



## ANÁLISE DA PRIMEIRA EDIÇÃO DE *A ORIGEM AS ESPÉCIES*

Prof. Carlos Guerra Schrago

Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro

[carlos.schrago@gmail.com](mailto:carlos.schrago@gmail.com) | [Google Scholar](#)

Versão de 17/01/2024 – Atualizações do texto disponíveis em [www.lbem.net.br/ensino](http://www.lbem.net.br/ensino)

Licença de utilização: Distribuição e utilização livres, sem modificação do conteúdo e com referência à fonte original.

<b>Análise de <i>A Origem das Espécies</i> (1859, primeira edição)</b>	<b>2</b>
<b>Parte 1 do <i>Origem</i>: Fundamentos processuais</b>	<b>3</b>
Capítulo 1 – Variação das espécies domesticadas	4
Capítulo 2 – Variação na natureza	6
Capítulo 3 – Luta pela sobrevivência	9
Capítulo 4 – Seleção natural	13
Capítulo 5 – Leis da variação	19
<b>Interlúdio do <i>Origem</i>: Autocrítica de Darwin</b>	<b>24</b>
Capítulo 6 – Dificuldades da teoria	24
Capítulo 7 – Instinto	29
Capítulo 8 – Hibridismo	32
<b>Parte 2 do <i>Origem</i>: Extensão do escopo explanatório para padrões macroevolutivos</b>	<b>35</b>
Capítulo 9 – Sobre a imperfeição do registro geológico	36
Capítulo 10 – Sobre a sucessão geológica dos seres orgânicos	38
Capítulo 11 – Distribuição geográfica	45
Capítulo 12 – Distribuição geográfica - <i>continuação</i>	50
Capítulo 13 – Afinidades mútuas dos seres orgânicos: Morfologia: Embriologia: Órgãos rudimentares	54
Capítulo 14 – Recapitulação e conclusão	63



## Análise de *A Origem das Espécies* (1859, primeira edição)

Após a comunicação pública de 1858, Darwin iniciou a redação de um resumo de seu grande livro *Natural Selection*, que resultou numa obra de aproximadamente 500 páginas intitulada *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, publicado em 24 de novembro de 1859 por John Murray, Londres. Nesta data, a biologia evolutiva moderna teria seu nascimento. O *Origem das Espécies* é uma obra cuja importância vai além da biologia. O livro teve consequências em praticamente todas as áreas do conhecimento humano, da metafísica às engenharias. Assim, existem muitas análises do livro sob diferentes pontos de vista. Estamos interessados aqui em entender quais, de fato, foram as contribuições e inovações darwinianas desta obra e, para tal, iremos analisar inicialmente a estrutura geral do livro.

A primeira edição do *Origem* possui 14 capítulos, que seguem após uma Introdução geral onde Darwin justifica a sua obra a iniciando com a famosa abertura “*When on board H.M.S. Beagle, as naturalist, I was much struck with certain facts in the distribution of the inhabitants of South America, and in the geological relations of the present to the past inhabitants of that continent*”. Segundo o próprio autor, portanto, a biodiversidade da América do Sul, especificamente sua biogeografia (*distribution*) e paleontologia (*geological relations*) foram cruciais para iluminar sobre o problema da origem das espécies, o “mistério dos mistérios”. Essa abertura é curiosa, pois Darwin dá a entender que já pensara no problema da evolução das espécies biológicas quando realizava sua exploração da América do Sul. Suas anotações, entretanto, indicam que Darwin apenas começou a sistematizar suas ideias após o retorno do HMS Beagle, em 1837 no seu *Notebook B*. A página 36 deste caderno contém o famoso diagrama “*I think*” que ficaria imortalizado como uma das primeiras representações do processo de diversificação da biodiversidade. A primeira referência à ideia de seleção natural só é encontrada, entretanto, em 1838, na página 136 do *Notebook D*. É nesta anotação que ele faz menção explícita ao trabalho de Malthus que acabara de ler e o processo de divergência entre espécies por seleção natural. Em 1844, temos o registro das bases da teoria darwiniana da evolução fundamentalmente finalizadas, conforme constatado no ensaio que Darwin escreveu resumando suas ideias. Na introdução original do *Origem das Espécies*, Darwin já deixa evidente que sua hipótese sobre o processo de divergência dos caracteres que resultará em espécies está intimamente associada à seleção natural e também ao processo adaptativo, o qual ele dará, pela primeira vez, uma explicação mecânica e não finalista.



De forma geral, o *Origem* pode ser entendido como uma obra composta de duas grandes partes separadas por um interlúdio. A primeira parte é dedicada à apresentação do processo de transformação e origem das espécies por meio da ação de seleção natural. A segunda parte discute as derivações que o processo apresentado na primeira parte apresenta em relação à geografia, geologia, morfologia, instintos, embriologia e sistemática da biodiversidade. O interlúdio é dedicado à autoanálise crítica do processo darwiniano de adaptação e modificação das espécies no tempo.

