conteúdos estão sendo abordados pelos professores de Biologia?* 2012. 51 f. Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) - Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas, Departamento de Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.
- JABLONKA, E. & LAMB, M. J. *Evolução em Quatro Dimensões: DNA, comportamento e história da vida*. São Paulo: Companhia Das Letras, 2010.
- MARCELOS, M. F. & NANGEM, R. L. O uso da analogia entre árvore e evolução por professores de biologia. Acesso em: 7 jul. 2012.
- OLIVEIRA, D. L. Considerações sobre o ensino de Ciências. In. OLIVEIRA (Org.). *Ciências nas Salas de Aulas*. Porto Alegre: Mediação. 1997a, p. 9-18. (Cadernos de Educação Básica 2).
- OLIVEIRA, D. L. Como surgiram os primeiros homens e as primeiras mulheres? In. OLIVEIRA (Org.). *Ciências nas Salas de Aulas*. Porto Alegre: Mediação. 1997b, p. 9-18. (Cadernos de Educação Básica 2).
- SANTOS, S. *Evolução Biológica: ensino e aprendizagem no cotidiano de sala de aula*. São Paulo: Annablume: Fapesp: Pró-reitoria de Pesquisa, 2002.
- ZAMBERLAN, E. S. J. & SILVA, M. R. O Ensino de Evolução Biológica e sua Abordagem em Livros Didáticos. *Educação e Realidade*, Porto Alegre, v. 37, n. 1, p. 187-212, 2012.

APRENDENDO EVOLUÇÃO BIOLÓGICA A PARTIR DAS ÁRVORES EVOLUTIVAS

Leonardo Augusto Luvison Araújo

Com frequência ouvimos alguém nos dizer o quanto somos parecidos com nossos pais – e quase sempre esse tipo de comparação é acompanhada de comentários do tipo: “você tem os olhos do seu irmão, o sorriso da sua mãe, o jeito do seu avô etc...”. A semelhança com os nossos antepassados, a fim de identificar as nossas origens, pode ser representada através do que chamamos de **genealogia**:

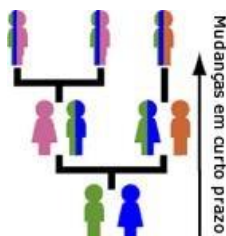


Figura 1. Uma genealogia ilustra as relações de herança, em poucos anos. Retirado de <http://www.ib.usp.br/evosite/>.

O mais legal disso tudo é que assim como você e seus primos compartilham a mesma avó, se retrocedermos tempo suficiente, veremos que a espécie humana compartilha ancestrais com as outras formas de vida. Para representar as relações de parentesco entre as diferentes espécies, utilizamos uma **árvore evolutiva**. Em termos gerais, uma árvore evolutiva – também conhecida como **filogenia** – é uma representação esquemática de espécies (ou grupos taxonômicos superiores) que são conectadas através de ancestrais comuns.

Para entender como se interpreta as árvores evolutivas, vamos transformar uma genealogia hipotética de sua família em uma filogenia. Na Figura 2, representamos as relações genealógicas

que sua família pode ter: você é indicado em um **nó terminal**, juntamente com seu irmão; vocês compartilham um ancestral comum recente, seu pai, em um **nó interno**. Também estão representados dois dos seus primos, cada um dos quais é igualmente relacionado a você e ao seu irmão e com quem vocês compartilham um ancestral comum mais distante (seu avô). Você não é descendente de seu irmão ou de seu primo (nem eles descendem de você); ao invés disso, o seu relacionamento é determinado pelo padrão das gerações antecedentes, ou seja, a partir dos seus ascendentes (pais, avós, bisavós...). Basicamente, seus avós originaram seu pai e seu tio que, por seu turno, originaram você, seu irmão e seus primos (Figura 2).

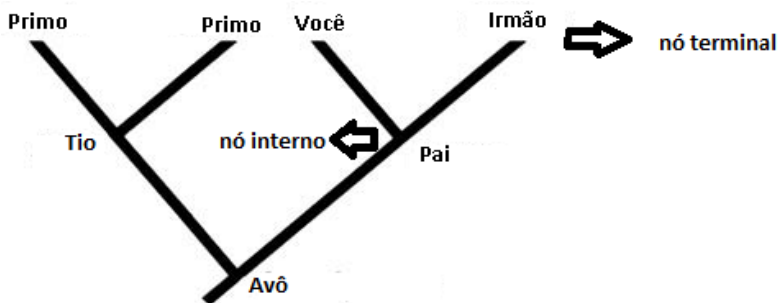


Figura 2. Uma “árvore” genealógica. Os nós terminais representam as pessoas contemporâneas, ao passo que os nós internos representam o momento de bifurcação de um ancestral antigo. Por exemplo, seu pai está em um ponto do passado que originou dois descendentes: você e seu irmão.

Agora vamos olhar uma filogenia dos primatas, na qual a espécie humana faz parte. Nessa árvore evolutiva se tem uma relação análoga com a sua árvore genealógica, mas repare que ela representa um período de tempo muito maior. Há outra diferença fundamental: cada nó, ao contrário de uma genealogia, que representa apenas uma pessoa, equivale à população de uma espécie (Figura 3).

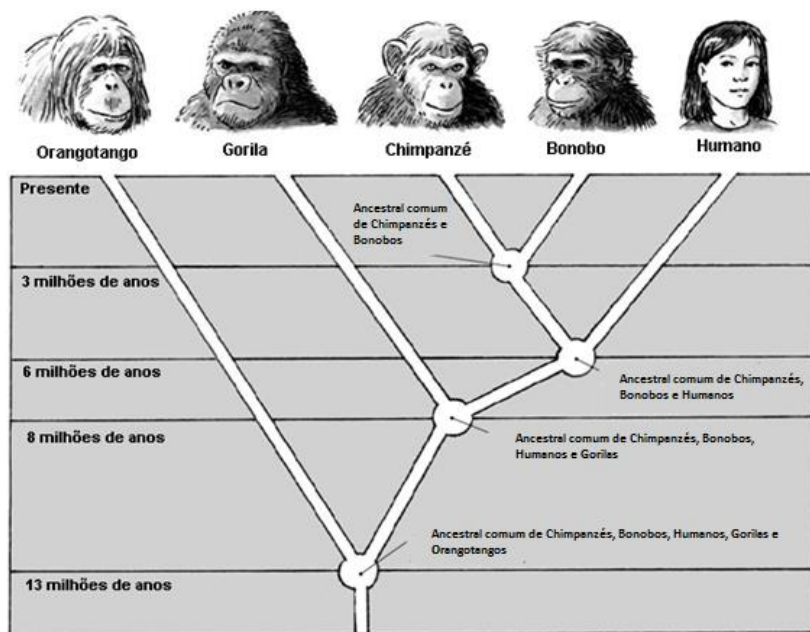


Figura 3. A árvore evolutiva dos primatas, baseada em comparações de DNA. No canto esquerdo está indicado há quantos milhões de anos os ancestrais dessas espécies divergiram. Modificado de: <https://www.quora.com/Will-chimps-evolve-into-humans>. Acesso em 10/09/2017.

Assim como na relação genealógica em que você e seu irmão compartilham um ancestral comum mais próximo (seu pai), a espécie humana também possui um grupo-irmão. O nosso grupo irmão contém os chimpanzés e os bonobos, pois nós compartilhamos um ancestral comum recente com eles (aproximadamente há 6 milhões de anos!). Já os gorilas são nossos primos distantes, pois o nosso ancestral comum com eles possui cerca de 8 milhões de anos, tendo ocorrido dois eventos de especiação¹ posteriores. Para ficar mais clara essa relação, observe a Figura 4.

¹ Processo de formação de duas ou mais espécies a partir de uma espécie preexistente. Consultar o Capítulo 6 deste livro para mais detalhes.

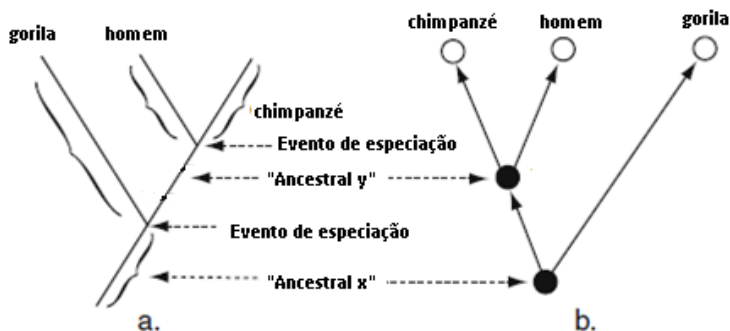


Figura 4. Nessa representação, o homem, os chimpanzés e os gorilas estão relacionados através de ancestrais comuns. Esses ancestrais comuns originaram essas espécies. Repare que a formação de novas espécies, chamada de “especiação”, é representada na filogenia por uma bifurcação.

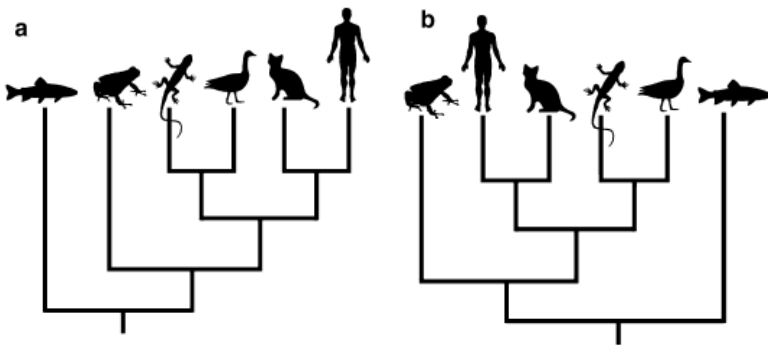
Assim como você não é descendente de seu irmão, mas compartilha um ancestral comum com ele, nossa espécie também não é descendente dos chimpanzés, compartilhando um ancestral em comum (Figura 4, ancestral y). Você entendeu agora por que o ser humano não se originou de qualquer um dos macacos contemporâneos? Da mesma forma, você não descende de seu primo, mas compartilha um ancestral comum mais distante com ele, o seu avô; esse é o mesmo tipo de comparação que podemos fazer entre o homem e o gorila (Figura 4, ancestral x).

Outro ponto importante da árvore evolutiva é que ela não reflete uma linha principal de progresso, a partir de um ancestral “primitivo” para um “evoluído”. Diga-me uma coisa: por acaso você é melhor ou “mais evoluído” que seu irmão? Há critérios objetivos para afirmar isso? Não faz sentido essa pergunta, pois você pode ser melhor em matemática que seu irmão, mas ele pode ser melhor em português e no futebol.

Do mesmo modo, os organismos estão adaptados para algumas circunstâncias presentes e não necessariamente para todas as circunstâncias passadas ou futuras. Quem viveria melhor em uma grande cidade, o homem ou o gorila? E quem viveria melhor em uma grande floresta? Eu acho que o gorila! Mas quem

you acha que consegue sobreviver embaixo da água: o homem, o macaco ou o peixe? Bom, a resposta parece óbvia. Cada organismo possui as suas singularidades e é adaptado ao ambiente em que sua espécie evoluiu, por isso, não existe uma linha de progresso na evolução, de algo primitivo para “evoluído” ou “avançado”. Às vezes, o termo “evolução” nos engana, pois na nossa língua ela denota uma mudança para algo melhor. No entanto, a **evolução biológica** tem um sentido diferente: ela apenas remete às mudanças nas formas de vida ao longo do tempo.

Para ilustrar isso, observe as árvores evolutivas a seguir, que representam grupos de animais em um período de tempo muito grande (Figuras 5A e 5B).



Figuras 5A e 5B. As relações evolutivas entre alguns representantes dos vertebrados. Retirado de Gregory (2008).

Por incrível que pareça, as árvores das figuras 5A e 5B nos levam à mesma interpretação. Podemos nos enganar ao pensar que a ordem dos nós terminais fornece informações sobre o relacionamento evolutivo desses organismos – devemos lembrar que a história evolutiva é determinada a partir da sequência dos ancestrais em comum (nós internos). Por isso, interpretamos uma árvore evolutiva sempre de baixo para cima.

Se lêssemos a árvore da esquerda para a direita, considerando apenas os nós terminais, poderíamos pensar que os anfíbios são mais estreitamente relacionados aos peixes do que

com os seres humanos (Figura 5A). No entanto, tanto os anfíbios quanto os seres humanos (e as aves e répteis) são igualmente relacionados com os peixes, porque eles compartilham o mesmo ancestral comum representado pelo primeiro nó inferior. É isso mesmo, não podemos afirmar que os anfíbios atuais são mais aparentados aos peixes do que nós o somos!

Por outro lado, os seres humanos e os gatos são mais estreitamente relacionados entre si do que com qualquer das outras espécies descritas nessa árvore evolutiva, uma vez que compartilham um ancestral comum mais recente entre eles do que com qualquer outro grupo.

Mas cuidado! As filogenias, ao contrário da genealogia de sua família, representam as relações evolutivas entre um conjunto de organismos. Portanto, a árvore evolutiva representa os indivíduos de uma espécie em um dado tempo, ou seja, toda a variação que temos na população! Para poder representar melhor isso e vislumbrar essa imensidão de indivíduos e de tempo, vamos pensar nas relações evolutivas de algumas espécies de borboletas.

As borboletas como exemplo de evolução



Figura 6. Uma borboleta da espécie *Heliconius erato*. Retirado de: https://fr.wikipedia.org/wiki/Heliconius_erato. Acesso em: 10/09/2017.

As borboletas são pertencentes à ordem dos lepidópteros (que inclui mariposas), constituindo uma das principais ordens de insetos, com aproximadamente 146.000 espécies descritas. Só no Brasil, existem mais de 3100 espécies conhecidas desses insetos. As borboletas da subfamília *Heliconiinae*, como da Figura 6, possuem

um padrão de coloração de advertência, já que podem ser impalatáveis para seus predadores. Ou seja, a coloração delas pode servir como aviso aos predadores de que elas não são uma boa refeição... ou ao menos que não agradam o paladar. Você certamente já deve ter passado por alguma borboleta dessa subfamília.

A árvore evolutiva abaixo contém as relações de parentesco entre as espécies *Heliconius erato*, *Heliconius melpomene* e *Heliconius numata*. Além disso, há um “grupo externo”, ou seja, uma espécie menos aparentada com as *Heliconius*, da subfamília *Nymphalidae*: a espécie *Melinaea menophilus*.

