

Introdução

Quando Darwin divulgou a sua teoria da evolução por seleção natural, ele não dispunha de uma teoria de herança satisfatória. Assim, a importância da seleção natural foi muito questionada até ser demonstrado, nas décadas de 1920 e 1930, como ela podia operar junto com a herança mendeliana. Os dois principais eventos da história do pensamento evolutivo são, portanto, a descoberta da evolução por seleção natural, feita por Darwin, e a síntese das teorias de Darwin e de Mendel – uma síntese chamada, alternativamente, de síntese moderna, de teoria sintética da evolução ou de neodarwinismo. O Capítulo 1 discute historicamente o surgimento da teoria evolutiva e introduz alguns dos seus principais personagens. Durante o século XX, as ciências da biologia evolutiva e da genética desenvolveram-se em conjunto, e alguns conhecimentos de genética são essenciais para a compreensão da teoria moderna da evolução. O Capítulo 2 apresenta uma revisão elementar dos principais mecanismos genéticos. No Capítulo 3, passamos a considerar as evidências da evolução – evidências de que espécies evoluíram a partir de outras espécies ancestrais, em vez de terem tido origens separadas e permanecido para sempre em formas fixas. A defesa clássica da evolução foi feita por Darwin no seu *On the Origin of Species* (*Sobre a Origem das Espécies*) e seus argumentos gerais aplicam-se até hoje; mas agora é possível a utilização de evidências moleculares e genéticas mais recentes para ilustrá-los. O Capítulo 4 introduz o conceito de seleção natural. Ele considera as condições necessárias para a operação da seleção natural e os principais tipos de seleção natural. Uma condição essencial é a de que a população seja variável, isto é, que os indivíduos sejam diferentes uns dos outros; o capítulo mostra que a variação é comum na natureza. Novas variantes são originadas por mutações. O Capítulo 2 revisa os principais tipos de mutação e como as taxas de mutação são medidas. O Capítulo 4 examina como as mutações contribuem para a variação e discute por que se pode esperar que as mutações não sejam adaptativamente dirigidas.

1 O Surgimento da Biologia Evolutiva

O primeiro capítulo define evolução biológica e a compara a alguns conceitos relacionados, mas diferentes. Ele, então, discute historicamente o surgimento da biologia evolutiva moderna: consideramos os principais precursores de Darwin; a própria contribuição de Darwin; como as idéias de Darwin foram recebidas; e o desenvolvimento da moderna “teoria sintética” da evolução.

1.1 Evolução significa mudança em seres vivos por descendência com modificação

A biologia evolutiva é uma grande ciência, e está ficando maior. A lista de suas várias áreas de concentração chega a ser intimidadora. Os biólogos evolucionistas agora desenvolvem pesquisas em algumas ciências, como a genética molecular, que são jovens e avançam rapidamente, e em outras, como a morfologia e a embriologia, que vêm acumulando descobertas a uma velocidade mais ou menos estável ao longo de períodos muito mais longos. Os biólogos evolucionistas trabalham com materiais tão diversos como compostos químicos puros em tubos de ensaios, comportamento animal na selva ou fósseis coletados de rochas inóspitas e estéreis.

A evolução é uma grande teoria da biologia

A evolução por seleção natural – uma idéia de beleza singela e de fácil compreensão – pode ser testada cientificamente em todas essas áreas de conhecimento. Ela é uma das idéias mais poderosas em todas as áreas da ciência e é a única teoria que pode seriamente reivindicar a condição de unificar a biologia. Ela é capaz de dar sentido a fatos que ocorrem no mundo invisível de uma gota de água da chuva, nos encantos coloridos de um jardim botânico ou em manadas tonitruantes de grandes animais. A teoria é utilizada também para a compreensão de tópicos como a geoquímica das origens da vida e as proporções gasosas da atmosfera moderna. Como afirmado por Theodosius Dobzhansky, um dos biólogos evolucionistas mais eminentes do século XX, em uma frase freqüentemente citada e dificilmente exagerada, “nada na biologia faz sentido, exceto à luz da evolução” (Dobzhansky, 1973).

Evolução pode ser definida...

Evolução significa mudança, mudança na forma e no comportamento dos organismos ao longo das gerações. As formas dos organismos, em todos os níveis, desde seqüências de DNA até a morfologia macroscópica e o comportamento social, podem ser modificadas a partir daquelas dos seus ancestrais durante a evolução. Entretanto, nem todos os tipos de mudanças biológicas estão incluídos nessa definição (Figura 1.1). Alterações ao longo do desenvolvimento durante a vida de um organismo não representam evolução em seu senso estrito, pois a definição refere-se à evolução como uma “mudança entre gerações”, de modo a excluir aspectos inerentes ao desenvolvimento. Uma mudança na composição de um ecossistema, que é formado por várias espécies, também não seria normalmente considerada como evolução. Imagine, por exemplo, um ecossistema contendo 10 espécies. No momento 1, os indivíduos de todas as 10 espécies têm, em média, tamanhos pequenos. O membro médio do ecossistema é, portanto, “pequeno”. Várias gerações depois, o ecossistema ainda pode conter 10 espécies, mas somente cinco das espécies pequenas originais permanecem; as outras cinco foram extintas e substituídas por cinco espécies de indivíduos de tamanho grande, que imigraram de outro lugar. O tamanho médio de um indivíduo (ou espécie) no ecossistema mudou, mesmo que não tenha havido mudança evolutiva em qualquer uma das espécies.

A maioria dos processos descritos neste livro diz respeito a mudanças entre gerações de uma população de uma espécie, e é a esse tipo de mudança que chamaremos de evolução. Quando os membros de uma população se reproduzem e a geração seguinte é produzida, podemos imaginar uma *linhagem* de populações, formada por uma série de populações ao longo do tempo. Cada população é ancestral de sua população descendente na geração seguinte: uma linhagem é uma série “ancestral-descendente” de populações. A evolução é, então, mudança entre gerações de uma linhagem de populações. Darwin definiu evolução como “descendência com modificação”, e a palavra “descendência” refere-se ao modo como a modificação evolutiva tem lugar na série de populações que são descendentes uma da outra. Recentemente, Harrison (2001) definiu evolução como “mudança ao longo do tempo por meio de descendência com modificação”.

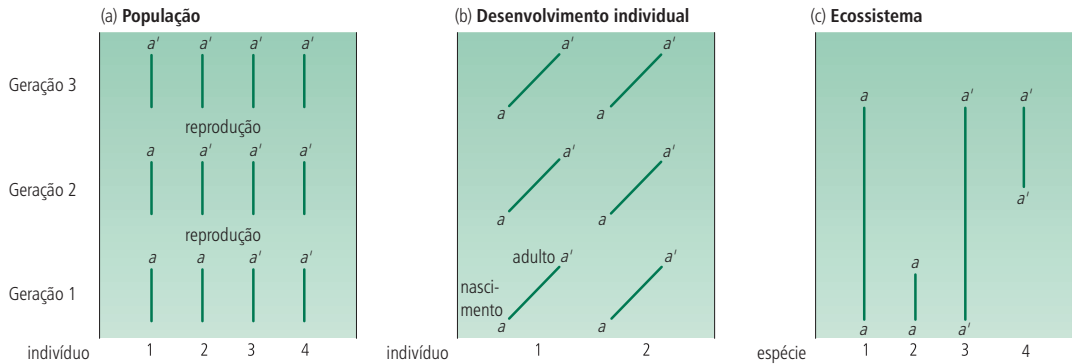


Figura 1.1

Evolução refere-se à mudança em uma linhagem de populações entre gerações. (a) Evolução, no senso estrito da palavra. Cada linha representa um organismo individual, e os organismos de uma geração são reproduzidos a partir de organismos da geração prévia. A composição da população mudou evolutivamente ao longo do tempo. A letra a' representa uma forma diferente do organismo a . Por exemplo, os organismos a podem ter tamanhos menores do que os organismos a' . A evolução está ocorrendo, então, na direção do aumento do tamanho corporal. (b) Mudanças de desenvolvimento individual não constituem evolução no senso estrito. A composição da população não mudou entre gerações, e as mudanças de desenvolvimento de cada organismo (de a para a') não são evolutivas. (c) Mudanças no ecossistema não são evolutivas no senso estrito. Cada linha representa uma espécie. A composição média do ecossistema muda ao longo do tempo: de $2a: 1a'$, na geração 1, para $1a: 2a'$, na geração 3. Mas, em cada espécie, não há evolução.