### Parte 1 do *Origem*: Fundamentos processuais

A parte processual do *Origem* é composta de cinco capítulos, concluídos por um capítulo de avaliação crítica da teoria. A lógica geral desses primeiros capítulos tem sido extensivamente estudada por biólogos, historiadores e filósofos da ciência. Embora existam algumas disputas entre os estudiosos da obra, é consenso que o início da apresentação do livro com a análise da variação dos organismos domesticados indica que Darwin entendia o processo de transformação realizado pelos humanos durante a domesticação de plantas e animais na formação das diversas raças e variedades seria análogo ao processo que ocorre em cima da variação existente na natureza. Desta forma, o entendimento da variação consistia em uma etapa fundamental para o arcabouço teórico que iria expor. Além disso, o processo darwiniano de seleção natural, assim como o processo realizado pelos humanos, ocorreria majoritariamente entre indivíduos de uma mesma espécie, pois estes teriam maior chance de competirem por recursos semelhantes. Isso faria que o estudo da variação intraespecífica seria central para compreender a transformação e diversificação das espécies no tempo. Embora seja verdade que Darwin pense as espécies como entidades populacionais, é mais acurado afirmar que seu raciocínio sobre as espécies utiliza a noção de um grupo de indivíduos fenotipicamente semelhantes. Ou seja, não há uma derivação que se aproxime do conceito moderno de espécies, pois encontramos uma conceituação mais assemelhada ao entendimento prático e operacional do que são espécies biológicas.

Esse processo de transformação guiado por seleção natural atuaria primariamente em características que apresentam pequena contínua variação dentro das espécies, pois isso garantiria que a atuação da seleção seria comparável aos processos geológicos graduais descritos pelo uniformitarismo de Lyell. Essas mudanças graduais da variação no tempo seriam responsáveis pela formação de grupos fenotipicamente distintos através de um processo de diversificação ramificada, razão pela qual as espécies se multiplicam no tempo. Como a atuação da seleção natural requer variação, espécies com grande quantidade de variação seriam aqueles com maior propensão a diversificar. As diferenças fenotípicas encontradas entre as entidades fenotipicamente distintas na natureza seriam consequência



de diferenciação guiada por seleção, o princípio da divergência darwiniano, associado à extinção de formas intermediárias, que sucumbiriam na competição durante a adaptação das formas à heterogeneidade do ambiente. Resultando em grupos mais ajustados às demandas ambientais e com limites demarcados na “economia da natureza”.

## Capítulo 1 – Variação das espécies domesticadas

O primeiro capítulo tem um título curioso: *Variation under domestication*. A obra, que se propunha a explicar a origem das espécies, é iniciada com um tema que pouco interessava os naturalistas de campo e evolucionistas: a variação encontrada nos organismos domesticados pelo homem. Quão estranho deve ter sido para os cientistas do século 19, acostumados com a biologia idealista germânica, com a discussão filosófica sobre a forma entre Cuvier e Geoffroy ou com os arquétipos de Owen, começar um livro aprendendo sobre um assunto de interesse de criadores de animais e horticulturistas. A estratégia de Darwin, seguindo os passos de seu herói intelectual, Charles Lyell, era evidente – usar o presente como chave para o passado. Darwin quis mostrar que os organismos domesticados exemplificavam mudanças ocorridas dentro das espécies em tempo curto, através de modificações guiadas pelo homem. Esta seleção artificial, um termo criado por Darwin, gerou formas bastante diferenciadas e, além disso, mesmo após passar pelo processo seletivo, estas espécies domésticas ainda apresentavam variação selecionável. Sobre a análise desta variação, portanto, Darwin concluía que ela não era direcionada (ao contrário da hipótese de Lamarck) e, aparentemente, era também infinita.

O capítulo 1 trata de temas que seriam foco de intensa discussão nos anos seguintes. Podemos afirmar que Darwin efetivamente tornou a análise da origem e distribuição da variação intraespecífica um problema importante em biologia e intimamente associado ao entendimento do processo de diversificação e adaptação. Neste capítulo, é também evidente que a compreensão de Darwin sobre a variação ainda era bastante influenciada pela noção de que o ambiente é um agente gerador de variação potencialmente herdável. Esse é um dos pilares da teoria de Lamarck. Entretanto, para Darwin, embora o ambiente fosse capaz de intensificar a variação, esta não era claramente direcionada para responder às necessidades dos organismos. Ou seja, o componente teleológico é atenuado.



Uma característica importante do argumento de Darwin é seu entendimento de que a utilização da variação intraespecífica das espécies domesticadas como uma analogia ao processo natural requer que as formas selecionadas artificialmente sejam estáveis:

“If it could be shown that our domestic varieties manifested a strong tendency to reversion,—that is, to lose their acquired characters, whilst kept under unchanged conditions, and whilst kept in a considerable body, so that free intercrossing might check, by blending together, any slight deviations of structure, in such case, I grant that we could deduce nothing from domestic varieties in regard to species. But there is not a shadow of evidence in favour of this view.”