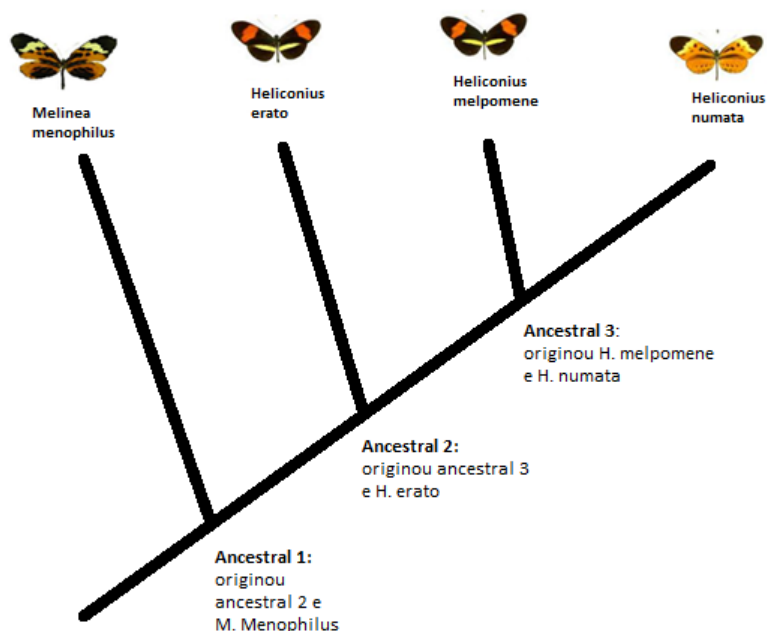


Figura 7. Árvore evolutiva de algumas espécies de borboletas.

A partir dessa árvore evolutiva, podemos constatar que *H. melpomene* é mais próxima de *H. numata*, sendo ambas igualmente próximas à *H. erato* (compartilham o ancestral 2). Essas três espécies são igualmente relacionadas à *M. menophilus*, pois compartilham o ancestral 1.

Como dito anteriormente, os ramos de uma árvore evolutiva representam gerações de populações ao longo do tempo. Cada uma das espécies possui populações com indivíduos que variam em diferentes características. A variação biológica presente em uma população, como vamos ver a seguir, é essencial para a evolução das espécies. Sendo assim, podemos conceber cada ramo de uma árvore evolutiva como **gerações de populações ao longo do tempo**. Isso se aplica quando estamos falando de filogenias de espécies, não de genes ou organismos.

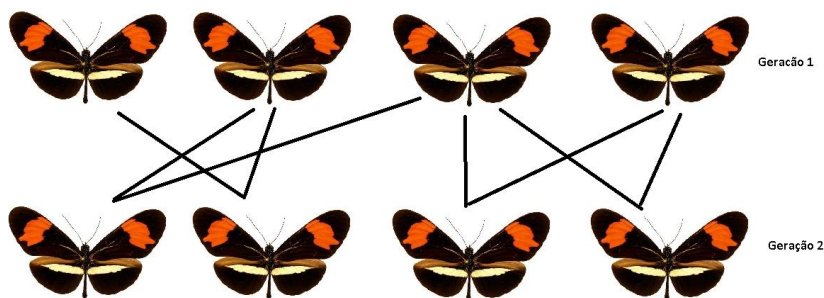


Figura 8. Relações genealógicas entre os indivíduos de uma população de *Heliconius erato*. As linhas verticais ligam os filhos e os pais em duas gerações. Assim, as cinco borboletas da geração 1 entrecruzam-se, originando uma nova geração.

Uma maneira de representar as gerações de populações ao longo do tempo é fazendo um *zoom* em uma árvore evolutiva. Na figura a seguir, um *zoom* é dado na porção terminal da árvore que acabamos de conhecer. Um ramo de uma árvore evolutiva representa nada mais que **milhares de indivíduos reproduzindo-se ao longo de várias gerações** (Figura 8). Como vemos no esquema a seguir, se pudéssemos dissecar esse ramo, teríamos milhares de indivíduos da espécie *H. erato* ao longo de muitas gerações.

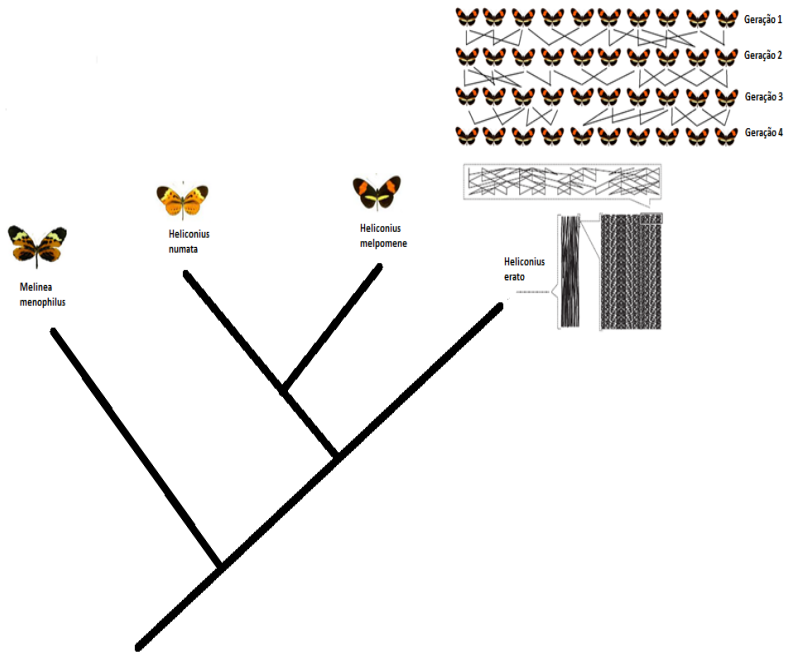


Figura 9. Uma representação das relações evolutivas entre algumas espécies de borboletas. Para melhor entender o que acontece com essas populações ao longo do tempo, um *zoom* foi feito na porção terminal do ramo da espécie *Heliconius erato*. Repare que, em primeiro lugar, fizemos um *zoom* nesse ramo e não conseguimos distinguir os indivíduos da população desta espécie ao longo do tempo. Ao fazer novamente dois *zooms*, o número de indivíduos e o tempo representado (em gerações) tornam-se mais difusos, podendo ser representados no topo da figura. Modificado de Baum (2008).

Sendo assim, ao olhar mais de perto a porção terminal dessa árvore evolutiva, temos em última instância milhares de indivíduos da população de *Heliconius erato* ao longo do tempo. A maioria das populações, ao longo desses grandes períodos de tempo, podem sofrer mudanças em pequena escala (como de uma geração para outra) ou em larga escala (após muitas gerações, quando uma espécie origina duas espécies diferentes). A essas mudanças nós chamamos de **evolução biológica**.

Contudo, ainda assim fica a pergunta: se a nossa população de borboleta pode se modificar ao longo do tempo, o que é modificado exatamente? E o que determina as mudanças que

ocorrem nas populações ao longo do tempo? Para entender isso, nós vamos ver, a partir de agora, os **mecanismos evolutivos** – os fatores que regem tais mudanças.

Como se constrói uma árvore evolutiva?

Se nós conhecemos em detalhe a história da nossa família, torna-se relativamente fácil obter uma genealogia. Com facilidade nós obtemos relatos do que aconteceu há duas ou três gerações anteriores à nossa, o que no caso do ser humano corresponde a cerca de 90 anos (cada geração com 30 anos). No entanto, à medida que retornamos muitas gerações, os relatos e os documentos se perdem, dificultando a retomada da nossa história genealógica.

Imagine, então, para a história de cada uma das espécies? Voltar alguns milhões de anos é realmente difícil! Os documentos que temos para essa difícil tarefa são os registros fósseis, que permitem documentar as formas de vida que viveram em nosso planeta e que não existem mais. A partir desses documentos, podemos reconstruir algumas hipóteses sobre as relações de parentesco dos organismos vivos e extintos. Outras ferramentas que auxiliam a construção de árvores evolutivas são oriundas do DNA e da morfologia dos seres vivos. A partir dos genes e das características que as espécies compartilham, podemos construir hipóteses sobre as suas relações de parentesco.

Mecanismos evolutivos

A variabilidade é constitutiva da reprodução sexual e faz com que cada organismo se diferencie um do outro. Pensando em nossa espécie, é fácil compreender a diversidade biológica quando andamos por uma grande cidade, viajamos ou assistimos a filmes que se passam em lugares diferentes no mundo. Você já imaginou todos os tipos de cabelos, de cores dos olhos, estruturas corporais, tonalidades de peles que o ser humano pode ter? Certamente é um número enorme de variação. Se partirmos, então, para aquilo que não enxergamos – ou seja, os órgãos internos, células, moléculas, microrganismos que vivem com a gente etc... –, podemos vislumbrar uma diversidade aparentemente interminável em nossa espécie. Afinal, todos nós somos únicos!

Mas e quanto às outras espécies de animais, plantas e microrganismos: será que elas possuem tanta variabilidade assim? Certamente! As outras populações de organismos possuem tanta variação quanto nós, mas suas características, muitas vezes, são distintas das nossas e podem ser imperceptíveis aos nossos olhos. A variabilidade das populações é um fator importante para a evolução das espécies, pois ela permite um conhecido mecanismo evolutivo: a **seleção natural**. Grande parte da variação dos organismos surge por mutação no DNA e por si só é uma forma de evolução biológica, pois pode causar modificações nas formas de vida. Além disso, a variação já existente em uma população pode ser recombinação nas próximas gerações a partir do cruzamento entre os indivíduos e de modificações do desenvolvimento biológico.

Contudo, nem toda a variação que surge em uma população persiste ao longo das gerações. Considerando que o meio ambiente não pode suportar um crescimento populacional ilimitado, alguns organismos em uma população conseguem sobreviver e se reproduzir melhor que outros. Como resultado final, as variedades que possuem mais chance de sobreviver e

reproduzir na população são herdadas em maior número nas gerações subsequentes, tornando-se mais comuns na população. Se há hereditariedade, variação e reprodução diferencial, ocorre na população o que chamamos de “seleção natural” (Figura 10).

Darwin, como poderíamos explicar a lógica da nossa teoria da seleção natural?



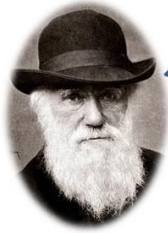
- Bom, Wallace, podemos partir do seguinte raciocínio:
- 1) Em geral, as espécies possuem um potencial reprodutivo enorme.
 - 2) Dessa forma, o tamanho das populações aumentaria exponencialmente se todos os indivíduos pudessem reproduzir e sobreviver.



Sabemos, também, que os recursos naturais são limitados; e que, com exceção de grandes flutuações ocasionais, as populações normalmente apresentam um tamanho estável.

Certo! Uma vez que mais indivíduos são produzidos do que pode ser suportado pelos recursos naturais disponíveis e o tamanho da população permanece estável, podemos inferir que deve existir uma luta pela sobrevivência e reprodução entre os indivíduos de uma população.





Além disso, nós sabemos também que os indivíduos não são exatamente iguais em uma população. Na verdade, cada população apresenta variabilidade entre seus membros e boa parte dessa variação é herdável.

Sabendo disso podemos dizer que a sobrevivência dos indivíduos não é aleatória, mas depende, em partes, da sua constituição hereditária.

Esta sobrevivência desigual constitui o processo da seleção natural!



Dessa forma, ao longo das gerações, a seleção natural irá conduzir a uma mudança contínua e gradual das populações, inclusive com a formação de novas espécies.

Figura 10. A sequência lógica da evolução por seleção natural. Um diálogo imaginado de seus autores originais - Alfred Russel Wallace e Charles Darwin.

A seleção natural é um processo contínuo e dependente das condições do ambiente, possuindo o efeito potencial de se acumular na extensão de muitas gerações. Imagine um exemplo da população de borboletas *Heliconius erato*: após muitas gerações, por ação da seleção natural, características benéficas tornam-se cada vez mais prevalentes na descendência dessa população. Isso se deve em virtude de que os organismos com as características selecionadas deixam mais descendentes do que indivíduos que não têm essas características. Se esse processo ocorre em uma direção

– digamos, indivíduos com determinada coloração vantajosa no ambiente populacional –, em cada geração haverá a tendência de os indivíduos da população que possuem essa coloração contribuírem com uma maior descendência; isso ocasiona uma mudança gradual, geração após geração, na coloração dos indivíduos em direção ao tipo mais adaptado ao contexto ecológico. A mudança na proporção de indivíduos com coloração mais vantajosa na população é um tipo de mudança evolutiva.

Para ilustrar esse exemplo de seleção natural, observe a figura abaixo:

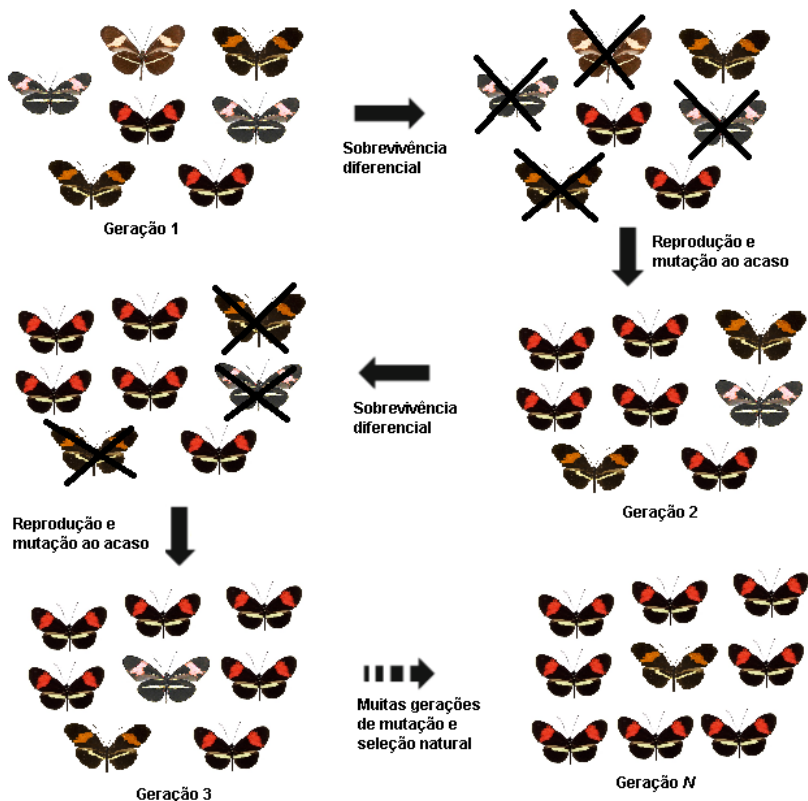


Figura 11. Encontramos na primeira geração de uma população de *Heliconius erato* indivíduos que possuem diferentes tonalidades de bandas avermelhadas na asa. Imagine que no ambiente em que os indivíduos dessa população vivem há uma sobrevivência diferencial com relação a essa característica, pois indivíduos com a cor mais avermelhada

sinalizam com mais eficiência aos seus predadores que eles são impalatáveis. Com o passar das gerações, ocorrendo reprodução dos organismos e surgimento de mutações ao acaso, as variações de coloração dessas bandas são originadas em uma proporção quase igual. No entanto, como há uma proporção maior de sobrevivência e reprodução de indivíduos com a banda mais avermelhada, após muitas gerações, essa população será composta predominantemente por indivíduos dessa cor.