... e tem propriedades distintas

A modificação evolutiva em seres vivos tem algumas propriedades distintas adicionais. A evolução não prossegue ao longo de um curso grandioso e previsível. Em vez disso, os detalhes da evolução dependem do ambiente no qual uma população vive e das variantes genéticas que surgem (por um processo quase aleatório) naquela população. Mais do que isso, a evolução da vida vem ocorrendo em um padrão de árvore, ramificado. A variedade moderna de espécies foi gerada pela bipartição repetida de linhagens desde um único ancestral comum de todos os seres vivos.



Mudanças que acontecem na política, na economia, na história, na tecnologia e mesmo em teorias científicas humanas são às vezes descritas, com algum grau de liberdade, como “evolutivas”. Nesse sentido, evolutivo significa principalmente que houve mudança com o passar do tempo e, talvez, não em uma direção preordenada. As idéias e as instituições humanas podem, às vezes, ser divididas durante suas histórias, mas essas histórias não apresentam um padrão de árvore, claramente ramificado, como a história da vida. Mudança e bipartição constituem dois dos principais temas da teoria evolutiva.

1.2 Seres vivos apresentam adaptações



A adaptação é um outro conceito fundamental da teoria evolutiva. De fato, ela é um dos principais instrumentos da biologia evolutiva moderna para explicar as formas de adaptação encontradas entre os seres vivos. *Adaptação* refere-se à concepção da vida – àquelas propriedades dos seres vivos que os tornam capazes de sobreviver e de se reproduzirem na natureza. O conceito é mais facilmente compreendido por meio de um exemplo. Diversos atributos de um organismo vivo poderiam ser utilizados para ilustrar o conceito de adaptação, pois muitos detalhes da estrutura, do metabolismo e do comportamento de um organismo são concebidos adequadamente para a vida.

Existem exemplos de adaptação

O pica-pau era um dos exemplos favoritos de Darwin para a adaptação. A adaptação mais óbvia do pica-pau é o seu bico poderoso e característico. Ele permite que o pica-pau abra buracos nas árvores. Assim, ele pode alimentar-se, ao longo de todo ano, de insetos que vivem sob a casca das árvores, de insetos que perfuram a madeira e da seiva da própria árvore. Buracos nas árvores também constituem sítios seguros para a construção de ninhos. Os pica-paus possuem várias outras características específicas além de seus bicos. No interior do bico, está uma língua longa, própria para sondagem, que está bem-adaptada à extração de insetos do interior de um buraco de árvore. Eles também possuem uma cauda rígida, que é utilizada como suporte, e pernas curtas. Suas patas possuem dedos longos e curvos, para poderem agarrar-se à casca das árvores; eles possuem até mesmo um tipo especial de muda, na qual os pares centrais de penas fortes (que são cruciais para sustentação) são preservados e trocados em último lugar. As concepções do bico e do corpo do pica-pau são adaptativas. O pica-pau tem uma probabilidade maior de sobrevivência no seu *habitat* por possuí-las.

A adaptação tem de ser explicada...

A camuflagem é um outro claro exemplo de adaptação. Espécies camufladas possuem padrões de cor e detalhes de forma e comportamento que as tornam menos visíveis em seus ambientes naturais. A camuflagem auxilia na sobrevivência do organismo, tornando-o menos visível para seus inimigos naturais. A camuflagem é adaptativa. A adaptação, contudo, não é um conceito isolado, referindo-se apenas a algumas poucas propriedades especiais dos seres vivos – ela se aplica a quase qualquer parte do corpo. No homem, as mãos estão adaptadas à preensão, os olhos para a visão, o canal alimentar para a digestão de alimento e as pernas para movimentação: todas essas funções ajudam-nos a sobreviver. Embora a maioria das coisas óbvias que notamos sejam adaptativas, nem todo detalhe da forma e do comportamento de um organismo necessariamente o é (Capítulo 10). As adaptações são, contudo, tão comuns que devem ser explicadas. Darwin considerou a adaptação como o problema central que qualquer teoria da evolução tinha de resolver. Na teoria de Darwin – assim como na biologia evolutiva moderna – o problema é solucionado pela seleção natural.

...é, pela seleção natural

Seleção natural significa que alguns indivíduos da população tendem a contribuir com uma descendência maior para a próxima geração do que outros. Considerando-se que a prole lembra seus pais, qualquer atributo de um organismo que o leve a deixar mais descendentes do que a média terá frequência maior na população com o passar do tempo. A composição da população irá, então, mudar automaticamente. Essa é a idéia simples, mas extremamente poderosa, cujas conseqüências exploraremos neste livro.

1.3 Uma pequena história da biologia evolutiva

Começaremos com um breve resumo do surgimento histórico da biologia evolutiva, em quatro etapas principais:

1. Idéias evolutivas e não-evolutivas antes de Darwin.
2. A teoria de Darwin (1859).
3. O eclipse de Darwin (1880-1820).
4. A síntese moderna (das décadas de 1920 a 1950).

1.3.1 A evolução antes de Darwin

A história da biologia evolutiva começa realmente em 1859, com a publicação de *On the Origin of Species (Sobre a Origem das Espécies)*, de Charles Darwin. Entretanto, muitas das

Existiram pensadores evolucionistas antes de Darwin, mas eles ou não apresentaram argumentos...

idéias de Darwin têm uma origem mais antiga. A afirmativa mais imediatamente controversa da teoria de Darwin é a de que as espécies não têm uma forma fixa e de que uma espécie evolui em outra. (“Fixa”, aqui, significa sem mudança.) A linhagem ancestral humana, por exemplo, passa por uma série contínua de formas, que leva de volta a um estágio unicelular. A fixidez das espécies era a crença ortodoxa na época de Darwin, embora isso não significasse que ninguém a tivesse questionado até então. Naturalistas e filósofos de um século ou dois antes de Darwin chegaram a especular sobre a transformação de espécies. O cientista francês Maupertuis discutiu a evolução, assim como o fizeram enciclopedistas, como Diderot. O avô de Darwin, Erasmus Darwin, é um outro exemplo. Contudo, nenhum desses pensadores elaborou qualquer idéia que pudesse ser reconhecida hoje como uma teoria satisfatória para explicar por que as espécies mudam. Eles estavam interessados principalmente na possibilidade fatal de que uma espécie poderia transformar-se em outra.

A questão foi trazida para discussão pelo naturalista francês Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829). O trabalho crucial foi o seu *Philosophie Zoologique* (1809), no qual ele argumentou que as espécies mudam ao longo do tempo e transformam-se em outras espécies. O modo pelo qual ele imaginava que as espécies mudavam diferia de maneira importante das idéias de Darwin ou da moderna da evolução. Os historiadores preferem a palavra contemporânea “transformismo” para descrever as idéias de Lamarck.¹

... ou propuseram mecanismos insatisfatórios como determinantes da evolução

A Figura 1.2 ilustra a concepção de evolução de Lamarck e como ela diferia do conceito de Darwin e de nosso conceito moderno. Lamarck supunha que as linhagens de espécies persistiam indefinidamente, mudando de uma forma para outra; no seu sistema, as linhagens não se ramificavam nem se extinguíam. Lamarck tinha uma explicação de duas partes para explicar porque as espécies mudam. O principal mecanismo era uma “força interna” – algum tipo de mecanismo desconhecido no interior do organismo que o levava a produzir uma prole levemente diferente de si próprio. Assim, quando as mudanças se tivessem acumulado ao longo de muitas gerações, a linhagem estaria visivelmente transformada, talvez o suficiente para tornar-se uma nova espécie.