Desta forma, ele garante que a utilização da seleção artificial como analogia é válida, pois as formas específicas da natureza também apresentam estabilidade fenotípica. Na verdade, ele sugere que muitas das espécies domesticadas apresentam variação suficientemente grande para serem caracterizadas como variedades ou mesmo oriundas de espécies naturais distintas:

“[...] when we find that there are hardly any domestic races, either amongst animals or plants, which have not been ranked by some competent judges as mere varieties, and by other competent judges as the descendants of aboriginally distinct species”

Uma parte significativa do primeiro capítulo é justamente dedicada à defesa de que muitas das formas notavelmente diferentes encontradas nas espécies domesticadas não é oriunda de processos de domesticação independentes a partir de diferentes espécies selvagens. São, de fato, consequência de divergência a partir de uma única espécie ancestral. Os pombos domésticos são os exemplos principais de Darwin neste momento. Desta forma, existiria a comprovação de que divergências fenotípicas significativas podem ocorrer a partir de seleção artificial.

No primeiro capítulo do *Origem* Darwin também explicita as circunstâncias favoráveis à eficácia da seleção artificial. Inicialmente, quanto maior o grau de variação existente, maior será o material disponível para seleção. Como qualquer variação com eventual interesse aos humanos surge de forma ocasional, quanto maior o número de indivíduos disponíveis, maior será a chance de ocorrência de características vantajosas. O selecionador também deverá estar atento aos menores desvios existentes nas qualidades e estruturas dos indivíduos, ou a seleção não será eficaz. Finalmente, em animais de sexos separados, a prevenção de cruzamentos indesejados é importante para a formação de novas raças. Isso pode ser evidentemente alcançado através do isolamento espacial dos indivíduos. Em síntese, podemos traçar as seguintes conclusões acerca da visão darwiniana sobre a seleção artificial: (1) a análise da variação existente é primordial para a compreensão do processo de transformação das espécies selvagens em raças domesticadas; (2) essa variação se origina de forma primariamente não



direcionada nos indivíduos. Embora Darwin mencione repetidamente a importância do ambiente em gerar a variação, a criação de uma variação útil é majoritariamente ocasional; (3) o tamanho da população (número de indivíduos selecionados) é crucial para o sucesso da seleção, pois populações maiores possibilitam o aparecimento de variações úteis; e (4) barreiras ao cruzamento livre entre as variantes devem ser implementadas.

A parte final do primeiro capítulo é dedicada à demonstração de que a divergência fenotípica observada nas espécies domesticadas não é apenas causada por componentes ambientais ou hábito, mas resultado de “seleção inconsciente” dos humanos. Neste caso, os humanos atuaram principalmente em cima da variação ínfima encontrada nas populações das espécies domesticadas de forma a direcionar a mudança da forma conforme suas necessidades. Já na abertura do *Origem*, é evidente que Darwin compreende que a seleção (natural ou artificial) é um processo criativo que consequentemente resulta em divergência da forma. De forma geral, o *Origem das Espécies* se inicia evidenciando as características principais do estilo de Darwin: (a) a utilização de inúmeros exemplos para justificar cada etapa de sua argumentação (muitas de suas observações são particularmente perspicazes); (b) sua argumentação é frequentemente analógica; e (c) guiada pelo princípio uniformitarista de Lyell. A utilização de exemplos para justificar suas conclusões mostra o cuidado que Darwin teve em demonstrar que sua teoria evolutiva não era uma especulação filosófica qualquer. Ele se esforçou para citar dados abundantes, muitos coletados por pesquisadores independentes, que fossem favoráveis ou que poderiam ser explicados por sua hipótese. Essa é uma ruptura significativa com as grandes teorias especulativas que existiam sobre o processo de transformação das espécies biológicas, tanto na escola francesa (e.g., Lamarck e Geoffroy) como na germânica (e.g., Kiehmeyer e Goethe). Essas grandes hipóteses evolutivas já eram amplamente discutidas pelos intelectuais, como evidenciado pelo sucesso editorial de *Vestígios da História Natural da Criação*. Darwin não desejava que sua obra fosse equiparada com esses textos.

## Capítulo 2 – Variação na natureza

No capítulo seguinte, o capítulo 2, Darwin dá sequência à análise da variação, agora na natureza. De forma geral, ele particularmente se interessa na variação intraespecífica que se aproxima da variação encontrada entre espécies. Através de sua ampla experiência de coleta, faz correlação entre variação interespecífica em gêneros especiosos com a variação encontrada dentro das espécies. Este capítulo é iniciado com a exposição clara de um dos principais vácuos teóricos deixados pelo *Origem*: a



ausência de uma definição objetiva do que é a espécie biológica. No primeiro parágrafo, o leitor é apresentado à seguinte afirmação:

"Nor shall I here discuss the various definitions which have been given of the term species. No one definition has as yet satisfied all naturalists; yet every naturalist knows vaguely what he means when he speaks of a species. Generally the term includes the unknown element of a distinct act of creation."