Uma questão fundamental que você deve ter reparado é que a seleção natural depende do ambiente, o qual determina os indivíduos em uma população que possuem mais chances de sobreviver e reproduzir. Contudo, não podemos pensar que o meio ambiente é uma “peneira” que determina passivamente aquelas formas que conseguem sobreviver nas populações ao longo do tempo. O ambiente está em constante transformação, o que ocasiona mudanças nas pressões seletivas ao longo do tempo. Através de suas atividades no ambiente, os organismos também podem transformar as pressões da seleção natural, alterando a dinâmica evolutiva. Por exemplo, inúmeros animais fabricam ninhos, tocas, buracos, teias e pupas; as plantas alteram os níveis de gases atmosféricos e modificam os ciclos de nutrientes; fungos e bactérias decompõem a matéria orgânica e podem fixar nutrientes. Ao modificar o seu ambiente, os organismos mudam a seleção natural que atua na sua própria população e nos organismos vizinhos.

Como o contexto ecológico determina a seleção natural, podemos afirmar que esse mecanismo não tem “planos”. Não existiu qualquer forma de finalidade para a evolução da inteligência humana. Se há mudança evolutiva em uma espécie, ela depende do contexto ecológico, que pode ser modificado pela própria atividade dos organismos. A seleção natural também não é “ao acaso”, pois ela é direcionada pela pressão do ambiente. Além da seleção natural, há outras formas de mudanças evolutivas nas populações. Ao menos mais duas delas são conhecidas, além da

seleção natural e mutação: as **migrações** e a **deriva genética**². As migrações podem provocar mudanças nas populações, pois alguns indivíduos migrantes podem se juntar com uma população distinta, fazendo com que a frequência de características na população que recebe os migrantes se modifique. Lembre-se, são as populações que evoluem, não os organismos!

A deriva genética está envolvida com um efeito bem diferente. Em cada geração, alguns indivíduos podem, apenas por acaso, deixar alguns descendentes a mais que outros indivíduos. Esses indivíduos geram mais descendente por “sorte”, não necessariamente determinados pelo contexto ecológico. Isso, em resumo, é o que chamamos de “deriva genética”. Acontece com todas as populações, mas aquelas de tamanho reduzido estão mais sujeitas aos caprichos do acaso, como em contextos de desastres naturais, que reduzem drasticamente a população, podendo fixar alelos ao acaso devido à perda de variabilidade genética.

Em resumo, portanto, a evolução das populações ao longo do tempo ocorre por meio das mutações, seleção natural, deriva genética e migração.

E se pudéssemos retornar a história da vida?

A seleção natural é um processo que atua sistematicamente, adaptando as populações a seus ambientes prevaletentes. Mas nem tudo é determinista na evolução. A seleção natural requer variação hereditária gerada por mutação aleatória e mesmo aquelas características selecionadas podem ser perdidas

² Nesse ponto é importante fazer uma ressalva em relação ao que consideramos como processo ou mecanismo evolutivo. Os quatro processos descritos no texto são eminentemente populacionais, o nível de organização biológica mais estudado pela Biologia Evolutiva. No entanto, alguns autores sugerem que mecanismos evolutivos também ocorrem no nível do indivíduo (veja os Capítulos 7 e 8, sobre Epigenética e Evo-Devo) e no nível de espécie (veja o Capítulo 1, sobre Paleontologia e Evolução). De qualquer forma, para que esses mecanismos tenham relevância evolutiva, eles precisam integrar a dinâmica populacional. Para mais detalhes sobre os mecanismos evolutivos, consulte o capítulo 20.

por deriva genética, de natureza aleatória. Por isso, os processos deterministas e indeterministas se entrelaçam ao longo do tempo, de tal forma que as alternativas futuras podem estar dependentes da história prévia de uma população em evolução.

O paleontólogo Stephen Jay Gould certa vez afirmou que essas contingências históricas fazem da evolução, em grande parte, imprevisível. Assim, Gould argumentou que a contingência torna a evolução fundamentalmente peculiar e imprevisível, sugerindo que se repetíssemos a história da vida a partir de algum ponto no passado distante teríamos um mundo vivo muito diferente do que vemos hoje.

Talvez essa não seja uma boa ideia, pois a chance de nossa espécie estar aqui – ao menos do jeito que a conhecemos – seria remota!

Conclusão

Neste capítulo, vimos que as filogenias são ferramentas gráficas que enriquecem nosso entendimento da história evolutiva. Em um primeiro nível, elas fornecem relações de parentescos entre as espécies. Essas comparações também permitem estimar o tempo que passou desde que duas linhagens se separaram do seu ancestral comum mais recente. Além disso, não podemos nos esquecer de que as filogenias também representam as populações biológicas modificando-se ao longo do tempo. Os principais fatores que determinam essas modificações foram discutidos ao longo do capítulo. Esse texto, bem como a sua abordagem que integra relações de parentesco, processos evolutivos e tempo profundo, podem ser usados como uma ferramenta didática para ensinar evolução no ensino médio.

Referências

Gregory, T.R. Understanding evolutionary trees. *Evolution: Education and Outreach*, p. 121-137, 2008.

Baum, D. Reading a Phylogenetic Tree: The Meaning of Monophyletic Groups. *Nature Education*, 2008.

SIMULAÇÃO DE MECANISMOS EVOLUTIVOS NO POPG: UM ROTEIRO DE AULA

André Luis Klein

Introdução

Este capítulo foi elaborado a partir de um roteiro de aulas práticas para simulação de mecanismos evolutivos através do software *PopG*. O retorno positivo de sua aplicação com alunos de Ciências Biológicas da UFRGS ao longo dos últimos cinco anos gerou a intenção de difundi-lo para professores de outros cursos e instituições. O conteúdo foi pensado para disciplinas de genética e evolução em nível de graduação. Acredito, no entanto, que professores do ensino médio também poderão considera-lo útil se fizerem os ajustes que julgarem necessários.

Parte-se do pressuposto de que esta atividade será realizada após aulas teóricas sobre *mutação*, *deriva*, *seleção* e *migração*. De qualquer forma, na segunda seção, abaixo, você encontrará uma breve apresentação destes conceitos para, então, na terceira seção, orientar-se sobre a realização da atividade propriamente dita.

No material suplementar (disponível para download em www.editorafi.org/24obiologia) estão o Roteiro de aula, o qual consiste em um texto introdutório para os alunos seguido das simulações que os mesmos devem realizar, e as Respostas de apoio para o professor. Estas respostas estão divididas em descrição (o padrão gráfico resultante da simulação) e explicação (a interpretação do padrão resultante à luz da teoria subjacente)

Mecanismos evolutivos

Mutação

Imagine uma dada espécie em que o número de indivíduos da população fosse infinito. Como assim? Tudo bem, o infinito é mesmo difícil de ser imaginado. Para efeitos práticos, então, suponha que não haja limites para a multiplicação de indivíduos nesta espécie. Não falta espaço nem qualquer outro tipo de recurso. Todos conseguem se reproduzir de forma bem sucedida e quaisquer diferenças no tamanho de suas proles, por nascimento ou mortalidade, não acarretam em efeitos significativos sobre as frequências alélicas da população. Podemos dizer, então, que esta população seria infinitamente grande. Neste cenário, há evolução? Sim, ela pode ocorrer, mas o único mecanismo para alterações significativas na composição alélica da população é a mutação (Figura 1A); ou seja, qualquer alteração no material genético que, para efeitos evolutivos, deve ser hereditariamente transmitida. Algumas mutações podem ocorrer com mais frequência do que outras ou serem mais estáveis e, assim, alterarem as frequências dos alelos.

Deriva

Agora imagine que este “mundo imaginário” ganhou limites. Não há mais espaço para todos. Também não há alimento e água para todos; em resumo, todo recurso é limitado. A consequência mais imediata provavelmente seria o acaso ganhando visibilidade. Existem processos aleatórios intrínsecos à reprodução sexuada: *recombinação* de alelos pela segregação independente dos cromossomos ou através de *crossing over* – ambos ocorrendo durante a meiose, na formação dos gametas – e a fertilização aleatória, ou seja, o “sorteio” dentre os diversos gametas formados para definir quais darão origem ao zigoto. Estas

fontes intrínsecas de acaso se manifestam em nível populacional como flutuações nas frequências alélicas. Outras possíveis fontes de acaso são a mortalidade e a reprodução “por sorte ou azar”, o que também pode ser denominado **erro de amostragem** – quando uma parcela da população não representa bem a composição da população original. Isto ocorre quando as mortes precoces (antes da reprodução) e o sucesso em se reproduzir não são correlacionadas com características hereditárias. Um incêndio que exterminasse todos os indivíduos que estão ao norte ao longo de sua distribuição, por exemplo, estaria eliminando uma amostra aleatória do *pool* gênico da população (os indivíduos que “por azar” se encontravam mais ao norte). O efeito destas e outras possíveis fontes de acaso na constituição das gerações sucessivas de uma população é denominado *deriva* (Figura 1B) – uma flutuação aleatória nas frequências dos alelos.

Seleção

Em uma população finita, nem todas as diferenças em sucesso reprodutivo e sobrevivência são casuais. Na verdade, é muito razoável se esperar que algumas características confirmem vantagens ao indivíduo e que, dentre estas características, algumas sejam hereditárias. Esta associação entre variabilidade fenotípica herdável e seu sucesso de perpetuação constitui a **reprodução diferencial**, às vezes também chamada de **sobrevivência diferencial** (embora este segundo termo tenha uma aplicação um pouco mais restrita). Um sinônimo mais comum para esta reprodução diferencial é “seleção” (natural ou artificial). É importante frisar que a seleção age sobre **fenótipos**, uma vez que eles são a interface entre organismo e ambiente e, assim, são eles que podem contribuir positivamente ou negativamente para sua sobrevivência e reprodução. As consequências evolutivas (i.e., hereditárias) desta seleção, no entanto, se dão sobre as frequências **alélicas** da população. Isto não significa, obviamente, que a

evolução não possa resultar também em alterações nas frequências genótípicas e fenótípicas. De fato, o mais comum é que a evolução por seleção resulte na mudança destas três variáveis.

Migração

Populações reais não são apenas finitas, mas também abertas, ou seja, suscetíveis à entrada de novos indivíduos vindos de outras populações, os quais podem alterar as frequências alélicas da população receptora. A mesma condição permite que indivíduos abandonem esta população, processo este que também pode resultar em um *pool* gênico diferente do original. A migração, também conhecida por **fluxo gênico**, portanto, é um quarto mecanismo evolutivo. Vale ressaltar que a entrada de indivíduos só poderá ter consequências evolutivas se for sucedida pela reprodução dos mesmos. Caso contrário, os alelos trazidos pelo imigrante morrerão com ele e não se perpetuarão (de modo análogo, a mortalidade diferencial só tem efeitos seletivos se impedir a reprodução dos indivíduos). A migração, ou fluxo gênico, portanto, é qualquer movimento de genes de uma população para outra.

Considerações gerais

Dentre os quatro mecanismos evolutivos apresentados acima, podemos concluir que apenas dois deles – mutação e migração – podem produzir novidades, ou novas variantes, em uma população. Os outros dois – seleção e deriva – atuam sobre estas variantes, reorganizando-as. Uma terceira fonte de variação (juntamente com a mutação e a migração) é a recombinação decorrente da reprodução sexuada. No entanto, pelo fato da recombinação apenas “embaralhar” as variantes (alelos) já existentes na população ela geralmente não é considerada um mecanismo evolutivo.

Por fim, é importante também mantermos em mente a limitação destes quatro mecanismos como causas da *microevolução*. Se estes mesmos fatores são também as causas mais importantes da *macroevolução* é um assunto que já foi e continua sendo muito debatido na comunidade científica. Deixarei, assim, esta questão em aberto para dedicar o restante do capítulo à nossa atividade didática.

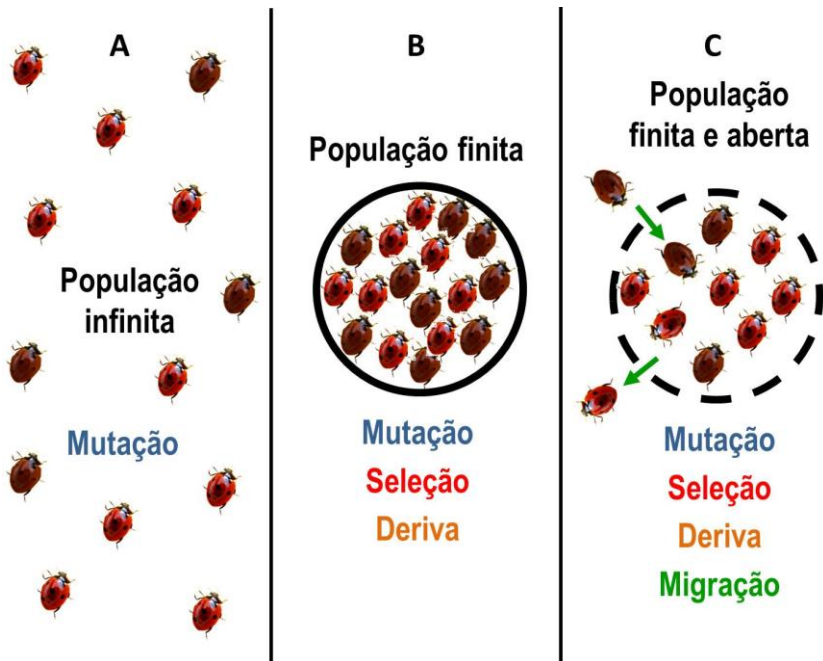


Figura 1. Condi  es populacionais e mecanismos evolutivos derivados destas condi  es. **A:** Em popula  es infinitamente grandes, o   nico mecanismo evolutivo significativo    a muta  o, uma vez que n  o h   qualquer efeito por erro de amostragem nem limita  o de recursos. **B:** O fato dos recursos que uma popula  o utiliza serem limitados faz com que a sobreviv  ncia e reprodu   o diferenciais (sele   o) e os efeitos de "erro de amostragem" (deriva) contribuam para alterar suas frequ  ncias al  licas, atuando, portanto, como mecanismos evolutivos juntamente com a muta  o. **C:** Popula  es reais n  o s  o apenas limitadas (finitas), mas tamb  m abertas, ou seja, suscet  veis    imigra   o e emigra   o de indiv  duos, o que tamb  m pode levar a mudan  as nas suas frequ  ncias al  licas.

Orientações gerais para a realização da atividade¹

Uma vez que os arquivos estejam descompactados no computador, basta acessar o ícone executável (tipo "aplicativo"). Outras orientações sobre funcionamento do programa encontram-se no início dos roteiros a serem entregues aos alunos (próxima seção). Mesmo assim, as Figura 2 e 3, abaixo, exemplificam as configurações de uma simulação e seu resultado, respectivamente.