O segundo mecanismo de Lamarck (e possivelmente o de menor importância para ele) é aquele pelo qual ele é lembrado hoje: a herança de caracteres adquiridos. Os biólogos utilizam a palavra “caráter” como uma abreviatura stenográfica para “característica”. Um caráter é qualquer propriedade distinguível de um organismo; o termo não se refere, aqui, a caráter no sentido de personalidade. À medida que um organismo se desenvolve, ele adquire muitos caracteres individuais, nesse sentido biológico, devido à sua história particular de acidentes, doenças e exercícios musculares. Lamarck sugeriu que uma espécie poderia ser transformada se essas modificações adquiridas individualmente fossem herdadas pela progênie do indivíduo. Em sua famosa discussão sobre o pescoço da girafa, ele argumentou que as girafas ancestrais haviam se esticado para atingir folhas mais altas nas árvores. O esforço fez com que seus pescoços se tornassem levemente maiores. Seus pescoços mais longos foram herdados pela sua prole, a qual iniciou sua vida com uma propensão a ter pescoços mais longos do que os de seus progenitores. Depois de muitas gerações de alongamento de pescoço, o resultado foi o que

¹ A mudança histórica do significado do termo “evolução” já constitui por si só uma história fascinante. Inicialmente, ele significava mais algo como o que hoje queremos dizer com desenvolvimento (como no processo de crescimento que vai de um óvulo fecundado até o adulto) do que com evolução: um desdobramento de formas previsíveis em uma ordem pré-programada. O curso da evolução, no sentido moderno, não é pré-programado; ele é tão imprevisível como a história humana. A mudança de significado ocorreu aproximadamente na época de Darwin; ele não utilizou a palavra em *The Origin of Species* (1859), exceto na sua forma “evoluiu”, que foi utilizada por ele uma única vez, como a última palavra do livro. Entretanto, ele efetivamente a utilizou em *The Expression of the Emotions* (1872). Muito tempo se passou até que o novo significado passasse a ter uma ampla aceitação.

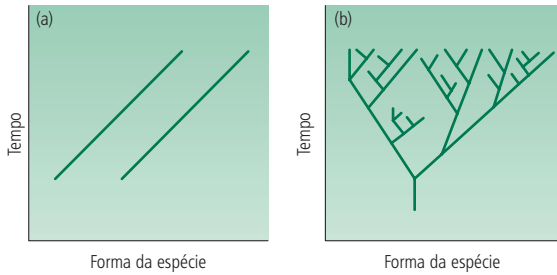


Figura 1.2

(a) “Transformismo” lamarckiano, o qual difere em dois aspectos fundamentais da evolução imaginada por Darwin. (b) A evolução Darwiniana é como uma árvore, pois as linhagens se bipartem e pode ocorrer extinção.

vemos hoje. Lamarck descreveu o processo como sendo determinado pelo “esforço” da girafa, e ele freqüentemente descrevia os animais como “desejando” ou “querendo” mudanças em si próprios. A sua teoria foi, por isso, muitas vezes caricaturada, pois sugeria que a evolução acontecia de acordo com a vontade do organismo. Entretanto, a teoria não exige qualquer esforço consciente por parte do organismo – somente alguma flexibilidade no desenvolvimento individual e a herança dos caracteres adquiridos.

Lamarck não inventou a idéia da herança dos caracteres adquiridos. Essa idéia é antiga – ela foi discutida na Grécia Antiga por Platão, por exemplo. Entretanto, o pensamento mais moderno sobre o papel desse processo na evolução foi inspirado por Lamarck e, por isso, a herança de caracteres adquiridos é agora chamada, mais por convenção do que por motivos históricos, de herança lamarckiana.

Como pessoa, Lamarck não possuía um gênio muito amigável, e seu principal rival, o anatomista Georges Cuvier (1769-1832), sabia como conduzir uma controvérsia. Lamarck possuía outros interesses além da biologia, como a química e a meteorologia, mas as suas contribuições nem sempre recebiam a atenção que ele achava que mereciam. Em 1809, Lamarck já estava convencido de que havia uma conspiração de silêncio contra as suas idéias. Os meteorologistas ignoravam o seu sistema de previsão do tempo, os químicos ignoravam o seu sistema químico e, quando o seu *Philosophie Zoologique* (Lamarck, 1809) foi finalmente publicado, Cuvier assegurou-se de que ele também fosse saudado com silêncio. Esse livro, porém, exerceu grande influência. Foi pelo menos em parte devido a uma reação contra Lamarck que Cuvier e sua escola adotaram a idéia da fixidez de espécies e a tornaram uma ortodoxia entre biólogos profissionais. A escola de Cuvier estudou a anatomia de animais para descobrir os vários planos fundamentais de acordo com os quais os diferentes tipos de organismos eram concebidos. Desse modo, Cuvier estabeleceu que o reino animal possuía quatro ramos principais (chamados de *embranchements*, em francês): vertebrados, articulados, moluscos e radiados. Um conjunto de grupos principais um pouco diferente é reconhecido pela biologia moderna, mas os agrupamentos modernos não contradizem radicalmente o sistema de quatro partes de Cuvier. Ele também estabeleceu, contrário às idéias de Lamarck, que espécies já se haviam extinguido (Seção 23.2, p. 666).

As idéias de Lamarck tornaram-se conhecidas na Grã-Bretanha principalmente por meio de uma discussão crítica feita pelo geólogo britânico Charles Lyell (1797-1875). O livro de Lyell, *Principles of Geology* (1830-1833), exerceu grande influência e incidentalmente criticou Lamarck (embora o lamarckismo não fosse o principal tema do livro). A influência de Cuvier veio mais por intermédio de Richard Owen (1804-1892), que estudou com Cuvier em Paris antes de regressar à Inglaterra. Owen era considerado o principal anatomista britâ-

Nos anos que antecederam Darwin, a maioria dos biólogos aceitava que as espécies não evoluíam

nico. Em meados do século XIX, a maioria dos biólogos e geólogos aceitava a visão de Cuvier de que cada espécie tinha uma origem separada e depois permanecia constante em sua forma até a sua extinção.

1.3.2 Charles Darwin

Darwin desenvolveu visões evolutivas...

Enquanto isso, Charles Darwin (Figura 1.3) estava formando suas próprias idéias. Darwin, após graduar-se em Cambridge, viajou pelo mundo como naturalista, a bordo do *Beagle* (1832-37). Depois, ele viveu um breve período em Londres, antes de estabelecer-se, permanentemente, no campo. Seu pai foi um médico de sucesso e seu sogro controlava a empresa de porcelanas Wedgwood; Charles Darwin era um cavalheiro de posses. O período crucial de sua vida, para os nossos propósitos, foi o ano posterior à viagem do *Beagle* (1837-38). Ao trabalhar com sua coleção de pássaros das Ilhas Galápagos, ele se deu conta de que devia ter registrado de qual ilha vinha cada espécime, pois eles variavam de ilha para ilha. Ele havia inicialmente suposto que os tentilhões das Galápagos pertenciam todos a uma espécie, mas, depois, ficou claro que cada ilha possuía a sua própria e distinta espécie. Daí, foi fácil imaginar que todos haviam evoluído de um tentilhão ancestral comum! Ele ficou igualmente impressionado pela maneira como as emas, aves similares a avestruzes, diferiam de uma região para outra na América do Sul. É provável que essas observações de variação geográfica tenham levado Darwin a aceitar inicialmente que as espécies podiam mudar.