A partir da qual conclui-se que existiam várias definições de espécie, embora nenhuma fosse universalmente aceita pelos naturalistas naquele momento. Entretanto, curiosamente, todo naturalista soubesse vagamente o que ele quer dizer quando fala sobre espécie. Ou seja, espécies são o que os naturalistas afirmam ser. Evidentemente, essa é uma definição insuficiente e o fato de Darwin não sentir necessidade de elaborar neste problema, evidencia que, para ele, isto seria irrelevante para compreender o processo de origem das espécies. Para os biólogos contemporâneos, ignorar uma definição minimamente satisfatória de espécie biológica numa obra que objetiva justamente investigar a origem destas entidades seria inconcebível. Portanto, é necessário compreender as razões que fizeram Darwin caracterizar este problema como secundário. Muitos estudiosos já se debruçaram exatamente sobre esta questão e não existe ainda um consenso. Uma possibilidade é que Darwin trabalhava com um conceito puramente fenotípico de espécies, implicando que diferenças entre variedades intraespecíficas e aquelas encontradas entre espécies são apenas uma questão de gradação ao invés de qualidade. Nestes casos, a opinião do naturalista serviria como critério de demarcação:

"Hence, in determining whether a form should be ranked as a species or a variety, the opinion of naturalists having sound judgment and wide experience seems the only guide to follow."

Desta forma, espécies seriam simplesmente variedades com maior diferenciação morfológica e comportamental. Assim, a explicação de como a divergência fenotípica pode ocorrer na natureza estaria intimamente ligada à origem das espécies.

A seguir, Darwin se depara com o problema dos gêneros com espécies que apresentam um alto nível de polimorfismo. Ao longo da argumentação, ele observa que a geografia deve ter algum papel na diferenciação fenotípica:

"Amongst animals which unite for each birth, and which are highly locomotive, doubtful forms, ranked by one zoologist as a species and by another as a variety, can rarely be found within the same country, but are common in separated areas."



Entretanto, a natureza desta divergência fenotípica ainda é relacionada ao grau. Por exemplo, nos pássaros de Galápagos, a diferenciação fenotípica associada à geografia é essencialmente indistinguível daquela relacionada à diferenciação de quaisquer outras variedades:

“Many years ago, when comparing, and seeing others compare, the birds from the separate islands of the Galapagos Archipelago, both one with another, and with those from the American mainland, I was much struck how entirely vague and arbitrary is the distinction between species and varieties.”

Uma outra observação interessante, feita no início do capítulo 2, é sobre a ocorrência de variação intraespecífica em “características importantes” para o indivíduo, ou seja, aquelas que ocorrem em órgãos fundamentais para a fisiologia do organismo. Darwin admite que essas características variam menos que aquelas que, em princípio, não possuem uma importância direta para os indivíduos. Embora, segundo ele, ainda apresentem variação selecionável. Após a apresentação dos argumentos defendendo que a separação entre variedades e espécies é marcada apenas por gradação de pequenas diferenças e que, além disso, a separação entre variedades e espécies é muitas vezes arbitrária, Darwin inicia análise de espécies dominantes. No fechamento do seu argumento inicial, ele afirma:

“From these remarks it will be seen that I look at the term species, as one arbitrarily given for the sake of convenience to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety, which is given to less distinct and more fluctuating forms. The term variety, again, in comparison with mere individual differences, is also applied arbitrarily, and for mere convenience sake.”

Espécies dominantes para Darwin são aquelas com ampla extensão geográfica ou que apresentam um número grande de indivíduos. Segundo ele, essas espécies são justamente aquelas que produzem um número maior de variedades “bem demarcadas” que, para Darwin, consiste de espécies incipientes. O argumento vai além, pois gêneros que contêm muitas espécies são justamente aqueles com maior extensão geográfica. Neste sentido, Darwin implica que as causas responsáveis pela origem das variedades intraespecíficas são as mesmas daquelas responsáveis pela origem das espécies dentro dos gêneros. Darwin inclusive argumenta:

“On the other hand, if we look at each species as a special act of creation, there is no apparent reason why more varieties should occur in a group having many species, than in one having few.”

O resultado que Darwin reporta ter obtido de que espécies com muitas variedades estão presentes em gêneros com muitas espécies também indicaria que, em suas palavras, o “processo de manufatura de espécies” seria homogêneo no tempo:



“All that we want to show is, that where many species of a genus have been formed, on an average many are still forming; and this holds good.”