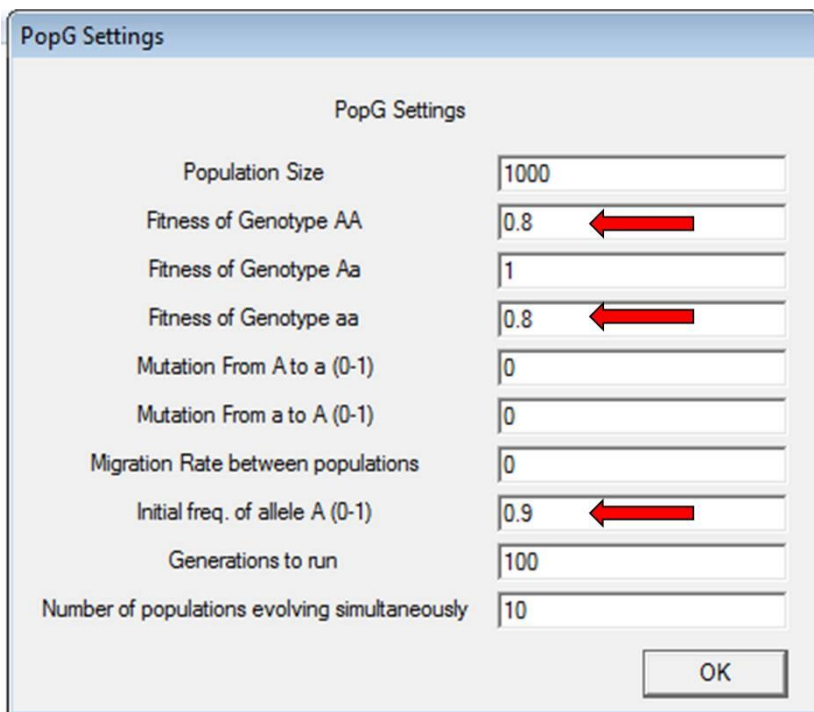


Figura 2. Janela de configurações de simulação do software *PopG*. Na situação acima, foram alterados o valor adaptativo dos indivíduos homozigotos, a fim de se caracterizar um padrão de **seleção favorável ao heterozigoto**, e a frequência inicial do alelo A (setas). Os demais parâmetros permaneceram em sua configuração original. Mais detalhes são explicados no início do roteiro de exercícios (Material suplementar).

¹ O software pode ser baixado gratuitamente através do link abaixo: <http://evolution.gs.washington.edu/popgen>

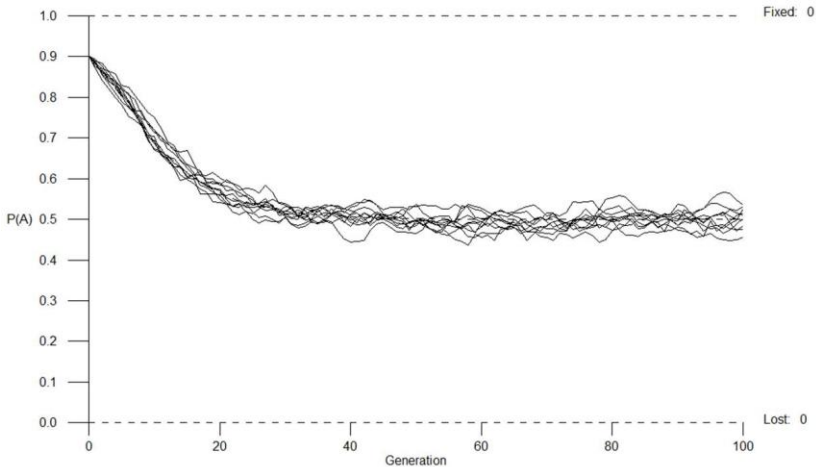


Figura 3. Resultado da simulação configurada conforme a Figura 2. Cada linha representa uma população ao longo de 100 gerações. Percebe-se que a frequência do alelo A (Indicado por “P(A)”, no eixo vertical) decresce até atingir um equilíbrio ao redor de 0,5, típico da **seleção favorável ao heterozigoto** em que ambos os homozigotos possuem o mesmo valor adaptativo. A oscilação da frequência alélica em cada população é o resultado da **deriva**. Mais detalhes são explicados no início do roteiro de exercícios (próxima seção).

Agradecimentos

Gostaria de declarar minha gratidão a três professores-pesquisadores da UFRGS que me auxiliaram e inspiraram muito nos primeiros passos da docência em genética e evolução, permitindo e estimulando, inclusive, a elaboração e aplicação da atividade aqui descrita: Aldo Mellender de Araújo, Eliane Kaltchuk dos Santos e Maríndia Deprá. Muito obrigado!

A BIOLOGIA EVOLUTIVA E A COMPREENSÃO DO MUNDO MICROBIANO

Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga

Introdução

A Microbiologia é o campo das Ciências Biológicas que dedica esforços em estudar e compreender processos que envolvam os micro-organismos. Popularmente designados como “germes” ou “micróbios”, esses organismos constituem boa parte da vida presente em nosso planeta e são responsáveis por inúmeros processos químicos e biológicos que sustentam a existência de outros seres vivos. As constantes mudanças que ocorreram ao longo de bilhões de anos levaram o mundo vivo a uma imensa diversificação desde que a vida se originou em nosso planeta. Em decorrência desses acontecimentos, podemos observar variações tanto na forma dos organismos quanto na maneira como os mesmos interagem com o ambiente. Atualmente, toda essa diversidade costuma ser representada em um diagrama conhecido como “árvore filogenética vida” (Figura 1). Nessa organização, proposta pelo microbiologista Carl Woese, todas as formas de vida celular existentes¹ são agrupadas em três grandes Domínios: *Bacteria*, *Archaea* e *Eukarya* (Woese, Kandler e Wheelis, 1990). Se considerarmos uma definição simples de micro-organismo – como sendo organismos unicelulares e microscópicos –, perceberemos que eles possuem representantes nos três grandes domínios (Madigan et al., 2016). Os domínios *Archaea* e *Bacteria* são essencialmente formados por micro-organismos procarióticos. Já no domínio *Eukarya* eles também aparecem, representados por

¹ Apesar de serem tradicionalmente estudados pela Microbiologia e possuírem grande impacto sobre os seres vivos, os vírus não estão representados em nenhum dos três domínios na árvore da vida. A principal característica que os faz ficar de fora da árvore da vida é que os mesmos não compartilham uma característica fundamental de todos os seres vivos: serem constituídos de uma ou mais células.

protistas e fungos unicelulares. Essa presença ampla nos dá um indicativo da enorme diversidade de formas como se apresentam e da importância dos micro-organismos para a vida na Terra.

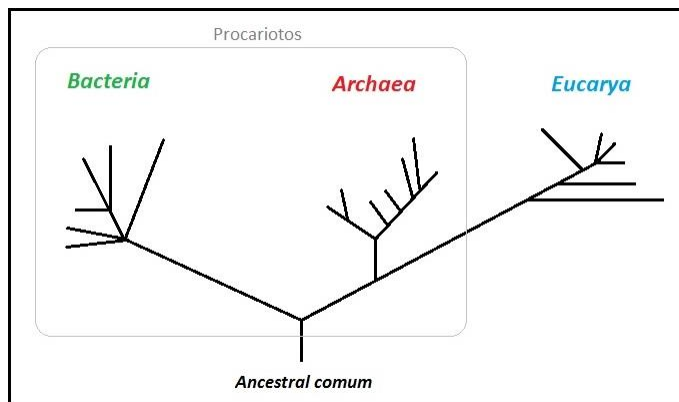


Figura 1. Os três domínios representados na árvore da vida

Apesar da enorme contribuição deles na constituição e manutenção da vida no planeta, ainda é comum que boa parte dos estudantes e também do público em geral associe a Microbiologia a um número limitado de temáticas. Isso acaba constituindo o que denominei aqui de “concepções predominantes sobre microbiologia”. A predominância dessas concepções no imaginário de estudantes e do público se deve, em boa parte, pela maior abordagem de determinados temas no ensino e na mídia. Todavia, também podemos encontrar explicações junto ao próprio surgimento e desenvolvimento da Microbiologia como ciência. Abaixo são apresentadas duas dessas concepções predominantes, seguida de uma terceira. Essa última aborda os micro-organismos a partir de princípios de Ecologia e Biologia Evolutiva, os quais argumentarei que devem ocupar papel central no ensino e divulgação da Microbiologia.

Concepção pessimista

Quando perguntamos para alguém quais as primeiras coisas que vêm a sua mente quando ela escuta a palavra “bactéria”, é muito comum que a resposta obtida contenha os termos “sujeira” e/ou “doença”. Essa é uma resposta recorrente no senso-comum do público em geral, mas também entre estudantes (Jones e Rua, 2006). De fato, micro-organismos podem estar presentes em situações envolvendo falta de higiene e podem também estar associados a

O próprio desenvolvimento da Microbiologia como ciência foi impulsionado pela investigação das relações entre micro-organismos e doenças infecciosas. As descobertas foram tão importantes que o final do século XIX é referido como “idade de ouro da Microbiologia”.

doenças. Entretanto, o que denominei aqui de **concepção pessimista da microbiologia** é a prevalência da associação, ou até mesmo a limitação, da presença dos micro-organismos em processos prejudiciais. Se procurarmos as origens dessa associação entre micro-organismos e enfermidades, certamente

encontraremos diversas respostas, que vão desde representações feitas pela mídia até como o tema é abordado nos currículos. Entretanto, uma das respostas a essa questão nos remete diretamente ao desenvolvimento da Microbiologia como ciência. Após o primeiro registro da existência de pequenos “animáculos” em diferentes amostras (Figura 2) analisadas por Antoni Van Leeuwenhoek (1632-1723), ainda no século XVII, a Microbiologia ganhou força principalmente investigando a relação entre os germes e doenças. Na metade do século XIX, a questão de como as doenças infecciosas se disseminavam entre as populações ainda não estava esclarecida. Entre as diversas explicações, uma bastante popular à época era a teoria dos **miasmas**, que seriam originados da matéria em putrefação e se espalhariam pelo ar. As pessoas que entrassem em contato com esse miasma ou “ar ruim” seriam contaminadas por

doenças como a cólera, por exemplo (Karamanou et al., 2012). Contudo, alguns cientistas discordavam dessa teoria e acreditavam que, na realidade, as doenças infecciosas eram causadas por organismos vivos, os quais poderiam se espalhar pelo ar e pela água, contaminando outras pessoas. Essa segunda explicação ficou conhecida como **“Teoria dos Germes”** e foi defendida por cientistas importantes no final do século XIX (ver na próxima seção). Sendo assim, boa parte dos estudos com micro-organismos nessa época envolviam a solução dos mistérios das doenças contagiosas. Apesar do foco demasiado na relação entre micro-organismo e doenças, é indiscutível que esse período da história foi fundamental para desenvolver a Microbiologia como um novo campo da ciência.



Figura 2. A) Retrato de Antoni Van Leeuwenhoek; B) As primeiras representações de bactérias feitas por Leeuwenhoek, enviadas à Royal Society de Londres ainda no século XVII. C) Leveduras representadas por Leeuwenhoek, em 1680. Fonte das imagens: Wikimedia Commons.

Concepção utilitarista/antropocêntrica

A utilização de micro-organismos em vários processos é realizada há milênios pela humanidade, mesmo antes de termos

qualquer ideia de sua existência na Terra. Os registros da produção de alimentos fermentados, como pães, vinhos e cervejas, são muito antigos e se confundem com a própria história das populações humanas (Madigan et al., 2016). Após a descoberta do papel fundamental dos seres vivos em processos bioquímicos, o emprego de micro-organismos no campo industrial e de produção se diversificou e aumentou muito. Atualmente, os micro-organismos

A visão antropocêntrica empobrece a real importância dos micro-organismos. O ensino de Microbiologia precisa explorar a existência de bactérias e fungos, para além das suas relações com o homem.

são empregados em variados processos industriais. Podemos encontrá-los na produção de alimentos, bebidas, medicamentos e vacinas. São também fonte de enzimas e usados como “ferramentas de trabalho” por cientistas. Todos esses processos estão inseridos no contexto da Biotecnologia, campo científico que utiliza organismos – ou parte deles

– em processos tecnológicos desenvolvidos pelos seres humanos. Nesse universo de produtores incansáveis é quase impossível não associarmos certos micro-organismos às benesses que produzem. Os lactobacilos ficaram conhecidos como as “bactérias do iogurte”, já as leveduras como fermentadoras competentes. Nesse contexto, valorizar os micro-organismos apenas de acordo com os produtos que os mesmos fornecem ao homem é uma armadilha perigosa. Condicionar a existência de outros seres vivos à sua relação/utilidade com o homem não é exatamente um problema novo nem exclusivamente do mundo microbiano. Na realidade, essa visão antropocêntrica é muito comum no ensino e divulgação das ciências da natureza (Silveira, 2013; Junqueira e Kindel, 2009). Quando estudamos os animais na pré-escola, não é incomum que nos ensinem a classificá-los como úteis ao homem (como cavalos, vacas, galinhas) e não úteis (como aranhas, sapos e borboletas). O que chamei aqui de **concepção utilitarista da microbiologia** é a

extensão dessas visões antropocêntricas ao mundo microbiano. Ou seja, micróbio útil é aquele que fornece algum produto ao ser humano. Longe de ser uma questão inócua ou irrelevante, essa dicotomia entre homem e natureza (geralmente com os interesses humanos em primeiro lugar) é apontada como uma das fontes da nossa relação tão desequilibrada com a natureza (Kortenkamp e Moore, 2001). Particularmente, no caso dos micro-organismos, não se trata de condenar a utilização de fungos e bactérias em processos biotecnológicos que visam à produção de alimentos, medicamentos e outros produtos. A questão central tratada aqui é a tentadora associação de que a existência desses organismos deve ser valorizada somente pelos benefícios que os mesmos podem gerar ao ser humano. Essa visão antropocêntrica empobrece a importância dos micro-organismos, os quais são atores fundamentais para a manutenção da vida na Terra. O ensino de Microbiologia precisa explorar a existência de bactérias e fungos, para além das suas relações com o homem. Os procariotos, domínio que abriga boa parte da vida microbiana, representam uma grande parte da biodiversidade do planeta (Whitman, Coleman e Wiebe, 1998). Além disso, formas de vida semelhantes aos micro-organismos atuais estavam presentes aqui muito antes de qualquer sinal de vida humana. É nesse sentido que uma visão ampla dos processos desenvolvidos pelos micro-organismos, ancorados em uma perspectiva ecológico-evolutiva, deve estar presente no ensino e divulgação da Microbiologia.