A próxima etapa importante era criar uma teoria para explicar por que as espécies mudam. Os cadernos de notas de Darwin desse período ainda existem. Eles revelam como ele considerou várias idéias, inclusive o lamarckismo, mas rejeitou-as porque todas elas falhavam em explicar um fato crucial – a adaptação. A sua teoria teria que explicar não somente porque as espécies mudam, mas também por que elas são bem-adaptadas à vida. Nas próprias palavras de Darwin (em sua autobiografia):

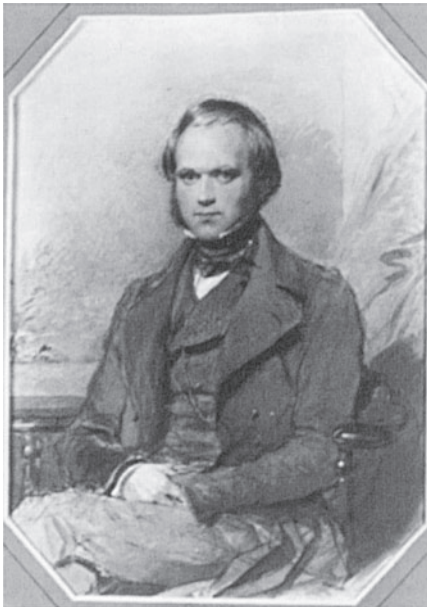


Figura 1.3

Charles Robert Darwin (1809-82), em 1840.

... procurou por um mecanismo...

Era igualmente evidente que nem a ação das condições ambientais nem a vontade dos organismos [uma alusão a Lamarck] poderiam explicar os inúmeros casos nos quais organismos de todo tipo são belamente adaptados a seus hábitos de vida – por exemplo, um pica-pau ou uma rã arborícola, para subirem em árvores, ou uma semente, para dispersão por ganchos ou plumas. Sempre fiquei muito impressionado com essas adaptações, e, até que elas possam ser explicadas, parece quase inútil o empenho em provar, com base em evidências indiretas, que as espécies se modificaram.

Darwin encontrou a explicação ao ler *Essay on Population (Ensaio sobre Populações)*, de Malthus. Ele continuou:

...e descobriu a seleção natural

Em outubro de 1838, isto é, 15 meses depois de eu começar minha investigação sistemática, li por divertimento o *Essay on Population* e, estando preparado para apreciar a luta pela vida que acontece em todo lugar, graças à longa e contínua observação dos hábitos de animais e plantas, subitamente me ocorreu que, sob essas circunstâncias, variações favoráveis tenderiam a ser preservadas e variações desfavoráveis, a serem destruídas. O resultado disso seria a formação de uma nova espécie.

Devido à luta pela vida, formas que são mais bem-adaptadas à sobrevivência deixam uma progênie maior e automaticamente aumentam em frequência de uma geração para a outra. Como o ambiente muda ao longo do tempo (por exemplo, de úmido para árido), diferentes formas de uma espécie estarão mais bem-adaptadas a ele do que as formas do passado. As formas mais bem-adaptadas terão sua frequência aumentada, enquanto as formas mal-adaptadas terão sua frequência diminuída. À medida que o processo continua, ele acaba (nas palavras de Darwin) “por resultar na formação de uma nova espécie”. Esse processo deu a Darwin o que ele chamou de “uma teoria pela qual trabalhar”. E ele iniciou o seu trabalho. Ele ainda continuava esse trabalho, adequando os fatos a seu esquema teórico, 20 anos depois, quando recebeu uma carta de um naturalista britânico, Alfred Russel Wallace (Figura 1.4). Independentemente, Wallace havia chegado a uma idéia bastante similar à da seleção natural de Darwin. Charles Lyell e Joseph Hooker (Figura 1.5a), amigos de Darwin, arranjaram o anúncio simultâneo das idéias de Darwin e de Wallace na Linnean Society de Londres, em 1858. Darwin já estava então escrevendo um resumo de todas as suas descobertas: esse resumo é o clássico científico *On the Origin of Species (Sobre a Origem das Espécies)*.



1.3.3 A recepção de Darwin

As reações às duas teorias de Darwin – evolução e seleção natural – diferiram. A idéia da evolução criou controvérsia, embora mais na esfera popular do que entre os biólogos. A evolução parecia contradizer a Bíblia, na qual é dito que os vários tipos de seres vivos foram criados separadamente. Na Inglaterra, Thomas Henry Huxley (Figura 1.5b) particularmente defendeu a nova visão evolutiva contra o ataque religioso.

A evolução foi menos controversa entre os cientistas profissionais. Muitos biólogos aceitaram a evolução quase imediatamente. Em alguns casos, a nova teoria fez muito pouca diferença no dia-a-dia da pesquisa biológica. O tipo de anatomia comparada praticada pelos seguidores de Cuvier, inclusive Owen, adequou-se igualmente bem à busca pós-darwiniana por genealogias, que substituiu a busca pré-darwiniana por “planos” da natureza. Os anatomistas mais importantes estavam nessa época principalmente na Alemanha. Carl Gegenbauer (1826-1903), um dos mais renomados, logo reorientou seu trabalho para a busca de relações evolutivas entre grupos de animais. O famoso biólogo alemão Ernst Haeckel (1834-1919) investigou vigorosamente o mesmo problema, aplicando a sua “lei biogenética” – a teoria da recapitulação (da qual trataremos na Seção 20.2, p. 594) – para revelar genealogias filogenéticas.

Embora pelo menos algum tipo de evolução fosse aceito pela maioria dos biólogos, poucos tinham a mesma idéia de evolução que Darwin. Na teoria de Darwin, a evolução não é intrín-



Figura 1.4

Alfred Russel Wallace (1823-1913), fotografado em 1848.

A evolução foi aceita, mas passou a ser frequentemente confundida com mudanças progressivas

seca ou automaticamente progressiva. As condições locais em cada estágio essencialmente determinam como uma espécie evolui. A espécie não possui uma tendência intrínseca de ascender a uma forma superior. Se, de algum modo, a evolução darwiniana segue de maneira progressiva, isso é apenas porque esse foi o modo como as coisas acabaram por acontecer. Muitos evolucionistas do final do século XIX e do início do século XX tinham uma concepção de evolução diferente dessa, imaginando-a como unidimensional e progressiva. Eles muitas



Figura 1.5

Apoiadores britânicos de Darwin: (a) Joseph Dalton Hooker (1817-1911) em uma expedição botânica em Sikkim, em 1849 (pintura baseada em um esboço de William T aylor), e (b) Thomas Henry Huxley (1825-95). Darwin chamava Huxley de “meu agente geral”.

vezes se preocupavam com a elaboração de mecanismos para explicar por que a evolução deveria ter um padrão de desdobramento progressivo e previsível (Figura 1.6).

Enquanto a evolução estava, até certo ponto, sendo aceita, a seleção natural estava sendo fortemente rejeitada. As pessoas não gostaram da teoria da seleção natural por diversas razões. Este primeiro capítulo não vai explicar os argumentos em profundidade. O que se segue aqui é somente uma introdução à história das idéias que iremos considerar mais detalhadamente em capítulos posteriores.

A seleção natural foi amplamente rejeitada...

Uma das objeções mais sofisticadas à teoria de Darwin foi a de que ela não incluía uma teoria satisfatória para a hereditariedade. Havia várias teorias de hereditariedade na época, e hoje se sabe que todas eram incorretas. Darwin preferia uma teoria de hereditariedade “de miscigenação”, para a qual a prole é uma mistura dos atributos dos progenitores; por exemplo, se um macho vermelho se acasalasse com uma fêmea branca e a herança fosse misturada, a prole deveria ser cor-de-rosa. Uma das críticas que calava mais fundo na teoria da seleção natural apontava para o fato de que ela dificilmente poderia operar se a herança fosse uma mistura (Seção 2.9, p. 61).