A conclusão do segundo capítulo retoma à questão diferença entre variedades e espécies ser apenas em relação de grau de diferenciação fenotípica, acumuladas a partir de pequenas diferenças. Darwin afirma que a formação de espécies ocorre por um princípio de divergência de caracteres:

“Undoubtedly there is one most important point of difference between varieties and species; namely, that the amount of difference between varieties, when compared with each other or with their parent-species, is much less than that between the species of the same genus. But when we come to discuss the principle, as I call it, of Divergence of Character, we shall see how this may be explained, and how the lesser differences between varieties will tend to increase into the greater differences between species.”

O capítulo 2 do *Origem* discorre sobre alguns dos pontos que seriam justamente alvos da crítica ao cerne da teoria darwiniana no período de transição entre os séculos 19-20, o período que foi cunhado de “eclipse do darwinismo” por Julian Huxley. Inicialmente, alguns biólogos, principalmente William Bateson já no final do século 19, e posteriormente de Vries e Morgan discordariam que a diferença entre espécies e variedades seria apenas associada ao grau da diferenciação de características majoritariamente contínuas. Essa hipótese de Darwin seria ainda defendida por Weldon, Pearson e a escola biométrica. *Materials for the Study of Variation* (1894) de Bateson era, principalmente, uma crítica a este pilar darwiniano. Além disso, outro tema que veio à tona neste mesmo período foi a definição de espécies biológicas e, conseqüentemente, o processo de especiação em si. Principalmente pelo vácuo conceitual deixado pela tradição darwiniana. Neste sentido, *The Material Basis of Evolution* (1940) de Richard Goldschmidt, é a obra mais emblemática, onde há uma defesa de que os processos associados à formação de variedades intraespecíficas seriam distintos daqueles envolvidos no processo de especiação. A principal resposta à Goldschmidt viria de Ernst Mayr, em seu *Systematics and the Origin of Species* (1942). Curiosamente, embora muitos biólogos da primeira metade do século 20 se considerassem darwinistas, como é o caso de Mayr, seus conceitos de espécie biológica frequentemente seriam opostos àquele utilizado por Darwin no *Origem*.

### Capítulo 3 – Luta pela sobrevivência

Nos capítulos 3, encontramos o início da descrição da lógica de Malthus aplicada às populações naturais e a relação da seleção natural com a divergência de caracteres. No terceiro capítulo, Darwin praticamente apresenta um resumo do argumento malthusiano e propõe-se a demonstrar que o mesmo ocorre também nas populações naturais através da impossibilidade ambiental (e energética) de sustentar toda a capacidade reprodutiva das espécies. Por consequência, então, ocorre uma eliminação



de indivíduos da população através de diversas etapas de “checagem” (*checks*). Essa eliminação não ocorre ao acaso, pois aqueles menos hábeis no gerenciamento dos recursos energéticos seriam eliminados primariamente. Darwin também argumenta que, devido às diversas limitações ao crescimento do número de indivíduos de forma exponencial, existirá competição entre os organismos. Esta competição será mais intensa entre indivíduos mais próximos evolutivamente (mais próximos na organização lineana), pois estes possuem demandas fisiológicas semelhantes.

A inserção dos temas relacionados à lógica malthusiana após a análise da variação e da seleção artificial é perspicaz e, ao mesmo tempo, curiosa. Lembremos que o *Origem* é iniciado justamente com a apresentação do problema de como os humanos conseguiram domesticar e modificar ao longo dos anos espécies selvagens, resultando muitas vezes em divergências fenotípicas similares àquelas encontradas entre variedades ou mesmo espécies naturais que, para Darwin, diferiam apenas numa questão de grau de divergência morfológica (segundo capítulo). O problema deixado em aberto no segundo capítulo é, portanto, claro: se no caso das espécies modificadas foram os humanos os agentes causadores da divergência através de um processo de seleção, qual seriam os agentes e o processo responsáveis pela divergência das espécies selvagens? Evidentemente, a participação dos agentes humanos não existe. O que poderia então substituí-los?

É neste ponto que a extensão do insight que Darwin teve em 28 de setembro de 1838 (Notebook D, pág.136), após a leitura de *Principles of Population* de Malthus fica evidente. Ao contrário das espécies domesticadas, as espécies naturais passariam por checagens constantes de indivíduos que variam fenotipicamente. Essa checagem ocorreria por imposições físico-químicas, biológicas e demográficas, embora na argumentação central darwiniana, o crescimento exponencial do número de indivíduos seja o principal. A divergência de caracteres entre os indivíduos seria uma consequência desse processo de eliminação seletiva. Além disso, esse processo também resultaria em organismos finamente ajustados aos seus ambientes, ou seja, seria a origem das adaptações.

A inserção do problema da origem das adaptações nesta etapa da obra chama atenção. Logo no primeiro parágrafo do capítulo 3, após sustentar que a existência de variação nas espécies por si só não explica como as espécies surgem:

“But the mere existence of individual variability and of some few well-marked varieties, though necessary as the foundation for the work, helps us but little in understanding how species arise in nature.”