Concepção ecológico-evolutiva

As duas últimas visões predominantes apresentadas nos parágrafos anteriores carregam problemas fundamentais. Ora colocam os micro-organismos como grandes vilões causadores de doenças, ora como ferramentas cujo valor da existência está nos produtos que geram. De encontro a essas duas visões, uma abordagem ecológico-evolutiva pode auxiliar na compreensão dos

micro-organismos para além das atividades humanas e fortalecer o papel central deles na manutenção da vida na Terra. A diversidade metabólica das bactérias as torna extremamente versáteis na realização de reações químicas complexas e é um bom exemplo.

Uma das características que torna as bactérias um grupo de seres vivos muito interessante é a maneira como elas metabolizam os nutrientes. Apesar de similares fisicamente, as diferentes espécies bacterianas são capazes de realizar reações bioquímicas bastante incomuns. Existem bactérias capazes de

A abordagem ecológico-evolutiva pode auxiliar na compreensão dos micro-organismos para além das atividades humanas e fortalecer o papel central deles na manutenção da vida na Terra.

realizar reações químicas envolvendo energia luminosa, metano, enxofre e até ouro. Essa característica permite a aplicação das bactérias em muitos processos industriais, mas é consequência, via de regra, das relações ecológicas que moldaram o processo evolutivo de determinadas espécies em seu *habitat*. Claro que todos esses processos, quando incorporados

pela Biotecnologia, podem ser estimulados e aprimorados. Se pensarmos em um fungo que seja utilizado para a obtenção de medicamentos (como os antibióticos), o mesmo pode ser visto como extremamente útil para uma indústria farmacêutica.

Contudo, as razões iniciais pelas quais ele produz determinado composto químico estão muito longe das fábricas. Em seu contexto natural, os micro-organismos interagem com outros seres vivos e estresses abióticos, aos quais acabam respondendo de diversas maneiras. Algumas dessas respostas envolvem a produção de antibióticos, de pigmentos, de toxinas e outros compostos químicos que, de alguma maneira, podem favorecê-los em determinado contexto (Dethlefsen, Mcfall-Ngai e Relman, 2007). Nem mesmo o processo de patogênese – desenvolvido pelas bactérias que causam doenças – pode ser desvinculado de uma

perspectiva evolutiva. Alguns micro-organismos são tão bem-sucedidos em causar doenças que podemos ser levados a pensar que eles realmente surgiram com essa finalidade. Porém, um olhar mais atento sobre os detalhes da relação entre um parasita e um hospedeiro rapidamente desfaz esse equívoco. No caso das bactérias, por exemplo, apesar de muitas viverem em relações de simbiose com seus hospedeiros, algumas espécies acabam apresentando características que as tornam prejudiciais em determinado contexto. Para poder causar algum prejuízo a um animal, por exemplo, uma bactéria necessita produzir várias substâncias e desenvolver estratégias que sejam eficazes para subverter as defesas do mesmo. Isso inclui, entre outras coisas, ser capaz de traspasar barreiras físicas, se multiplicar em quantidades adequadas e “enganar” o sistema imunológico de defesa do animal.

Todos esses processos são o produto de ajustes entre a bactéria e o hospedeiro, os quais deixa rastros no material genético dos organismos. Cada vez mais os cientistas defendem que para compreendê-los é preciso se apoiar nos conceitos de Ecologia e Evolução (Jackson et al., 2011). Mas afinal, se os micróbios não existem apenas para causar doenças nem para produzir iogurte, para que eles existem então? Responder o porquê de determinado ser vivo existir ou deixar de existir na Terra é uma tarefa bastante difícil, talvez impossível. No entanto, observando sua ocorrência, seu comportamento e a interação com outras espécies, podemos vislumbrar possíveis relações nas quais um organismo seja indispensável. No caso dos micro-organismos, por exemplo, muitos defenderiam a ideia de que o objetivo de vida desses seres minúsculos é se multiplicar e deixar descendentes. Todavia, entre uma divisão e outra eles realizam inúmeras atividades que desafiam a visão mais simplista que a maioria das pessoas possui.

Nesse sentido, nas próximas seções serão apresentados exemplos de situações que envolvem micro-organismos para além das visões pessimistas ou antropocêntricas. O objetivo principal deste texto é tornar evidente que esses organismos exibem relações

ecológicas complexas e são protagonistas do processo de evolução biológica em curso na Terra. Essas são duas premissas fundamentais para tornar possível o desenvolvimento de uma **concepção ecológico-evolutiva** no ensino e divulgação da Microbiologia.

De indivíduos a comunidades: em busca da complexidade coletiva dos micro-organismos

É bastante comum as pessoas fazerem referência aos micro-organismos como unidades discretas que estão presentes no ambiente de maneira apenas esporádica. Além disso, como discutido anteriormente, não é raro que a constatação da sua presença esteja associada a algum problema ou prejuízo. Porém, se tivermos um pouco mais de intimidade com a Microbiologia logo perceberemos que as bactérias, por exemplo, estão presentes em muitos lugares e raramente vivem sozinhas.

Quando ouvimos alguém dizer: “O meu vizinho foi infectado por uma bactéria”, parece óbvio, para maioria das pessoas, que várias bactérias estão envolvidas nesse processo. Porém, ainda assim, certamente não fica claro a enorme quantidade de células bacterianas e, menos ainda, se essas bactérias presentes na situação em questão eram todas do mesmo “tipo”. O fato de imaginarmos as bactérias como unidades isoladas, responsáveis diretamente por um único processo, pode ter várias origens. Duas dessas possíveis origens serão discutidas brevemente nos parágrafos abaixo e, a seguir, será discutida a importância de compreendermos os micro-organismos como constituintes de comunidades muito complexas.

Uma das principais razões que nos faz pensar nos micro-organismos como seres isolados está relacionada à maneira como a maioria das pessoas são apresentadas a eles na escola. Ao estudarmos os seres vivos na escola, muitas vezes somos apresentados às características gerais de um determinado

organismo ou grupo de organismos como parte do aprendizado. Quando estudamos os mamíferos, por exemplo, aprenderemos uma série de características que nos ajudará a identificar esse grupo, como presença de vértebras, presença de pelos, presença de glândulas mamárias etc. Logo em seguida aprendemos a fazer generalizações e, devido à facilidade em observarmos representantes dos mamíferos na natureza, poderemos inferir várias outras características do grupo. Concluimos que eles geralmente vivem em grupos e que interagem com outros indivíduos de diversas maneiras, cooperam, competem por alimento, entre outras coisas. Todavia, quando se estuda os micro-organismos a situação é um pouco diferente.

Ao estudarmos as bactérias, por exemplo, costuma-se mostrar diversas representações da célula bacteriana e seus constituintes, como a parede celular, as estruturas de locomoção, o formato das células etc. Uma das dificuldades no ensino de Microbiologia é que muitas escolas não possuem equipamentos ou reagentes adequados para visualização de bactérias em situações mais próximas de sua ocorrência natural. Esse fato acaba por dificultar que os estudantes façam generalizações e inferências sobre esse grupo de seres vivos.

Outra questão relevante é o amplo foco no papel prejudicial das bactérias em detrimento de uma abordagem ecológica. Muitas vezes não é ressaltado como aquela célula isolada desenhada na lousa, que representa apenas um indivíduo, interage com as demais que a cercam em seu *habitat*. Analisando o conteúdo de Ecologia, rapidamente perceberemos que a maioria dos exemplos de interações geralmente envolvem organismos macroscópicos, como plantas, animais e alguns fungos. Essa abordagem se justifica até certo ponto, pois pode facilitar a compreensão pelo estudante.

Sendo assim, a incapacidade de visualizar micro-organismos sem o auxílio de instrumentos específicos certamente torna mais difícil fazermos generalizações acerca do modo como eles vivem e interagem na natureza. Esse fato, somado à carência

de uma abordagem da Ecologia Microbiana, pode criar um obstáculo a compreensão da abundância desse grupo ao nosso redor. Uma segunda questão que faz boa parte das pessoas imaginar os micro-organismos como seres isolados ou que vivem em pequenos grupos é de ordem prática e está diretamente relacionada à história dos métodos em microbiologia. Essa questão extrapola o âmbito do ensino básico, pois está relacionada à maneira como a própria pesquisa em microbiologia é realizada. Uma etapa importante para estudarmos um determinado micro-organismo em laboratório é conseguirmos isolá-lo dos demais, para que possamos conhecer melhor suas características. Desse modo, na maioria das situações estamos pesquisando, e também mostrando aos estudantes universitários, micro-organismos em condições artificiais que são muito diferentes daquelas nas quais eles realmente ocorrem na natureza. Essas condições artificiais, na maioria das vezes, são feitas com base no desenvolvimento de **culturas puras** de micro-organismos (ver quadro abaixo).

As culturas puras de Koch

Ainda que possa causar certa confusão sobre o modo de vida de bactérias e fungos na natureza, a introdução das **culturas puras** foi fundamental para o avanço da Microbiologia. A ideia da existência de seres minúsculos, invisíveis aos olhos humanos, pode ter sido aventada há muitos séculos, milênios talvez. Porém, sua confirmação só foi possível no século XVII, mediante a invenção dos primeiros microscópios que, mesmo sendo rudimentares, possibilitaram a descrição desses seres vivos. Mais recentemente, no século XIX, com o aprimoramento dos instrumentos ópticos e impulsionada pelas lacunas existentes na compreensão das causas de doenças infecciosas, a Microbiologia se expandiu de forma acelerada. Cientistas importantes da época, como o químico

francês Louis Pasteur (1822-1895) e o médico alemão Robert Koch (1843-1910), revolucionaram a Ciência e a Medicina.

Nessa época, os estudos envolvendo Microbiologia geralmente eram conduzidos em condições nas quais os micro-organismos estavam submersos em soluções, como líquidos que resultavam dos processos de fermentação ou fluidos corporais de animais portadores de doenças infecciosas. Todavia, esse método de cultivo de micro-organismos em soluções trazia alguns problemas, pois facilitava a mistura de diferentes tipos de bactérias em uma mesma amostra. Estudando o desenvolvimento das doenças infecciosas no final do século XIX, o médico Robert Koch se deu conta que era fundamental obter culturas puras para que fosse possível associar um determinado micro-organismo com uma doença específica. Esse era um dos postulados de Koch, que norteiam até aos dias atuais as pesquisas em Microbiologia envolvendo agentes infecciosos. Para evitar a mistura – ou contaminação com células bacterianas de diferentes tipos –, o médico começou a desenvolver a cultura de bactérias em meios sólidos (Tortora, Funke e Case, 2017). Os primeiros trabalhos de Koch, envolveram o crescimento de células bacterianas de forma isolada umas das outras em meios sólidos bastante simples, como por exemplo, fatias de batata. Com a ajuda de outros cientistas, logo em seguida a técnica foi aprimorada. Passou-se a usar misturas de nutrientes com agentes solidificantes, como gelatina e ágar, que eram depositados em placas redondas de vidro, o que permitia que cada colônia bacteriana presente na amostra crescesse isolada das demais (**Figura 3**). As técnicas desenvolvidas por Koch foram fundamentais para o desenvolvimento da microbiologia e até os dias atuais as utilizamos para estudar diversos micro-organismos em laboratórios ao redor do mundo. Contudo, é preciso deixar claro que essa é uma condição artificial, adotada para facilitar a análise desses organismos.

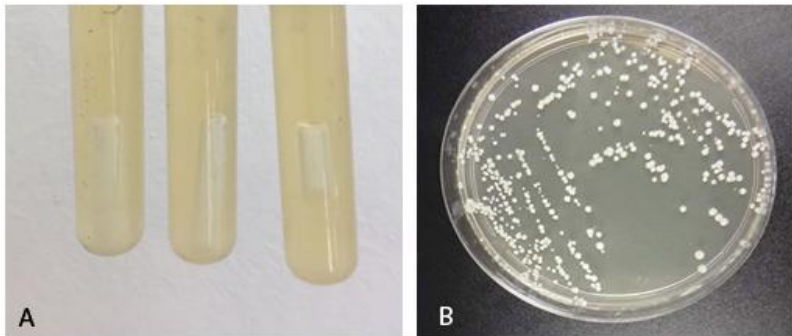


Figura 3. A) bactérias crescendo em tubos de ensaio contendo em meio de cultura líquido. B) bactérias cultivadas em meio de cultura sólido (cada ponto representa uma colônia isolada com milhões de células). Fonte: Laboratório de Biologia do Campus Criciúma, LaBIOCri-IFSC.

Uma das principais características de um micro-organismo é o fato de ser constituído por apenas uma célula, a qual é capaz de viver de forma independente na natureza. Porém, raramente encontraremos os micro-organismos na natureza desse modo, isolados. Comumente, as células microbianas vivem associadas a outras células da mesma espécie, formando populações microbianas. Essas populações também não vivem isoladas, uma vez que interagem com diversas outras populações, ou seja, outros tipos de micro-organismos, que estão ao seu redor, formando organizações complexas denominadas “comunidades microbianas”.

Biofilmes microbianos: a vida em comunidade dos micro-organismos

Os organismos unicelulares apresentam uma grande diversidade de tipos e formas que podem ser encontrados nos mais diversos *habitats*, seja em imensos lagos, seja no interior do corpo

de insetos diminutos. Os avanços na compreensão sobre o mundo microbiano nas últimas duas décadas têm mostrado que a forma mais comum de ocorrência de muitos micro-organismos em seu ambiente natural é formando complexas comunidades denominadas **biofilmes microbianos**.

O estilo de vida baseado na formação de biofilmes tem sido descrito para um número considerável de micro-organismos observados na natureza, incluindo representantes de procariotos

Os biofilmes microbianos são comunidades de micro-organismos aderidas a uma superfície e recobertas por uma matriz extracelular produzida pelos próprios indivíduos da comunidade.

como arqueias (Orell, Fröls e Albers, 2013) ou bactérias (Costerton et al., 1987) e eucariotos, como fungos (Ramage et al., 2009) ou algas (Garcia-meza, Barrangue e Admiraal, 2005). Os avanços no campo da Ecologia Microbiana têm mostrado que, em seu ambiente natural, os biofilmes

microbianos podem conter diversas espécies e, até mesmo, representantes de reinos distintos (Battin et al., 2016).

Os esforços para ampliar essa nova maneira de compreender o mundo microbiano são de fundamental importância não só para a Ecologia, mas também à biologia evolutiva. Os micro-organismos, ainda que cultivados de maneira isolada, têm se mostrado modelos biológicos importantes nos estudos envolvendo genética e evolução nas últimas cinco décadas. Todavia, a realização de estudos evolutivos com biofilmes microbianos possibilita a investigação de processos que ocorrem em níveis mais complexos do que se pode estudar no nível do indivíduo. Esses estudos envolvem a evolução da cooperação, da competição, a origem da multicelularidade e outros diversos aspectos de comportamentos sociais antes somente investigados em macro-organismos.