Muitas outras objeções contra a seleção natural também surgiram em um nível mais popular. Uma delas era a de que a seleção natural explicava a evolução pelo acaso. Isso era (e ainda é) um erro de compreensão da seleção natural, que não é um processo aleatório. Quase todos os capítulos deste livro, a partir do Capítulo 4, ilustram como a seleção natural não é aleatória, mas esse tópico é particularmente discutido nos Capítulos 4 e 10. Os Capítulos 6 e 7 discutem um processo evolutivo chamado de deriva aleatória. A deriva é aleatória, mas é um processo completamente diferente da seleção natural.

Uma segunda objeção vinha da existência de lacunas entre as formas existentes na natureza – lacunas que não poderiam ser superadas se a evolução fosse movida apenas pela seleção natural. O anatomista St. George Jackson Mivart (1827-1900), por exemplo, em seu livro *The Genesis of Species (A Gênese das Espécies)* (1871), listou vários órgãos que não seriam (segundo ele) vantajosos em seus estágios iniciais. Na teoria de Darwin, os órgãos evoluem gradualmente e cada estágio sucessivo deve ser vantajoso para que possa ser favorecido pela seleção natural. Mivart retrucava que, por exemplo, uma asa completamente formada é vantajosa para um pássaro, mas que o seu primeiro estágio evolutivo – uma pequena proto-asa – poderia não ser.

Os biólogos que aceitaram as críticas buscaram contornar a dificuldade imaginando que outros processos, além da seleção, poderiam operar durante os estágios iniciais da evolução de

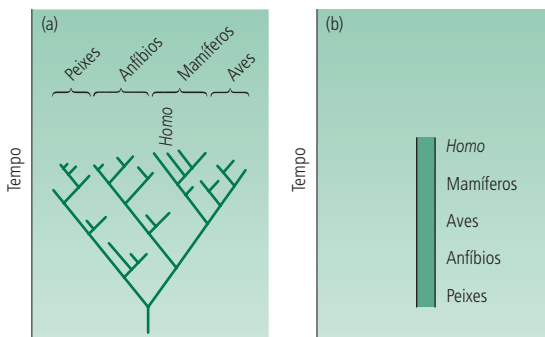


Figura 1.6

(a) A teoria de Darwin sugere que a evolução ocorreu em um padrão de árvore, ramificado; note que a posição na qual o gênero *Homo* está colocado no topo do diagrama é arbitrária. O gênero *Homo* costuma ser colocado na extremidade direita do diagrama, mas não tem de estar necessariamente lá. A árvore deve ser comparada com a idéia popular de que (b) a evolução é um processo progressivo de ascensão unidimensional da vida. A evolução darwiniana é mais como uma árvore do que como uma escada (conforme a Figura 1.2).

...levando a teorias de variação dirigida

um novo órgão. A maioria desses processos pertence à classe das teorias de “mutação dirigida” ou de variação dirigida. Essas teorias sugerem que a prole, por alguma razão não especificada e relacionada ao mecanismo hereditário, tende a diferir consistentemente de seus progenitores em uma certa direção. No caso das asas, a explicação dada pela variação dirigida diria que os ancestrais sem asas das aves de alguma maneira tendiam a produzir filhotes com proto-asas, mesmo que isso não oferecesse qualquer vantagem. (O Capítulo 10 trata dessa questão geral e o Capítulo 4 discute variação.)

Weissman foi um dos raros apoiadores iniciais da teoria da seleção natural

A herança lamarckiana foi a teoria de variação dirigida mais popular. A variação é “dirigida” nessa teoria porque a prole tende a diferir de seus progenitores na direção das características adquiridas por eles. Se todas as girafas parentais possuem pescoços curtos e adquirem pescoços mais longos por alongamento, a prole gerada por elas já começa com pescoços mais longos, antes de qualquer outro alongamento adicional. Darwin aceitava que caracteres adquiridos pudessem ser herdados. Ele próprio elaborou uma teoria da hereditariedade (“minha hipótese equivocada da pangênese”, como ele a chamava) que incorporava essa idéia. Na época de Darwin, o debate era sobre a importância relativa da seleção natural e da hereditariedade de características adquiridas; mas, na década de 1880, o debate passou para um novo estágio. O biólogo alemão August Weismann (1833-1914) apresentou fortes evidências e argumentos teóricos de que as características adquiridas não eram herdadas. Depois de Weismann, a influência da herança lamarckiana na evolução passou a ser questionada. No início, Weismann sugeriu que praticamente toda a evolução era movida por seleção natural, mas, posteriormente, ele recuou dessa posição.

Por volta da virada do século, Weismann era uma personalidade muito influente, mas poucos biólogos compartilhavam de sua crença na seleção natural. Alguns, como o entomologista britânico Edward Bagnall Poulton, estavam estudando a seleção natural. Entretanto, a visão da maioria era a de que a seleção natural necessitava ser suplementada por outros processos. Uma influente história da biologia, escrita por Erik Nordenskiöld, em 1929, inclusive dava como provada a incorreção da teoria de Darwin. Sobre a seleção natural, ele concluiu: “deve-se certamente considerar como provado que ela não opera da forma imaginada por Darwin”; a única questão pendente para Nordenskiöld era “ela existe mesmo?”

As idéias de Mendel foram redescobertas por volta de 1900

Nessa época, a teoria da hereditariedade de Mendel havia sido redescoberta. O *mendelismo* (Capítulo 2) passou a ser a teoria da hereditariedade geralmente aceita a partir da década de 1920 e a base da genética moderna. O mendelismo acabou por reviver a teoria de Darwin, mas seu efeito inicial (em torno de 1900-1920) foi exatamente o oposto. Os primeiros mendelianos, como Hugo de Vries e William Bateson, eram todos contra a teoria da seleção natural de Darwin. Eles pesquisavam principalmente sobre a herança das grandes diferenças entre os organismos e generalizavam suas descobertas para a evolução como um todo. Eles sugeriam que a evolução prosseguia em grandes saltos, por meio de macromutações. Uma *macromutação* é uma grande mudança entre progenitor e prole, que é herdada geneticamente (Figura 1.7a). (Os Capítulos 10 e 20 discutem várias perspectivas sobre a questão se a evolução ocorre por pequenos ou grandes passos.)

Os biometristas rejeitaram a teoria de Mendel

Entretanto, o mendelismo não era aceito universalmente no início do século XX. Os membros da outra escola principal, a qual rejeitava o mendelismo, autodenominavam-se *biometristas*; Karl Pearson foi um dos líderes dessa escola. Os biometristas estudavam pequenas diferenças entre indivíduos, deixando de lado as grandes, e desenvolveram técnicas estatísticas para descrever como as distribuições de frequências de caracteres mensuráveis (como a altura) passavam de uma população parental para a sua prole. Eles viam a evolução mais em termos de fixação de uma mudança em toda a população do que da produção de um novo tipo a partir de uma macromutação (Figura 1.7b). Alguns biometristas foram mais simpáticos à teoria de Darwin do que os mendelianos. W. F. Weldon, por exemplo, era da escola biométrica e tentou medir a quantidade de seleção em populações de caranguejo à beira-mar.