Darwin subitamente afirma:



“How have all those exquisite adaptations of one part of the organisation to another part, and to the conditions of life, and of one distinct organic being to another being, been perfected? We see these beautiful co-adaptations most plainly in the woodpecker and missletoe; and only a little less plainly in the humblest parasite which clings to the hairs of a quadruped or feathers of a bird; in the structure of the beetle which dives through the water; in the plumed seed which is wafted by the gentlest breeze; in short, we see beautiful adaptations everywhere and in every part of the organic world.”

O leitor é apresentado ao problema da adaptação de maneira repentina, possivelmente evidenciando que para Darwin o processo responsável pela origem das adaptações era justamente o mesmo daquele responsável pela origem das espécies. Não existiria razão para justificar, portanto, a inclusão súbita da origem das adaptações na obra. Isso expõe um outro pilar importante, embora pouco mencionado, da teoria darwiniana: o processo responsável pela divergência morfológica, que é equivalente à especiação para Darwin, tem como consequência o ajuste da fisiologia dos organismos ao meio. Assim, pode-se afirmar que o processo de geração da biodiversidade seria fundamentalmente adaptativo. A origem das espécies (divergência morfológica) e a origem das adaptações são duas consequências do mesmo processo, a seleção natural. Efetivamente, a primeira conceituação de seleção natural encontrada no *Origem* (pág. 61) é dada justamente após a primeira exposição do problema da adaptação:

“I have called this principle, by which each slight variation, if useful, is preserved, by the term of Natural Selection, in order to mark its relation to man's power of selection.”

A abertura do capítulo 3 também deixa evidente o tipo de variação que Darwin entende como sendo a mais relevante para o processo de ajuste (adaptação) e divergência (especiação): as mudanças morfológicas pequenas. Na mesma página onde encontramos a primeira conceituação de seleção natural, a palavra “*slight*” como caracterização da variação selecionável ocorre três vezes.

Darwin dá sequência ao argumento mencionando as evidências sobre a existência de uma “severa competição” entre os organismos na natureza, uma “luta pela sobrevivência”, referenciando os estudos de De Candolle e Lyell, e expõe a existência de uma “economia da natureza”, cuja dinâmica pode apenas ser compreendida com a lógica da luta pela sobrevivência exposta:

“We behold the face of nature bright with gladness, we often see superabundance of food; we do not see, or we forget, that the birds which are idly singing round us mostly live on insects or seeds, and are thus constantly destroying life; or we forget how largely these songsters, or their eggs, or their nestlings, are destroyed by birds and beasts of prey; we do not always bear in mind, that though food may be now superabundant, it is not so at all seasons of each recurring year.”



Darwin alerta que esta luta pela sobrevivência deve ser compreendida de forma metafórica, pois não consiste apenas da competição entre indivíduos ou entre indivíduo e meio físico-químico, mas também o sucesso em deixar descendentes. A primeira menção formal ao trabalho de Malthus ocorre na página 63, numa reafirmação de que a taxa de crescimento populacional é superior à capacidade de um ambiente:

“A struggle for existence inevitably follows from the high rate at which all organic beings tend to increase. Every being, which during its natural lifetime produces several eggs or seeds, must suffer destruction during some period of its life, and during some season or occasional year, otherwise, on the principle of geometrical increase, its numbers would quickly become so inordinately great that no country could support the product. Hence, as more individuals are produced than can possibly survive, there must in every case be a struggle for existence, either one individual with another of the same species, or with the individuals of distinct species, or with the physical conditions of life. It is the doctrine of Malthus applied with manifold force to the whole animal and vegetable kingdoms.”

Para Darwin, uma evidência de que as espécies possuem uma capacidade reprodutiva maior que o suportado pelo ambiente é o fato de que o número de indivíduos observados numa área aumenta em épocas de abundância de recursos. Assim, o aumento seria consequência ou do aumento da taxa de fertilidade ou diminuição da taxa de mortalidade. Para Darwin, o aumento da taxa de fertilidade disparado condições seria improvável, restando a diminuição da taxa de mortalidade associada ao aumento de recursos como a explicação mais plausível. Na sequência do capítulo 3, Darwin apresenta claramente a noção de cadeia alimentar, algo que seria incorporado na ciência ecologia, inexistente neste momento. Efetivamente, no terceiro capítulo ele se apresenta como um teórico com uma percepção sistêmica avançada das relações entre os organismos. Num momento de grande perspicácia, Darwin também observa que o processo de seleção natural também seria uma explicação mais plausível para a extinção de espécies do que o catastrofismo de Cuvier. Para Darwin, a extinção das espécies teria causas fundamentalmente ecológicas. Além disso, existe a exposição da noção moderna de nicho ecológico, pois a competição entre os organismos seria mais acentuada quando estes compartilham modos de vida semelhantes:

“But the struggle almost invariably will be most severe between the individuals of the same species, for they frequent the same districts, require the same food, and are exposed to the same dangers.”