Uma vez que o modo de vida formando biofilmes parece ser amplamente encontrado nos mais diversos ambientes na natureza, um dos primeiros questionamentos que podemos fazer é: por que organismos unicelulares, como as bactérias, abrem mão da individualidade e optam por viver em biofilmes? Apesar das razões que levam as bactérias a exibir esse comportamento serem diversas, boa parte das explicações dadas pelos cientistas ressalta um ponto em comum: as vantagens de sobrevivência e reprodução que essa condição proporciona. De maneira bastante resumida, a formação de um biofilme envolve as seguintes etapas: a) adesão de células de vida livre a uma superfície; b) secreção de uma matriz extracelular; c) multiplicação e maturação do biofilme; d) dispersão (Figura 4). Uma vez formado, o biofilme apresenta uma arquitetura bastante complexa. Uma característica importante é a presença de uma substância pegajosa denominada “matriz extracelular”, que é formada por açúcares, proteínas e DNA, que são produtos do metabolismo das próprias bactérias. É justamente a presença dessa matriz que pode explicar muitas vantagens de sobrevivência de uma célula dentro de um biofilme, o que o torna uma escolha evolutivamente mais vantajosa.

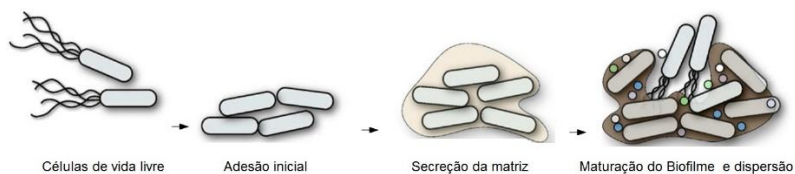


Figura 4. Etapas da formação de um biofilme microbiano. A matriz secretada pela comunidade é representada ao redor das células. Modificado de Cava e colaboradores (2011).

Bactérias organizadas na forma de biofilmes são muito mais resistentes ao tratamento com antibióticos do que células solitárias. Os agentes químicos sanitizantes, comumente usados pelas indústrias, também parecem ter efeito reduzido sobre os

biofilmes (Costerton, Stewart e Greenberg, 1999). Essa dificuldade em combater os biofilmes os torna um problema tanto para saúde pública quanto para as indústrias. Parte dessa resistência aumentada tem sido atribuída à barreira física gerada pela matriz extracelular do biofilme, que dificulta a penetração dos agentes químicos e permite a sobrevivência de células na camada mais interna do mesmo (Mah e O'toole, 2001). Possuir esse “escudo” protetor parece ser bem vantajoso, uma vez que na natureza as bactérias estão sujeitas a diversos agentes antibióticos produzidos naturalmente por outros micro-organismos competidores e também a compostos químicos tóxicos presentes em ambientes hostis.

Essa mesma matriz extracelular que protege o biofilme das ameaças externas poderia se tornar um grande problema, não fosse a incrível organização das bactérias. Assim como impede a entrada de compostos químicos no biofilme, ela dificulta a chegada e a distribuição dos nutrientes em seu interior. Como esse escudo de açúcares parece ser um sucesso entre as bactérias, uma vez que muitas delas o produzem, alguma solução deve ter aparecido nessas comunidades para minimizar esse problema.

Com o auxílio de imagens de microscopia em 3D, é possível observar que no interior da comunidade microbiana são formados microcanais que servem como vias de conexão entre as regiões do biofilme. Através desses canais as bactérias conseguem compartilhar nutrientes e produtos do seu metabolismo, bem como eliminar substâncias prejudiciais que acabam se acumulando dentro da estrutura. Toda essa intrincada rede funciona como as avenidas que ligam os pontos distantes de uma verdadeira cidade microbiana que precisa de muita organização para ser construída e funcionar corretamente. Como o número de organismos necessários para formar uma comunidade destas é muito grande, chegando a milhões de células, é preciso alguma maneira de organizar todo esse processo. É justamente nesse ponto que a comunicação entre as células bacterianas se torna indispensável.

A comunicação entre os seres vivos é um processo fundamental e tem sido o foco de estudo de muitos biólogos. Para a Biologia Evolutiva, esse fenômeno tem implicações claras, pois muitas vezes está diretamente associado à sobrevivência e à reprodução nas populações. A comunicação sonora e os sinais de alerta emitidos por animais sociais, como ocorre com diversos primatas, são de extrema importância para sobrevivência do grupo frente aos predadores. Em organismos de reprodução sexuada, como anfíbios e aves, por exemplo, as vocalizações e cantos possuem papel fundamental na conquista de parceiros para o acasalamento. A comunicação usando compostos químicos, por sua vez, também é bastante explorada por diversos organismos e é muito evidente em himenópteros sociais, como abelhas, formigas e vespas. Com os micro-organismos que vivem em sociedade não é muito diferente. Comunicar-se parece fundamental.

Falar que os micro-organismos se comunicam através de sinais químicos não é exatamente uma novidade para a maioria das pessoas. A observação de que fungos e bactérias, em um mesmo *habitat*, podem competir e interferir no crescimento um do outro é bastante antiga. Essa interação pode acontecer por meio da produção de antibióticos, a qual é amplamente explorada desde que o inglês Alexander Fleming (1881 -1955) descobriu a **penicilina** na primeira metade do século XX. Descoberta essa que lhe assegurou o prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina, compartilhado com outros dois cientistas da Universidade de Oxford, no ano de 1945. Todavia, a ideia de que células microbianas exibem uma complexa rede de comunicação química que lhes permite não só competir, mas também cooperar e agir de forma coordenada, demorou um pouco mais a surgir. Foi na década de 1970, estudando o fenômeno da bioluminescência, que os primeiros passos foram dados para compreender como a refinada comunicação bacteriana acontece.

A capacidade de um ser vivo produzir luz através de seu metabolismo é um fenômeno intrigante por si só. Todavia, foi a

produção de luz feita por bactérias marinhas da espécie *Vibrio fischeri*, de maneira coordenada e tornando seu brilho muito mais perceptível, que intrigou o grupo do cientista John Hastings (1927-2014). Para desvendar esse mistério, Hastings e seus colaboradores investigaram populações dessas bactérias colocadas para crescer em frascos de vidro no laboratório e observaram os detalhes desse comportamento (Nealson, Platt e Hastings, 1970). Depois de muitos testes, os cientistas suspeitaram que as bactérias poderiam estar se comunicando de alguma forma, fazendo com que todas emitissem luz no momento apropriado. Alguns anos depois foi descoberto que, conforme se multiplicavam e aumentavam em número, as próprias células bacterianas produziam sinalizadores químicos específicos, os quais eram percebidos pelas outras células ao seu redor, fazendo a população emitir luz coordenadamente naquele momento. Hoje já sabemos muito mais sobre os detalhes dessa comunicação presente em diversas espécies de bactérias que recebeu o nome de *Quorum-Sensing* (Fuqua, Winans e Greenberg, 1994).

Os sistemas de *Quorum-Sensing* se baseiam na densidade populacional bacteriana (quórum) e na produção de compostos químicos chamados de “Autoindutores” (AI) pelas próprias células. O aumento no número de células na população aumenta também a quantidade de Autoindutores no ambiente (Figura 5). Quando esses compostos são percebidos pelas demais células ao redor, funcionam como sinalizadores que podem desencadear alterações no funcionamento da população bacteriana de maneira coordenada. As moléculas autoindutoras estão envolvidas na regulação da expressão de genes que coordenam processos diversos realizados pelas bactérias como a emissão de luz no caso de *Vibrio fischeri* (Camilli e Bassler, 2006).

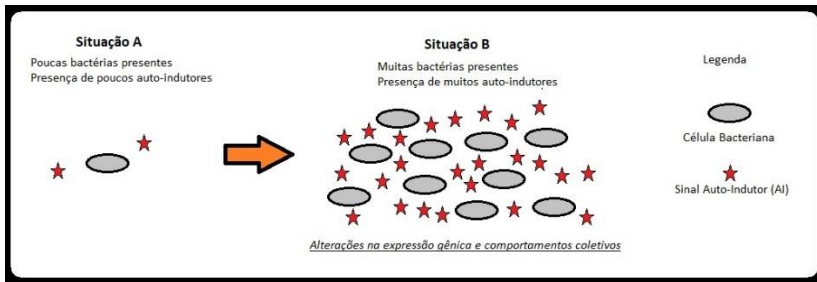


Figura 5. Comunicação bacteriana pelo *Quorum-Sensing*. A) O baixo número de sinais (AI) indica uma situação com poucas bactérias. B) O aumento dos sinais (AI) indica uma população numerosa e pode ativar a expressão e genes específicos.

O papel desses sistemas de comunicação tem sido bastante investigado tanto na formação quanto na manutenção dos biofilmes bacterianos. O *Quorum-sensing* permite que as bactérias façam uma estimativa do número de células presentes na comunidade de forma indireta, por meio dos compostos químicos. Ter essa informação pode ser vantajoso em algumas situações. Se uma bactéria patogênica produzir alguma toxina que auxilie na infecção e colonização de seu hospedeiro isoladamente, provavelmente o efeito de sua investida será muito pequeno. Entretanto, se a toxina for produzida por um número grande de bactérias, de maneira coordenada, o processo poderá ser mais efetivo. Por outro lado, o *Quorum-Sensing* pode sinalizar um decréscimo no número de células em um biofilme microbiano, o que pode estar ocorrendo porque as condições da vida em comunidade estão menos vantajosas devido à escassez de nutrientes, por exemplo. Percebendo esse sinal, as bactérias podem alterar seu comportamento e deixar o biofilme para voltar a forma de vida solitária e colonizar outro local.

Esses são apenas alguns exemplos de comportamentos coordenados e complexos que biofilmes bacterianos exibem, muitos deles diretamente relacionados ao sucesso na reprodução e sobrevivência de suas populações. Sendo assim, perceber que os micro-organismos formam comunidades complexas na natureza, compreender seus sofisticados comportamentos sociais, bem como

a implicância dos mesmos na sua sobrevivência, é fundamental para o desenvolvimento de uma **concepção ecológico-evolutiva** da Microbiologia.

Endossimbiose: o papel central dos procariotos na evolução da vida, do passado ao presente

Uma questão central na Biologia é a relevância dos micro-organismos na manutenção de diversos processos necessários à vida na Terra. A própria origem da vida em nosso planeta, um dos temas mais polêmicos na ciência, encontra nas formas de vida similares aos micro-organismos os principais candidatos a protagonistas desse evento. Sendo assim, muitos consideram a Terra um planeta essencialmente microbiano, uma vez que a presença dos organismos unicelulares é predominante na maior parte dos quase 5 bilhões de anos de existência da mesma.

Apesar de não ser uma ideia óbvia para grande maioria das pessoas, a presença de microrganismos espalhados pelo planeta em diferentes *habitats* está associada aos papéis ecológicos fundamentais que os mesmos desempenham. Avanços significativos em pesquisas que podem ajudar a combater uma

concepção pessimista sobre a microbiologia foram feitos na última década. Parte desses avanços vem de iniciativas como o Projeto Microbioma Humano (<http://www.hmpdacc.org/>) e o Projeto Microbioma da Terra (<http://www.earthmicrobiome.org>

A história evolutiva de diversas espécies, inclusive a nossa, revela as marcas das associações com organismos procarióticos no passado.

/), os quais procuram mapear e identificar os micro-organismos presentes no corpo humano e no ambiente, respectivamente. Esses projetos envolvem diversos centros de pesquisa que utilizam tecnologias de Biologia Molecular de última geração para coletar dados sobre a presença microbiana em grande escala. Uma das

descobertas mais fascinantes desses estudos é que o corpo humano abriga uma comunidade de bactérias muito diversa e que os diferentes tipos de bactérias se revezam em quantidade, desde o início até o fim da vida (Yatsunencko et al., 2012). Outra conquista importante desses projetos é fornecer evidências que os micro-organismos são muito abundantes no planeta e interagem com muitos outros seres vivos sem lhes causar dano algum, podendo muitas vezes trazer-lhes benefícios.

A interação entre organismos distintos é um tema muito interessante, que atrai a atenção de naturalistas e biólogos há séculos. Como mencionado anteriormente, o estudo da Ecologia nos mostra inúmeras interações entre seres vivos, porém boa parte dos exemplos envolve macro-organismos, como animais e plantas. Não menos importante é a utilização de exemplos envolvendo micro-organismos nos mais variados tipos de interações, pois dessa forma podemos estimular uma **concepção ecológico-evolutiva** apropriada para compreender o mundo microbiano.

Se há algum grupo que interage com todos os seres vivos existentes no mundo, esse grupo certamente é o dos micro-organismos. Como sabemos, essas interações podem sim ter caráter patogênico ou parasítico, mas na maioria dos casos, parecem ser benéficas. Estudar a diversidade de relações existentes entre as bactérias e os outros seres vivos – e a forma como elas modificam a história de vida de seus hospedeiros – é fascinante. A nossa própria história evolutiva demonstra relações extremamente íntimas entre nossos longínquos ancestrais e esses procariotos.

As nossas células e as de todos outros organismos nucleados atualmente existentes, os quais convencionamos chamar de “eucariotos”, carregam em seu interior as marcas das remotas interações ecológicas que as células primitivas estabeleciam no passado. A célula eucariótica moderna é bastante complexa e apresenta diversas compartimentalizações em seu citoplasma – chamadas “organelas” –, que auxiliam na execução das funções biológicas. Uma dessas organelas é a mitocôndria, a qual

desempenha o papel de uma usina geradora de energia na forma de ATP dentro das células eucarióticas. É através das reações químicas que ocorrem no interior das mitocôndrias que as nossas células retiram a energia de compostos como os carboidratos e depois a utilizam para poder executar funções importantes do ciclo celular. Uma outra organela, presente apenas em alguns eucariotos, é o cloroplasto. Ele é encontrado somente nas células dos organismos que fazem fotossíntese, ou seja, que capturam a energia da luz e a utilizam para produzir compostos orgânicos ricos em energia, que serão utilizados posteriormente no metabolismo celular. Essas duas organelas são de primordial importância para compreendermos a história evolutiva das células eucarióticas e como as interações entre organismos podem mudar a história da vida na Terra. O surgimento dos organismos eucarióticos é considerado uma das grandes transições evolutivas ocorridas na história da vida na Terra e um tema central nas pesquisas sobre a diversificação dos seres vivos. Parte da explicação para o surgimento dessas células envolve a hipótese de que estruturas complexas, como as mitocôndrias e cloroplastos, resultam de eventos de associação entre organismos diferentes. Essas organelas teriam sua origem relacionada a pequenas células procarióticas primitivas que se associaram a outras células maiores no passado e, posteriormente, ficaram aprisionadas no seu interior. Com o passar do tempo, a relação entre as duas células se tornou tão íntima que elas acabaram se tornando partes de um único organismo.

O processo citado no parágrafo anterior descreve em linhas gerais a ideia presente na chamada **Teoria da Endossimbiose**, a qual propõe que todas as células eucarióticas existentes carregam vestígios de um “ancestral bacteriano” em seu interior.