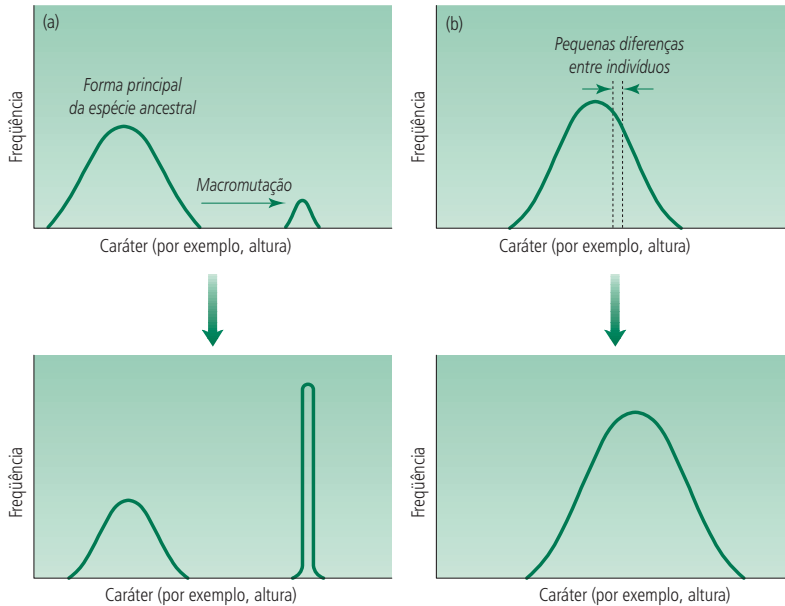


Figura 1.7

Mendelianos e biometristas pioneiros. (a) Mendelianos pioneiros estudavam grandes diferenças entre os organismos e acreditavam que a evolução ocorria quando uma nova espécie surgia a partir de uma “macromutação” ocorrida em seu ancestral. (b) Os biometristas estudavam pequenas diferenças entre os indivíduos e explicavam a mudança evolutiva pela transição de populações inteiras. Os mendelianos estavam menos interessados nas razões das pequenas diferenças individuais. A figura é uma simplificação – nenhum debate histórico entre dois grupos de cientistas, que durou três décadas, pode ser completamente representado em um único contraste diagramático.

1.3.4 A síntese moderna



Na segunda década do século XX, as pesquisas sobre a genética mendeliana já se haviam tornado um empreendimento de maiores proporções. As pesquisas preocupavam-se com muitos problemas, a maioria dos quais tinha mais a ver com genética do que com biologia evolutiva. Mas, na teoria da evolução, o principal problema era reconciliar a teoria atomística mendeliana da genética com a descrição biométrica da variação contínua em populações reais. Essa conciliação foi conseguida por vários autores em muitos estágios, mas, nesse contexto, um artigo de 1918, de R. A. Fisher, foi particularmente importante. Fisher demonstrou que todos os resultados conhecidos pelos biometristas poderiam ser derivados de princípios mendelianos.

Fisher, Haldane e Wright criaram a síntese do darwinismo e do mendelismo. A síntese começou com a genética de populações...

O próximo passo era mostrar que a seleção natural poderia operar com a genética mendeliana. O trabalho teórico foi feito principalmente e de maneira independente por R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e Sewall Wright (Figura 1.8). A síntese da teoria da seleção natural de Darwin com a teoria mendeliana da hereditariedade, feita por eles, estabeleceu o que é conhecido como *neodarwinismo*, *teoria sintética da evolução* ou *síntese moderna*, segundo o título de um livro de Julian Huxley, *Evolution: the Modern Synthesis* (1942). A velha disputa entre mendelianos e darwinistas havia terminado. A teoria de Darwin agora possuía aquilo que careceu por meio século: uma fundação firme em uma teoria da hereditariedade bem-testada.

As idéias de Fisher, Haldane e Wright são conhecidas principalmente com base em suas grandes obras de síntese, todas escritas por volta de 1930. Fisher publicou seu livro *The Genetical Theory of Natural Selection (A Teoria Genética da Seleção Natural)*, em 1930. Haldane

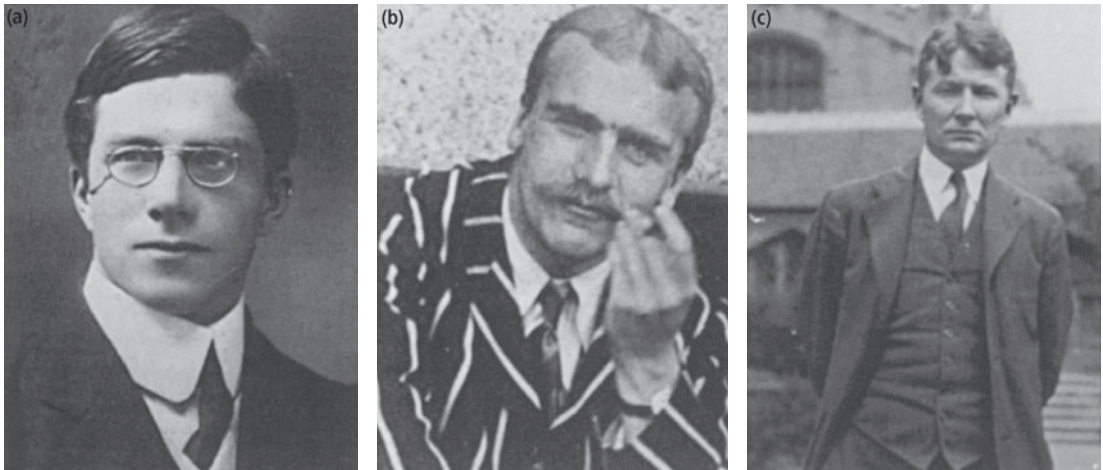


Figura 1.8

(a) Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) em 1912, como um organizador da Primeira Conferência Eugênica Internacional.
 (b) J. B. S. Haldane (1892-1964) em Oxford, na Inglaterra, em 1914.
 (c) Sewall Wright (1889-1988) em 1928, na Universidade de Chicago.

publicou um livro mais popular, *The Causes of Evolution (As Causas da Evolução)*, em 1932; ele continha um longo apêndice sob o título de “*A mathematical theory of artificial and natural selection*” (*Uma teoria matemática da seleção natural e artificial*), resumindo uma série de artigos publicados a partir de 1918. Wright publicou um longo artigo sobre evolução em populações mendelianas (*Evolution in Mendelian populations*) em 1931; ao contrário de Fisher e Haldane, Wright viveu para publicar um tratado de quatro volumes (1968-1978), no final de sua carreira. Esses trabalhos clássicos de genética de populações demonstraram que a seleção natural poderia operar com os tipos de variações observáveis nas populações naturais e com as leis da herança medeliana. Nenhum outro processo é necessário. A herança de caracteres adquiridos não é necessária. Macromutações não são necessárias. Essa visão foi incorporada em todo pensamento evolutivo posterior, e o trabalho de Fisher, Haldane e Wright é a base para boa parte do material nos Capítulos 5 a 9.

A reconciliação entre mendelismo e darwinismo logo inspirou novas pesquisas genéticas a campo e em laboratório. Theodosius Dobzhansky (Figura 1.9), por exemplo, começou investigações clássicas sobre a evolução de populações de moscas-das-frutas (*Drosophila*) depois de ter-se mudado da Rússia para os Estados Unidos, em 1927. Dobzhansky foi influenciado pelo renomado geneticista de populações russo Sergei Chetverikov (1880-1959), que possuía um importante laboratório em Moscou até ser preso, em 1929. Depois de ter imigrado, Dobzhansky trabalhou com suas próprias idéias e também em colaboração com Sewall Wright. O principal livro de Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species* (Genética e a Origem das Espécies), foi publicado inicialmente em 1937, e as suas edições sucessivas (até 1970 [com novo título]) estão entre os livros mais influentes da síntese moderna. Encontraremos vários exemplos do trabalho de Dobzhansky com moscas-das-frutas em capítulos posteriores.