Na parte final do capítulo 3, o leitor encontra as exposições mais evidentes do impacto da teoria econômica liberal de Adam Smith no pensamento de Darwin, embora não exista qualquer referência direta a este pensador. Darwin entende que o equilíbrio que observamos nas relações complexas entre os organismos é resultado da ação de agentes individuais que objetivam a maximização da utilização



dos recursos. Assim como a “mão invisível” de Smith, esse processo levaria a um equilíbrio sistêmico através de múltiplas “checagens” do número de indivíduos em cada espécie, resultando no ajuste das espécies ao meio (adaptação) e divergência entre as espécies (especialização/especiação). O argumento darwiniano é primariamente verbal e, portanto, ele insiste em fornecer exemplos para corroborar sua linha de pensamento. Assim como os capítulos anteriores, entretanto, não existe uma apresentação clara de como o processo de seleção natural atuando em variações diminutas resulta na formação efetiva de espécies.

Para os biólogos contemporâneos, o terceiro capítulo do *Origem* é, em essência, um texto de ecologia, com insights que seriam apenas desenvolvidos pelos ecólogos principalmente no século 20. Curiosamente, este capítulo seria também reconhecido pelos economistas contemporâneos como uma aplicação dos princípios da teoria econômica liberais na relação entre as espécies. Entretanto, conforme observado pelo historiador francês Jean Gayon, o uso da teoria demográfico de Malthus feito por Darwin é, em essência, invertido. Para Malthus, a limitação dos recursos que impediam o crescimento exponencial das populações era um fator que levava à estabilidade do sistema. Na teoria darwiniana, não há estabilidade das espécies no espaço-tempo, pois elas diversificam em linhagens novas, se aperfeiçoando às condições ambientais. Conforme mencionamos, até o terceiro capítulo do *magnum opus* de Darwin, o leitor não é apresentado ao processo de diversificação. Para Darwin, aparentemente, o mecanismo de origem das adaptações era suficiente para compreender a divergência entre as variedades. Pouca ou nenhuma menção é dada à relevância, se alguma, do isolamento reprodutivo neste processo de divergência morfológica entre as variedades. Por fim, é válido refletirmos sobre o parágrafo de conclusão do terceiro capítulo do *Origem* na utilização de metáforas fortes sobre as interações entre os organismos, pois diversos desdobramentos da teoria darwiniana em áreas além da biologia foram baseados na lógica da “luta pela sobrevivência”:

“All that we can do, is to keep steadily in mind that each organic being is striving to increase at a geometrical ratio; that each at some period of its life, during some season of the year, during each generation or at intervals, has to struggle for life, and to suffer great destruction. When we reflect on this struggle, we may console ourselves with the full belief, that the war of nature is not incessant, that no fear is felt, that death is generally prompt, and that the vigorous, the healthy, and the happy survive and multiply.”

#### Capítulo 4 – Seleção natural

No quarto capítulo, intitulado de “Seleção natural”, Darwin começa a resolver diversas questões que ficaram abertas nos capítulos anteriores, marcados pela justificação da analogia entre o processo de domesticação, onde ocorreu, segundo ele, dois tipos de seleção artificial: inconsciente e metódica, e



a seleção da variação que ocorre nas populações naturais. Lembremos que, até este momento, Darwin não estabelecera uma explicação clara de como o processo adaptativo pode originar diferentes espécies. Neste capítulo, esse problema é resolvido, através da compreensão de como a divergência de caracteres ocorre entre os indivíduos de uma espécie. Neste capítulo também encontramos a única figura do *Origem*, a famosa figura da ramificação das linhagens, em forma de árvore, ao longo das gerações. Uma figura semelhante à representação da ramificação das linhagens rascunhada no diagrama “*I think*” do Notebook B de 1837, demonstrando que Darwin se dedicou ao problema da divergência por ramificação das linhagens por, no mínimo, mais de 20 anos (1837-1858). De certa forma, o capítulo 4 talvez seja o mais relevante para compreensão da teoria darwiniana para formação de novas espécies. Embora muitos autores tenham sugerido que Darwin falhou em propor uma teoria da especiação justamente numa obra com nome sugestivo de *Origem das Espécies*, dando prioridade ao processo de adaptação (em grande parte por evitar fornecer uma definição objetiva de espécie biológica), este quarto capítulo demonstra que esta crítica talvez seja injusta. Este capítulo também evidencia diversos problemas sobre o entendimento acerca da variação e hereditariedade que seriam investigados pelos biólogos nas próximas décadas e se tornariam foco de intenso debate. Enfim, não é exagero afirmar que o capítulo 4 do *Origem* sumariza toda a extensão do impacto que o gênio de Darwin teve nas ciências biológicas.