Figura 6. A bióloga norte-americana Lynn Margulis (1938-2011), conhecida por pesquisar e popularizar o processo de Endossimbiose.

Ela recebeu esse nome, pois faz referência a uma associação entre dois organismos de espécies distintas (referida como “simbiose”), na qual um dos organismos encontra-se no interior das células do seu hospedeiro (daí o prefixo “endo”). Apesar de a ideia ter sido discutida anteriormente, foi apenas na segunda metade do século XX que essa proposta se expandiu no meio científico. No final dos anos 1960, a bióloga norte-americana Lynn Margulis (1938-2011) estudou em detalhes a estrutura e a divisão das células de organismos eucarióticos e apresentou hipóteses nas quais o surgimento das células eucarióticas estava diretamente relacionado a esses processos de simbiose com células procarióticas (Figura 6). Margulis argumentou sobre as possíveis etapas desses eventos, os quais teriam ocorrido há aproximadamente 2 bilhões de anos em função de grandes mudanças atmosféricas, como a crescente presença de oxigênio na

atmosfera terrestre (Sagan, 1967). Essa proposta revolucionária incluía outros tópicos e, apesar da extensa apresentação de evidências, foi vista com ressalva pela comunidade científica na época.

Para a Biologia Evolutiva, em particular, a Teoria da Endossimbiose era desafiadora porque mostrava uma outra forma pela qual podem surgir novos grupos de organismos, a simbiogênese, que diferia muito da ideia predominante de descendência com modificações ocorrendo lenta e gradualmente.

De Margulis até hoje muitas coisas avançaram, inclusive o nosso conhecimento sobre a origem e evolução das organelas eucarióticas. A hipótese da endossimbiose, antes vista com desconfiança, teve suas bases e evidências ampliadas e é hoje uma teoria amplamente aceita na comunidade científica. Mas afinal,

Segundo a Teoria da Endossimbiose, organelas como cloroplastos e mitocôndrias tem sua origem relacionada a células procarióticas de vida livre do passado.

quais serão as principais evidências que fizeram os cientistas suspeitar que a mitocôndria e o cloroplasto são, na realidade, descendentes modernos de bactérias primitivas?

Bem, as primeiras observações foram relacionadas às funções que essas organelas executam e como elas ocorrem nas células eucarióticas. A geração de energia na forma de **ATP** executada pelas mitocôndrias, bem como a fotossíntese realizada pelos cloroplastos, são processos bioquímicos muito similares aos realizados por determinados tipos de bactérias atuais. Outra observação importante foi a capacidade dessas organelas de se multiplicar de forma independente dentro da célula, gerando várias cópias de si mesmas. A investigação dessa aparente autonomia das organelas levou pesquisadores a suspeitarem que, para regular todo esse processo, seria necessário a presença um de material genético (DNA) próprio, o que foi comprovado ainda nos anos 1960 (Nass, Nass e Afzelius, 1965).

Ponto positivo para a endossimbiose, pois se um dia essas organelas foram bactérias de vida livre, elas deveriam ter a capacidade de se reproduzir e possuir DNA, para poder repassar suas características para os descendentes.

Logo em seguida, percebeu-se que o DNA das mitocôndrias, por exemplo, era muito diferente daquele presente no núcleo das células eucarióticas. O DNA mitocondrial é organizado de forma que as extremidades da molécula ficam ligadas, formando um círculo. Isso chamou a atenção porque essa é a mesma maneira como se organiza o DNA das bactérias (Nass,1966). Com o avanço das técnicas de Biologia Molecular nos anos 1970 e 1980, que aprimoraram a identificação de organismos por meio do material genético, não demorou muito para os cientistas descobrirem quais tipos de bactérias estariam envolvidas nessa longa história.

Foi por meio da análise do material genético, procurando por marcadores de identificação (como se fossem as impressões digitais moleculares dos indivíduos), que os cientistas resolveram o mistério e bateram o martelo: as mitocôndrias e os cloroplastos tiveram origem em bactérias primitivas. Eles conseguiram dizer até mesmo com qual grupo de bactérias atuais essas organelas mais se parecem (Andersson et al.,1998; Gray, 2012). Elas provavelmente são primas bem distantes dessas bactérias atuais, uma vez que descenderam do mesmo grupo ancestral de bactérias primitivas.

Os cloroplastos atuais têm características muito similares ao grupo das cianobactérias atuais, podendo ser considerados primos distantes, uma vez que ambos descendem das cianobactérias existentes no passado. Essas cianobactérias do passado são referidas como os primeiros organismos capazes de realizar a fotossíntese, se tornando responsáveis pelo aumento do oxigênio na atmosfera terrestre. Já as mitocôndrias modernas têm sua origem relacionada ao grupo das *Alphaproteobacterias*, que atualmente contam com representantes do gênero *Rickettsia* e

Wolbachia, bactérias que gostam muito de invadir e viver no interior de células de outros organismos (Gray, 2012).

Seria mera coincidência? Os cientistas acham que não. Eles argumentam que grupos atuais de bactérias parasitas intracelulares como as *Rickettsias* apresentam **genomas** bastante reduzidos em consequência das relações parasita-hospedeiro estabelecidas com as células que invadem. Com base nisso, eles acreditam que as mitocôndrias também sofreram processos similares ao longo de bilhões de anos. Essas adaptações que as mitocôndrias sofreram resultaram em uma relação obrigatória com as células eucarióticas.

Você deve estar se perguntando: mas isso é assim para todas as células? Mesmo um jacaré aqui no Brasil e um mosquito lá no Japão possuem essas tais bactérias primitivas interiores? Via de regra sim. A Biologia Evolutiva atual trabalha com a ideia de

As bactérias do gênero *Wolbachia* são provavelmente os endossimbiontes mais abundantes da Terra. A sua capacidade de manipular a reprodução dos insetos em benefício próprio é bem conhecida e amplamente descrita.

ancestralidade comum para a vida na Terra. Isso quer dizer que todos os seres vivos possuem alguma relação de parentesco, ainda que os mesmos tenham se separado há bilhões de anos. Sendo assim, algumas características que eram dos nossos antepassados mais remotos

estão presentes em seres vivos muito diferentes, como jacarés e mosquitos. Um bom exemplo disso é a molécula de DNA, que está presente em todos os seres vivos da Terra, inclusive em procariotos, como as bactérias e as arqueias.

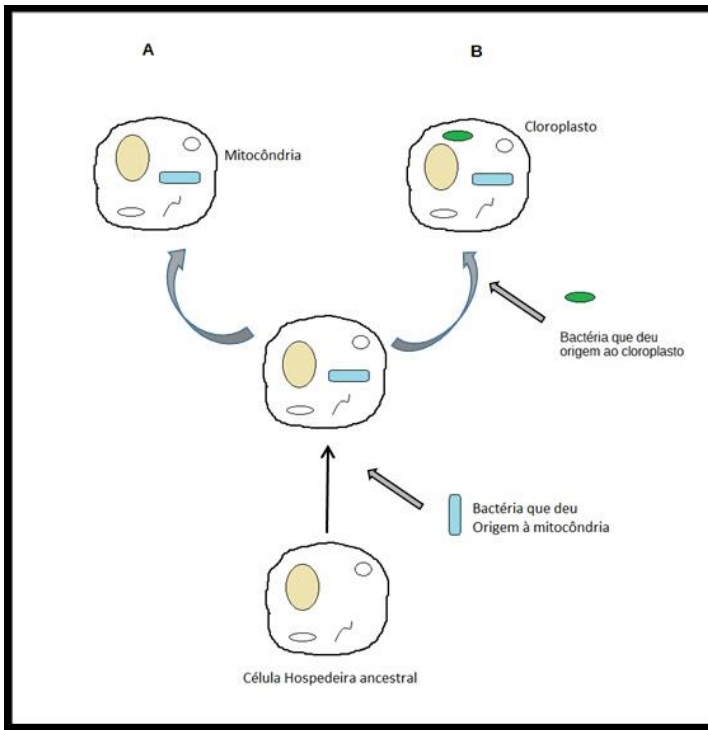


Figura 7. Ordem dos eventos de endossimbiose que gerou organismos heterotróficos (como animais em A) e fotossintetizantes (como plantas em B).

O evento de simbiose que originou as mitocôndrias ocorreu apenas com parte desses seres vivos que existiam no passado, os quais atualmente formam a Divisão *Eukarya*. Dentro dessa divisão de seres vivos, um grupo sofreu um segundo evento de simbiose mais recente, o qual originou os cloroplastos. Sendo assim, esse grupo adquiriu ainda outra organela e deu origem aos organismos fotossintetizantes que conhecemos, hoje, como as plantas e algas. Essa é, atualmente, a explicação mais aceita na Biologia para a ordem dos processos de simbiose (Figura 7). Isso explica porque certos grupos, como o dos animais, possuem apenas mitocôndrias e o grupo das plantas, por exemplo, possuem mitocôndrias e cloroplastos.

Quando estamos falando de eventos do passado, que ocorreram há bilhões de anos e, principalmente, que envolveram seres vivos, nada é tão simples assim. Essas associações endossimbióticas entre células invasoras e hospedeiras devem ter ocorrido em diversos momentos diferentes no passado e ainda há muito a investigar sobre eles. O que realmente sabemos é que os eventos que resultaram nas mitocôndrias e nos cloroplastos se estabeleceram e foram muito bem-sucedidos. Esses eventos de endossimbiose, apesar de muito complexos, não parecem ser uma raridade no processo evolutivo, nem no passado, nem no presente.

As bactérias pertencentes a um grupo chamado de *Wolbachia*, aquelas que foram citadas anteriormente, tem muito a nos ensinar sobre evolução e endossimbiose. Elas são encontradas vivendo no interior das células de muitos tipos de artrópodes e são, provavelmente, os endossimbiontes mais abundantes no mundo (Hilgenboecker, 2008). A interação entre as *Wolbachia* e os insetos é uma das mais bem estudadas pelos cientistas. A forma como esses organismos se associam é muito diversa e pode ser facultativa ou obrigatória. As relações ecológicas também variam, podendo ser mutualísticas (envolvendo benefícios a ambos) ou parasíticas (causando algum prejuízo aos insetos). Um fato bem curioso nesse processo é como algumas bactérias desse grupo conseguem manipular a vida dos seus hospedeiros para conseguir benefícios na disseminação dos seus próprios descendentes.

Em muitas espécies de insetos, as *Wolbachia* apresentam uma relação de parasitismo obrigatório e são herdadas verticalmente, ou seja, são passadas de uma geração de insetos para os seus descendentes. Isso acontece porque as bactérias costumam infectar e viver dentro das células reprodutivas desses insetos. Apesar de serem encontradas tanto nas células reprodutivas de machos como de fêmeas, são somente as fêmeas que passam as *Wolbachias* para os descendentes (Werren, Baldo e Clark, 2008). É aí que a história fica interessante.

Vários estudos demonstraram que essas bactérias possuem a incrível capacidade manipular a reprodução dos insetos, fazendo com que o número de fêmeas infectadas e, conseqüentemente, o número de bactérias que pegam “carona” nelas aumente rapidamente na população. Algumas das estratégias das bactérias são induzir a feminização (conversão de embriões de insetos machos em fêmeas), causar a morte de machos e favorecer a reprodução das fêmeas infectadas. Essa última, chamada de Incompatibilidade Citoplasmática (IC), parece ser a manipulação mais comum realizada pelas bactérias, pois é encontrada em muitos grupos de artrópodes (Zug e Hammerstein, 2014). A IC ocorre quando uma fêmea livre da infecção por *Wolbachia* cruza com um macho infectado e os embriões resultantes acabam não se desenvolvendo por problemas na divisão celular. Em contrapartida, as fêmeas infectadas por *Wolbachia* são compatíveis tanto com machos infectados quanto com machos livres da bactéria e todos os filhotes gerados carregarão a bactéria como endossimbionte. Essa é uma estratégia bastante efetiva para a bactéria aumentar o número de insetos infectados na população.

Conforme os exemplos descritos nos últimos parágrafos, é possível notarmos que os organismos unicelulares, comumente denominados de “micróbios”, exibem uma repleta gama de comportamentos complexos e papéis ecológicos indispensáveis. Sendo assim, é possível – e necessário – cada vez mais instigar o interesse de leitores e estudantes pelo mundo microbiano por meio de abordagens ancoradas na Ecologia e na Biologia Evolutiva.

Referências

- ANDERSSON, S. G. et al. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria. *Nature*, v. 396, p. 133–140, 1998.
- BATTIN, T. J. et al. The ecology and biogeochemistry of stream biofilms. *Nature Reviews Microbiology*, v. 14, p. 251–263, 2016.

- CAMILLI, A. e BASSLER, B. L. Bacterial small-molecule signaling pathways. *Science*, v. 311, p. 1113–1116, 2006.
- CAVA, F. et al. Emerging knowledge of regulatory roles of D-amino acids in bacteria. *Cell. Mol. Life Sci.*, v.68, p. 817–831, 2011.
- COSTERTON, J. W. et al. Bacterial Biofilms in Nature and Disease. *Annual Review of Microbiology*, v. 41, p. 435-464, 1987.
- COSTERTON, J. W.; STEWART, P. S.; GREENBERG, E. P. Bacterial biofilms: a common cause of persistent infections. *Science*, v. 284, p.1318–1322, 1999.
- DETHLEFSEN, L.; MCFALL-NGAI, M.; RELMAN, D. A. An ecological and evolutionary perspective on human–microbe mutualism and disease. *Nature* v. 449, p. 811–818, 2007.
- FUQUA, W. C.; WINANS, S.C.; GREENBERG, E.P. Quorum sensing in bacteria: the LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators. *J. Bacteriol.*, v. 176, p. 269–275, 1994.
- GARCIA-MEZA, J.V.; BARRANGUE, C.; ADMIRAAL, W. Biofilm formation by algae as a mechanism for surviving on mine tailings. *Environ. Toxicol. Chem.*, v. 24, p. 573–581, 2005.
- GRAY, M. W. Mitochondrial evolution. *Cold Spring Harbor Perspectives Biology*, 2012;4:a011403. doi: 10.1101/cshperspect.a011403.
- HILGENBOECKER, K. How many species are infected with *Wolbachia*? - A statistical analysis of current data. *FEMS Microbiology Letters*, v. 281, p. 215–220, 2008.
- JACKSON, R. W. et al. Bacterial pathogen evolution: breaking news. *Trends Genet.*, v. 27, p. 32–40, 2011.
- JONES, M. G. e RUA, M. J. Conceptions of Germs: expert to novice understandings of microorganisms. *Electronic Journal of Science Education*, v. 10, p. 1-40, 2006.
- JUNQUEIRA, H. e KINDEL, E. A. I. Leitura e escrita no ensino de ciências e biologia: a visão antropocêntrica. *Cadernos do Aplicação*, v. 22, p. 145 - 161, 2009.