E. B. Ford (1901-1988) começou, na década de 1920, um programa comparado de pesquisa na Inglaterra. Ele estudou a seleção natural em populações, especialmente de mariposas, e chamou o seu assunto de “genética ecológica”. Ele publicou um resumo do seu trabalho no livro intitulado *Ecological Genetics*, publicado inicialmente em 1964 (Ford, 1975). H. B. D. Kettlewell (1901-1979) estudou o melanismo na mariposa *Biston betularia*, e essa é a pesquisa

... e inspirou pesquisas a campo e em laboratório...



Figura 1.9

Theodosius Dobzhansky (1900-1975) em uma foto de grupo em Kiev, em 1924; ele é o segundo sentado à esquerda, com as botas grandes.

de genética ecológica mais famosa até hoje (Seção 5.7, p. 138). Ford foi um colaborador próximo de Fisher. O estudo conjunto mais conhecido desses dois pesquisadores foi uma tentativa de mostrar que o processo aleatório enfatizado por Wright não poderia explicar as mudanças evolutivas observadas na mariposa-tigre escarlate *Panaxia dominula*. Julian Huxley (Figura 1.10a) exerceu a sua influência por meio da sua capacidade de sintetizar o trabalho de muitas áreas do conhecimento. O seu livro *Evolution: the Modern Synthesis* (1942) introduziu os conceitos teóricos de Fisher, Haldane e Wright para muitos biólogos, aplicando-os a grandes questões evolutivas.

A partir da genética de populações, a síntese moderna espalhou-se por outras áreas da biologia evolutiva. A questão de como uma espécie se divide em duas – o evento chamado de especiação – foi um exemplo inicial. Antes que a síntese moderna tivesse permeado esse assunto, a especiação era muitas vezes explicada por macromutações ou pela herança de caracteres adquiridos. Um importante livro, *The Variation of Animals in Nature (A Variação dos Animais na Natureza)*, de autoria de dois sistematistas, G. C. Robson e O. W. Richards (1936), não aceitava nem o mendelismo nem o darwinismo. Robson e Richards sugeriam que as diferenças entre as espécies não eram adaptativas e que elas nada tinham a ver com a seleção natural. Richard Goldschmidt (1878-1958), mais famoso pelo seu livro *The Material Basis of Evolution (A Base Material da Evolução)* (1940), argumentou que a especiação era produzida por macromutações e não pela seleção de pequenas variações.

A questão de como as espécies se originam está estreitamente relacionada com as questões de genética de populações discutidas por Fisher, Haldane e Wright. Dobzhansky e Huxley enfatizaram o problema ainda mais. Todos eles argumentaram que os tipos de mudanças estudadas por geneticistas de populações, se acontecerem em populações separadas geograficamente, poderiam levá-las a divergir e a evoluir para espécies diferentes (Capítulo 14). O trabalho clássico, contudo, foi o de Ernst Mayr: *Systematics and the Origin of Species (Sistemática e a Origem das Espécies)* (1942). Como muitos livros clássicos da ciência, ele foi escrito como uma polêmica contra um ponto de vista específico. A sua publicação foi desen-

... e levou a um novo entendimento da especiação...

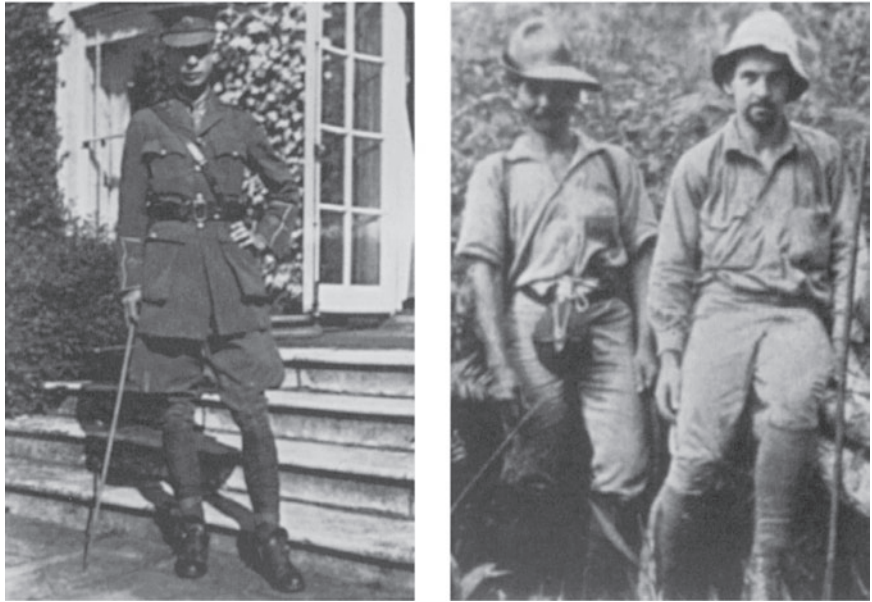


Figura 1.10

(a) Julian Huxley (1887-1975) em 1918. (b) Ernst Mayr (1904–), à direita, em uma expedição ornitológica na Nova Guiné, em 1928, com seu assistente malaio.

cadeada pelo livro *Material Basis*, de Goldschmidt, mas criticava esse autor a partir do ponto de vista de uma teoria completa e diferente – a síntese moderna –, em vez de meramente refutá-lo. Por isso, ele teve uma importância muito mais ampla. Tanto Goldschmidt como Mayr (Figura 1.10b) nasceram e foram educados na Alemanha e, mais tarde, emigraram para os Estados Unidos. Mayr emigrou em 1930, quando ainda jovem, mas Goldschmidt já tinha 58 anos e já havia construído uma sólida carreira quando deixou a Alemanha nazista, em 1936.

Um desenvolvimento relacionado é freqüentemente chamado de “nova sistemática”, segundo o título de um livro editado por Julian Huxley (1940). Ele se refere ao exagero do que Mayr chamou de conceito “tipológico” de espécie e sua substituição por um conceito de espécie mais adequado à genética de populações moderna (Capítulo 13). Os dois conceitos diferem no sentido que cada um faz da variação entre indivíduos de uma mesma espécie. No conceito tipológico, espécie foi definida como um conjunto de organismos mais ou menos similares em sua aparência, sendo a semelhança medida em relação a uma forma-padrão (ou “tipo”) da espécie. Uma espécie contém, então, alguns indivíduos do tipo-padrão e outros indivíduos que se desviam desse tipo. Os indivíduos-tipo são conceitualmente privilegiados, enquanto os que se desviam desse padrão apresentam algum tipo de erro.

Entretanto, o conceito de espécie como um tipo, mais os que se desviam dele era inapropriado na teoria da genética de populações. As alterações das freqüências gênicas analisadas pelos geneticistas de populações acontecem dentro de um “conjunto gênico” – isto é, um grupo de organismos que se acasalam entre si e trocam genes quando se reproduzem. A unidade fundamental é agora o conjunto de formas que se inter cruzam, independentemente de quão similares elas são entre si. A idéia de um “tipo” para uma espécie fica sem sentido em um conjunto gênico contendo muitos genótipos. Um genótipo específico não

podem mais representar a forma-padrão para a espécie, pois ele tem a mesma relevância do que qualquer outro genótipo. Um conjunto gênico não contém um ou poucos “genótipos-tipo” que representam a forma-padrão para a espécie, com os outros genótipos sendo aqueles que se desviam do “tipo”. Não existe uma forma-tipo que possa ser usada como um ponto de referência para a definição da espécie. Por isso, os geneticistas de populações acabaram por definir os membros de uma espécie pela capacidade que eles têm de se inter cruzarem, e não pela similaridade morfológica apresentada com uma forma-tipo. A síntese moderna chegou à sistemática.

...e da pesquisa sobre fósseis

Um tratamento similar foi dado à Paleontologia por George Gaylord Simpson (Figura 1.11) em *Tempo and Mode in Evolution* (*Tempo e Modo em Evolução*) (1944). Na década de 1930, muitos paleontologistas ainda insistiam em explicar a evolução em fósseis pelos chamados processos ortogenéticos – isto é, alguma tendência intrínseca (e inexplicada) de uma espécie evoluir em uma certa direção. A ortogênese é uma idéia relacionada ao conceito pré-mendeliano da mutação dirigida e às forças internas mais místicas que vimos no trabalho de Lamarck. Simpson argumentava que nenhuma observação do registro fóssil requeria esses processos. Todas as evidências eram perfeitamente compatíveis com os mecanismos de genética de populações discutidos por Fisher, Haldane e Wright. Ele também demonstrou como tópicos, como as taxas de evolução e a origem dos principais grupos novos, podiam ser analisados por técnicas derivadas dos pressupostos da síntese moderna (Capítulos 18 a 23).

A síntese moderna foi estabelecida por volta da década de 1940

Em meados da década de 1940, portanto, a síntese moderna já havia permeado todas as áreas da biologia. Os 30 membros de um “comitê para problemas comuns à genética, à sistemática e à paleontologia”, que se reuniu (com alguns outros especialistas) em Princeton, em 1947, representava todas as áreas da biologia. Eles compartilhavam um ponto de vista em comum, o ponto de vista do mendelismo e do neodarwinismo. Uma unanimidade similar de 30 figuras proeminentes da genética, da morfologia, da sistemática e da paleontologia seria difícil de ser conseguida antes daquela data. O simpósio de Princeton foi publicado como *Genetics, Paleontology, and Evolution* (*Genética, Paleontologia e Evolução*) (Jepsen *et al.*, 1949) e é, hoje, um dos bons símbolos representativos do ponto no qual a síntese se espalhou por meio da biologia. É claro, contudo, que continuaram existindo controvérsias em relação à síntese dentro de seu corpo de seguidores, bem como uma contracultura fora desse círculo. Em 1959, dois eminentes biólogos evolucionistas – o geneticista Muller e o paleontologista Simpson – celebraram, ambos, o centenário de *The Origin of Species* com ensaios com (quase) o mesmo título memorável: *One hundred years without Darwinism are enough* (*Cem anos sem darwinismo já são o suficiente*) (Muller, 1959; Simpson, 1961a).

Neste livro, veremos em detalhes as principais idéias da síntese moderna e como elas vêm desenvolvendo-se a partir de pesquisas recentes.



Figura 1.11

George Gaylord Simpson (1902-1984) com um guanaco jovem na Patagônia central, em 1930.

Resumo

- 1 Evolução significa descendência com modificações ou alteração da forma, da fisiologia e do comportamento de organismos ao longo de muitas gerações de tempo. As mudanças evolutivas dos seres vivos ocorrem em um padrão arbóreo ramificado de linhagens.
- 2 Os seres vivos possuem adaptações: isto é, eles são bem-ajustados em forma, fisiologia e comportamento para a vida no ambiente natural.
- 3 Muitos pensadores precursores de Darwin discutiram a possibilidade de as espécies transformarem-se, ao longo do tempo, em outras espécies. Lamarck é o mais conhecido deles. Porém, em meados do século XIX, a maioria dos biólogos acreditava que as espécies tinham formas fixas.
- 4 A teoria da evolução por seleção natural de Darwin explica mudanças e adaptações evolutivas.
- 5 Os contemporâneos de Darwin em geral aceitaram a idéia de evolução, mas não a sua explicação com base na seleção natural.
- 6 Darwin não postulou uma teoria da hereditariedade. Quando as idéias de Mendel foram redescobertas na virada do século XX, pensava-se, inicialmente, que elas contrariavam a teoria da seleção natural.
- 7 Fisher, Haldane e Wright demonstraram que a herança mendeliana e a seleção natural são compatíveis; a síntese dessas duas idéias é chamada de neodarwinismo ou de teoria sintética da evolução.
- 8 Durante as décadas de 1930 e 1940, o neodarwinismo gradualmente se espalhou por todas as áreas da biologia e tornou-se amplamente aceito. Ele unificou a genética, a sistemática, a paleontologia, a morfologia comparativa clássica e a embriologia.

Leituras adicionais

Um ensaio popular sobre as adaptações de pica-paus é o de Diamond (1990). Bowler (1989) apresenta uma história geral da idéia de evolução. Para ler sobre Lamarck e seu contexto, ver Burkhardt (1977) e Barthélemy-Madaule (1982); e Rudwick (1997), para Cuvier. Existem muitas biografias de Darwin; Browne (1995-2002) é uma das tantas biografias modernas que podem ser consideradas como “padrão”. A autobiografia de Darwin é uma fonte interessante. Uma maneira agradável (embora mais trabalhosa) de seguir a vida de Darwin é acompanhar a sua correspondência: uma edição para estudiosos está a caminho (Burkhardt e Smith, 1985–). Bowler (1989) discute e fornece referências a respeito da recepção e do destino das idéias de Darwin. Berry (2002) é uma antologia de leitura agradável a respeito da obra de Wallace. Sobre a síntese moderna, ver também Provine (1971), Mayr e Provine (1980), Bowler (1996) e Gould (2002b). Numbers (1998) trata da recepção americana ao darwinismo.

Existem biografias de muitos dos personagens mais importantes: Box (1978), para Fisher; Clark (1969), para Haldane; Provine (1986), para Wright. Huxley (1970-1973) e Simpson (1978) escreveram autobiografias. Laporte (2000) é uma biografia intelectual de Simpson. Ver Adams (1994), para Dobzhansky, e Powell (1997), para as contribuições do “modelo de *Drosophila*” para a evolução. Ver os artigos da edição especial de *Evolution* (1994), volume 48, páginas 1-44, para Mayr. Ver a edição especial dos *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* (2000), volume 97, páginas 6941-7055, para Stebbins.

A evolução é, provavelmente, a teoria científica mais bem coberta por escritores científicos populares. Dawkins (1986, 1989a, 1996) apresenta muitas das idéias da evolução, sobretudo aquelas relacionadas à adaptação e à seleção natural. Os ensaios populares de Gould, que apareceram inicialmente na revista *Natural History* de 1977 a 1990, foram reunidos em uma antologia de vários volumes, que apresenta muitos aspectos da biologia evolutiva (Gould, 1977b, 1980, 1983, 1985, 1991, 1993, 1996, 1998, 2000, 2002a). Jones (1999) é uma atualização popular do *Origin of Species*, de Darwin: ele mantém a estrutura original de Darwin e utiliza exemplos modernos. Mayr (2001) é uma visão geral do assunto para um leitor não-especializado e também apresenta as idéias atuais de um escritor competente.

Pagel (2002) e a enciclopédia das ciências da vida (www.els.com) são enciclopédias de evolução e de biologia, respectivamente. A enciclopédia das ciências da vida é abrangente no que diz respeito à evolução. A evolução é coberta em muitas páginas da rede, para as quais existem conexões a partir da página associada a este livro (www.blackwellscience.com/evolution). Zimmer (2001) é um livro popular sobre evolução, que acompanha uma série da PBS TV. *Trends in Ecology and Evolution* é uma boa fonte para, a partir de um único periódico, acompanhar uma ampla gama de pesquisas evolutivas.

Questões para estudo e revisão

- 1 Revise como a evolução biológica difere do desenvolvimento individual, de mudanças na composição de espécies de um ecossistema e de alguns outros tipos de alterações que você possa imaginar.
- 2 Qual é a propriedade da natureza que qualquer teoria da evolução deve obrigatoriamente explicar, sob pena de, caso contrário, ser (nas palavras de Darwin) “quase inútil”?
- 3 Como o principal conceito popular de evolução no final do século XIX e no início do século XX difere do conceito de evolução da teoria de Darwin?
- 4 Quais são as duas teorias que estão combinadas na teoria sintética da evolução?