- KARAMANOU, M. et al. From miasmas to germs: a historical approach to theories of infectious disease transmission. *Infez Med.*, v. 20, p.58-62, 2012.
- KORTENKAMP, K. V. e MOORE, C. F. Ecocentrism and anthropocentrism: moral reasoning about ecological commons dilemmas. *Journal of Environmental Psychology*, v. 21, p. 261-272, 2001.
- MADIGAN, M.T. et al. *Microbiologia de Brock*. 14. ed. Porto Alegre: Artmed, 2016.
- MAH, C. T-F. e O'TOOLE, G. A. Mechanisms of biofilm resistance to antimicrobial agents. *Trends Microbiol.*, v. 9, p. 34-39, 2001.
- NASS, M. M. K. The circularity of mitochondrial DNA. *Proc Natl Acad Sci*, v. 56, p. 1215-1222, 1966.
- NASS, M. M. K; NASS, S.; AFZELIUS, B. A. The general occurrence of mitochondrial DNA. *Experimental Cell Research*, v. 37, p. 516-539, 1965.
- NEALSON, K. H.; PLATT, T.; HASTINGS, J. W. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system. *J Bacteriol.*, v.104, p. 313-322, 1970.
- ORELL, A.; FRÖLS, S.; ALBERS, S-V. Archaeal Biofilms: the Great Unexplored. *Annual Review Of Microbiology*, v. 67, p. 337-354, 2013.
- RAMAGE, G. et al. Our current understanding of fungal biofilms. *Crit Rev Microbiol.*, v. 35, p. 340-355, 2009.
- SAGAN, L. *On the origin of mitosing cells*. *J Theor Biol.*, v. 14, p.225-274, 1967.
- SILVEIRA, C. L. *A visão antropocêntrica em uma revista de divulgação científica para crianças*. 2013. 85 f. Monografia - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2013.
- TORTORA, G. J.; FUNKE, B. R.; CASE, C. L. *Microbiologia*. 12. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- WERREN, J. H.; BALDO, L.; CLARK, M. E. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology*, v. 6, p. 741-751, 2008.
- WHITMAN, W. B.; COLEMAN, D. C.; WIEBE, W. J. Prokaryotes: the unseen majority. *Proc. Nat. Acad. Sci*, v. 95, p. 6578-6583, 1998.

- WOESE, C. R.; KANDLER, O.; WHEELIS, M. L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Nat. Acad. Sci*, v. 87, p. 4576–4579, 1990.
- YATSUNENKO, T. et al. Human gut microbiome viewed across age and geography. *Nature*, v. 486, p. 222–227, 2012.
- ZUG, R e HAMMERSTEIN, P. 2014. Bad guys turned nice? A critical assessment of Wolbachia mutualisms in arthropod hosts. *Biological Reviews Cambridge Philosophical Society*, v. 90, p. 89–111, 2015.

SOBRE OS AUTORES E AUTORAS

André Luis Klein

Biólogo e doutor em Ciências (Genética e Biologia Molecular) pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Possui experiência de pesquisa em Genética Ecológica, Etologia e Evolução, com ênfase em mimetismo, coloração protetiva e seleção sexual em lepidópteros e aracnídeos. Atualmente, é professor na Universidade Regional de Blumenau (FURB).

Andrea Paula dos Santos Oliveira Kamensky

Professora da Universidade Federal do ABC, pós-doutora em História da Ciência pelo Centro Simão Mathias da Pontifícia Universidade Católica de São Paulo. Doutora em História Econômica, mestre em História Social e graduada em História pela Universidade de São Paulo.

Camila Leão

Bióloga, graduada pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (2014) e aluna de mestrado em Ecologia na mesma universidade. Atualmente, trabalha com ecologia de populações de aves amazônicas de terra firme. *Site* do grupo de pesquisa: <http://ferrazlab.org/>.

Carolina de Souza Diegues

Bióloga e mestra em Ecologia pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (2012). Tem interesse em Ecologia, especialmente em Ecologia de Populações, com ênfase em Mastozoologia e Biologia da Conservação. Também se interessa por Educação, História e Filosofia da Ciência, especificamente àquelas relacionadas à Teoria da Evolução. Atualmente é professora de Ciências no Ensino Fundamental e de Biologia em curso preparatório pré-vestibular/ENEM, além disso, desenvolve pesquisa no campo de Genética Ecológica.

Claudio Ricardo Martins dos Reis

Biólogo, mestre em Ecologia e doutorando em Filosofia na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Publicou trabalhos em temas como Ecologia, Filosofia da Ciência, Filosofia e História da Biologia e Filosofia Política. Organizou e escreveu um capítulo para o livro “Flora da Bacia do Rio Pelotas: uso e conservação de espécies” (Rolim et al., 2016).

Participou de diversos projetos de extensão com temáticas socioambientais e foi ministrante nas diferentes edições do Curso de Biologia Evolutiva na UFRGS. Suas pesquisas atualmente focam em Filosofia, especialmente Filosofia da Ciência, incluindo a dimensão social do conhecimento científico e o papel apropriado dos valores na produção desse conhecimento.

Daniel Longo Rockenbach

Possui graduação em Ciências Biológicas, licenciatura pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (2010). É professor do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul. Biólogo formal e passional, antropólogo informal e passional, movido pela curiosidade e pela eterna transformação do ser ao seu redor.

Douglas Senna Engelke

Doutor em Neurociências pelo Programa de Pós-Graduação em Neurologia/Neurociências da Universidade Federal de São Paulo. Licenciado em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), em 2009, e técnico em Biotecnologia formado pela Escola Técnica da UFRGS, atual IFRS. Atua principalmente nos seguintes temas: Fisiologia, Psicobiologia, memória e aprendizagem, Neuropsicofarmacologia, dependência química, sistema endocanabinoide, manutenção da memória via PKMzeta, generalização da memória, Ayahuasca, Neuroinflamação, Neuroimunologia, Eletrofisiologia, Patch Clamp.

Fernando Bueno Ferreira Fonseca de Fraga

Licenciado e bacharel em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e técnico em Biotecnologia pela mesma instituição. Atuou como técnico em Biologia na Faculdade de Agronomia da UFRGS e, atualmente, ocupa o cargo de docente do ensino básico técnico e tecnológico no Instituto Federal de Santa Catarina (IFSC). Desde 2008 desenvolve pesquisas e atividades nos campos de Microbiologia e divulgação das ciências.

Flavia Pacheco Alves de Souza

Doutoranda no programa de Evolução e Diversidade da Universidade Federal do ABC, mestra em Ensino, História e Filosofia das Ciências e Matemática pela Universidade Federal do ABC, especialista em educação ambiental pelo Centro Universitário Senac, Rio de Janeiro, e graduada em Ciências Biológicas pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo.

Gilberto Cavalheiro Vieira

Possui graduação em Ciências Biológicas (licenciatura) e é mestre em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Atualmente, cursa doutorado no Programa de Pós-Graduação de Genética e Biologia Molecular na UFRGS. Desenvolve trabalhos nas áreas de Evolução, Genética e Biologia Molecular de invertebrados, com ênfase em Epigenética. Atua, também, como professor de Biologia em cursos preparatórios pré-vestibular/ENEM.

Josmael Corso

Doutorado em Ciências e mestrado em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Tem experiência em Biologia Evolutiva, com ênfase em evolução molecular da produção e percepção da coloração em vertebrados. Possui interesse em ensino de ciências, formação de professores da educação básica, divulgação e história da ciência. Atualmente, é professor substituto junto ao Projeto Amora do Colégio de Aplicação da UFRGS (CAp/UFRGS).

Leonardo Augusto Luvison Araújo

Graduado em Ciências Biológicas e mestre em Genética e Biologia Molecular na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Foi professor substituto de Biologia e Ciências no Colégio de Aplicação da UFRGS, entre 2015-2016. Atualmente, é doutorando em Educação e graduando em Filosofia na UFRGS. Desenvolve pesquisas sobre História e Filosofia da Biologia, Evolução Biológica e Ensino de Evolução.

Lucas Henriques Viscardi

Possui graduação em Arqueologia (bacharelado) pela Universidade Federal de Rio Grande e é mestre em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Atualmente, cursa doutorado no Programa de Pós-Graduação de Genética e Biologia Molecular na UFRGS. Desenvolve trabalhos nas áreas de Arqueologia e Genética, com ênfase em temas envolvendo evolução do comportamento humano e de outros primatas, considerando tanto aspectos biológicos como culturais.

Marco Antonio Corrêa Varella

Doutor em Psicologia Experimental. Tem experiência em Etologia, Psicologia Experimental e Biologia Evolutiva, com ênfase em Psicologia Evolucionista, Musicologia Evolucionista e Estética Evolucionista, abordando: mal-entendidos e o ensino de Evolução Humana, seleção sexual, escolha de parceiros amorosos, estratégias sexuais, diferenças individuais, paleoarte e evolução das propensões artísticas. Possui, no ScienceBlogs Brasil, o *blog* de divulgação científica Marco Evolutivo – Evolução e Comportamento Humano. Foi repórter de Ciência e Saúde freelancer para empresas como Folha de S.Paulo e Natura.

Marcel Baêta Lacerda Santos

Bacharel e licenciado em Ciências Biológicas pelo Centro Universitário Positivo (2007). Mestre e doutor pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul, na área de concentração de Paleontologia. Tem interesse em Paleontologia e Evolução, com escopo de pesquisa voltado para anatomia comparada, taxonomia, bioestratigrafia, evolução e paleoecologia de vertebrados fósseis. Apresenta também treinamento e experiência didática em ilustração científica, com ênfase em trabalhos para artigos e materiais didáticos.

Miguel Trefaut Urbano Rodrigues.

Graduou-se em Ciências Biológicas pela Université de Paris VII (1978), obtendo seu doutorado em Zoologia (1984) e sua livre-docência (1995) pelo Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. É professor titular do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo desde

1996. É Research Associate do American Museum of Natural History, membro titular da Academia Brasileira de Ciências e da Academia de Ciências do Estado de São Paulo. Tem experiência na área de Herpetologia, com ênfase em Sistemática, Zoogeografia e Evolução.

Ronaldo Antonio Paesi

Licenciado e Bacharel em Ciências Biológicas e mestre em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). É professor de Biologia no Estado do Rio Grande do Sul.

Russel Teresinha Dutra da Rosa

Licenciada em Ciências Biológicas (1989), mestre em Educação (1996) e doutora em Educação pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) (2007). Atualmente, é professora associada da UFRGS. Tem experiência na área de Educação, atuando principalmente nos seguintes temas: formação de professores, ensino de ciências biológicas e divulgação científica.

Tomaz Panceri Melo

Graduado em Ciências Biológicas na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) e doutorando no Laboratório de Paleovertebrados da mesma instituição. Tem experiência na área de Paleontologia de Vertebrados, com interesse na microestrutura óssea, ecologia, evolução, sistemática e biogeografia de amniotas fósseis, em especial pararrépteis e cinodontes não-mammaliaformes.

Voltaire Dutra Paes Neto

Doutorando pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (IGEO/UFRGS). Mestre em Ciências pelo IGEO/UFRGS e graduado em Ciências Biológicas pela UFRGS. Tem interesse em paleobiologia, sistemática e evolução de arcossauromorfos, além de tafonomia, anatomia comparada de vertebrados e icnofósseis. Atua também como ilustrador científico e paleoartista.

AGRADECIMENTOS

A concretização deste projeto só foi possível devido ao apoio, a colaboração e a confiança depositada das diversas pessoas que contribuíram ao longo de todo o processo de maturação do presente livro. É de essencial importância agradecer a cada um que colaborou pessoalmente e/ou através das contribuições do projeto via financiamento coletivo. Também agradecemos o apoio institucional do Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da UFRGS e a cada um dos participantes do Curso de Biologia Evolutiva, que desde 2014 nos brindam com a audiência e com a troca de ideias e saberes. Sem o apoio de cada um de vocês, nada disso seria possível.

Dessa maneira, fazemos questão de deixar aqui nosso especial agradecimento para as seguintes pessoas:

Adriana Ludwig
Agustin Martinelli
Alcemar Martello
Aldo Mellender de Araújo
Alex Rozenquanz Schutz
Alice Hirschmann
Aline de Godoy
Ana Carolina Biacchi Brust
Ana Emilia Quezado de Figueiredo
Ana Paula Moraes Goetz
Andre Bianco
André Luis Klein
Andrea Marrero
Bianca Villavicencio
Caetano Filho
Caio Cerqueira
Carolina Diegues
Clarice Sumi Kawasaki
Claudio Reis
Clediana Amaral Matzembacker
Cristiano Feldens Schwertner
Daniel Angelo Sganzerla Graichen
Diego Hepp

Dimitri Reynier Dib Ferreira
Edenilson de Sousa
Eduardo Bayon Britz
Eduardo Londero
Edvaldo Lima Coimbra
Emerson Salles Neves
Fabiana Schneck
Fabiano Carvalho Brito
Fábio Alves Rodrigues
Fabricio Cappelari
Felipe Zilio
Gabriel Perotoni
Gilberto Cavalheiro Vieira
Guga Eidt
Gustavo Medina Tavares
Gustavo Scaron
Helida Cunha
Helier Balbinotti da Silveira
Ignacio Benites Moreno
Igor Stelmach Pessi
Ismael Verrastro Brack
Ivano Casagrande Jr.
Ivo Pedro Klein

Jair Moisés de Sousa	Samir de Deus Elian Andrade
Jean Lucas Poppe	Sandra Müller
Jeferson Jacob Arenzon	Soeli Drecksler Klein
João Carlos Coimbra	Thais Castro
Jonathas Jackson	Tuane L. Carvalho
Josiane Alves da Silva e Silva	Vanessa Jorge Gasparini
Julia Lima	Victor Hugo Valiati
Juliana Cordeiro	William Tavares
Juliana Schmidt da Silva	
Juliano Vaz de Abreu	
Katia Janaina Zanini	
Kétini Mafalda Sacon Baccin	
Kim Barão	
Lara Cristiani Rocha	
Laura Verrastro	
Leonardo Bergamo	
Letícia Rech Bolzan	
Letícia Ruiz Sueiro	
Luana Vasconcellos	
Lucas Sulzbach Rilho	
Luiz Alberto Cobucci	
Luiz Alfredo Jung	
Luiz Fernando Biazus	
Maico Fiedler	
Manoel Ronaldo Carvalho Paiva	
Marcelo Krause	
Marco Andrei Klein	
Marina Bento Soares	
Mateus Santos de Souza	
Mauricio Hoffmann	
Maurício Tavares	
Moisés Alves Lopes Filho	
Nelio Marco Vincenzo Bizzo	
Nelson Casagrande Junior	
Patricia Kunt	
Paulo Jota Pacheco	
Priscila Teixeira Losekann	
Rafael Bisso Machado	
Ricardo Nery	
Russel Dutra da Rosa	
Sabrina de Azevedo Reschke	