Não surpreendentemente, o capítulo inicia com colocações sobre o problema da adaptação, evidenciando como que o processo de formação de adaptações era crucial para o pensamento de Darwin sobre a origem das espécies. Na abertura deste capítulo, Darwin também fornece uma segunda formulação do processo de seleção natural. Note que ele recorrentemente formula o processo da seleção usando diferentes termos. Aqui, ele afirma:

“This preservation of favourable variations and the rejection of injurious variations, I call Natural Selection. Variations neither useful nor injurious would not be affected by natural selection, and would be left a fluctuating element, as perhaps we see in the species called polymorphic.”

Deixando claro que caso a variação não seja vantajosa ou desvantajosa, ela será guiada por flutuação. Ou seja, ao menos nesta passagem, entendemos que Darwin não compreendia que toda variação tinha uma utilidade imediata. É também neste capítulo que ele inicia a exposição de sua teoria para explicar a diversidade no espaço, ou seja, horizontal. Até este momento, ao abordar majoritariamente o problema da adaptação, Darwin analisa a transformação de uma espécie no tempo com a ação da seleção natural. Desta forma, a diversidade (i.e., divergência morfológica) é criada entre as formas separadas no tempo (vertical), mas não espacialmente, pois uma forma substitui a outra. Usando



termos contemporâneos, isso se assemelharia ao processo de anagênese. Entretanto, a formação de divergência fenotípica entre espécies presentes no mesmo instante do tempo, não havia sido explorada com detalhes na obra. Na primeira parte do capítulo 4, Darwin inicia a exposição de sua teoria para explicar a diversidade horizontal dos seres vivos, um processo similar ao de cladogênese. Este processo de diversificação estaria intimamente associado à disponibilidade de lugares desocupados na “política da natureza” (*polity of nature*). Assim, a formação de espécies no espaço estaria relacionada à disponibilidade de nichos.

"Now, if any slight innate change of habit or of structure benefited an individual wolf, it would have the best chance of surviving and of leaving offspring. Some of its young would probably inherit the same habits or structure, and by the repetition of this process, a new variety might be formed which would either supplant or coexist with the parent-form of wolf. Or, again, the wolves inhabiting a mountainous district, and those frequenting the lowlands, would naturally be forced to hunt different prey; and from the continued preservation of the individuals best fitted for the two sites, two varieties might slowly be formed. These varieties would cross and blend where they met; but to this subject of intercrossing we shall soon have to return."

Darwin deixa explícito que a chance de criar essas variedades seria diretamente proporcional à quantidade de variação e, conseqüentemente, ao tamanho das populações naturais. Populações com grande número de indivíduos distribuídos em ampla área espacial possuem maior chance de darem origem a variações úteis para a seleção natural. Possibilitando a formação de variedades especializadas dentro da espécie. Vale ressaltar que ele realça a importância de variações diminutas entre os indivíduos e que a ação da seleção natural é “far too slight to be appreciated by us.” (pág. 94). Ao final do século 19, Bateson sarcasticamente afirmaria que ao dizer que a ação da seleção não é notável para nós, faz que ele sequer precise ser estudado.

Uma das seções importantes do capítulo 4 é a apresentação do processo de seleção sexual. Este processo é definido por Darwin como

“This [seleção] depends, not on a struggle for existence, but on a struggle between the males for possession of the females; the result is not death to the unsuccessful competitor, but few or no offspring. Sexual selection is, therefore, less rigorous than natural selection.”

Portanto, a seleção sexual seria um tipo específico de seleção que não estaria associada ao ajuste do organismo ao ambiente, mas sim à capacidade de acesso ao sexo oposto para fins reprodutivos. Ao afirmar que a seleção sexual é menos rigorosa que a seleção natural, Darwin dá a entender que quando uma característica diminui a chance do indivíduo se manter vivo, embora aumente a chance dele se reproduzir, ela não seria selecionada. É relevante mencionar que o processo de seleção sexual não foi



amplamente aceito, mesmo entre aqueles pesquisadores que concordavam que a seleção natural seria a força motriz das mudanças evolutivas, Alfred R. Wallace talvez seja o caso mais emblemático. Wallace nunca concordou com a separação das etapas de adaptação ao ambiente e sucesso reprodutivo em duas instâncias explanatórias distintas.

Darwin segue o quarto capítulo analisando o inter cruzamento de indivíduos. O entendimento do autor, baseado em dados coletados por criadores e outros pesquisadores, é que a cruzamento entre indivíduos de variedades distintas gere uma prole com maior vigor. Entretanto, o cruzamento entre indivíduos de espécies distintas tende a resultar em indivíduos com vigor reduzido. Não é claro qual o argumento que Darwin estava desenvolvendo neste momento do texto pois, como ele mesmo afirma, ao iniciar essa seção “I must here introduce a short digression”. Possivelmente, esta seção é uma introdução à seguinte, onde ele, pela primeira vez, atribui uma característica não gradativa à definição de espécie biológica, embora ele próprio aparentemente não tenha dado valor à afirmação:

“Intercrossing plays a very important part in nature in keeping the individuals of the same species, or of the same variety, true and uniform in character.”

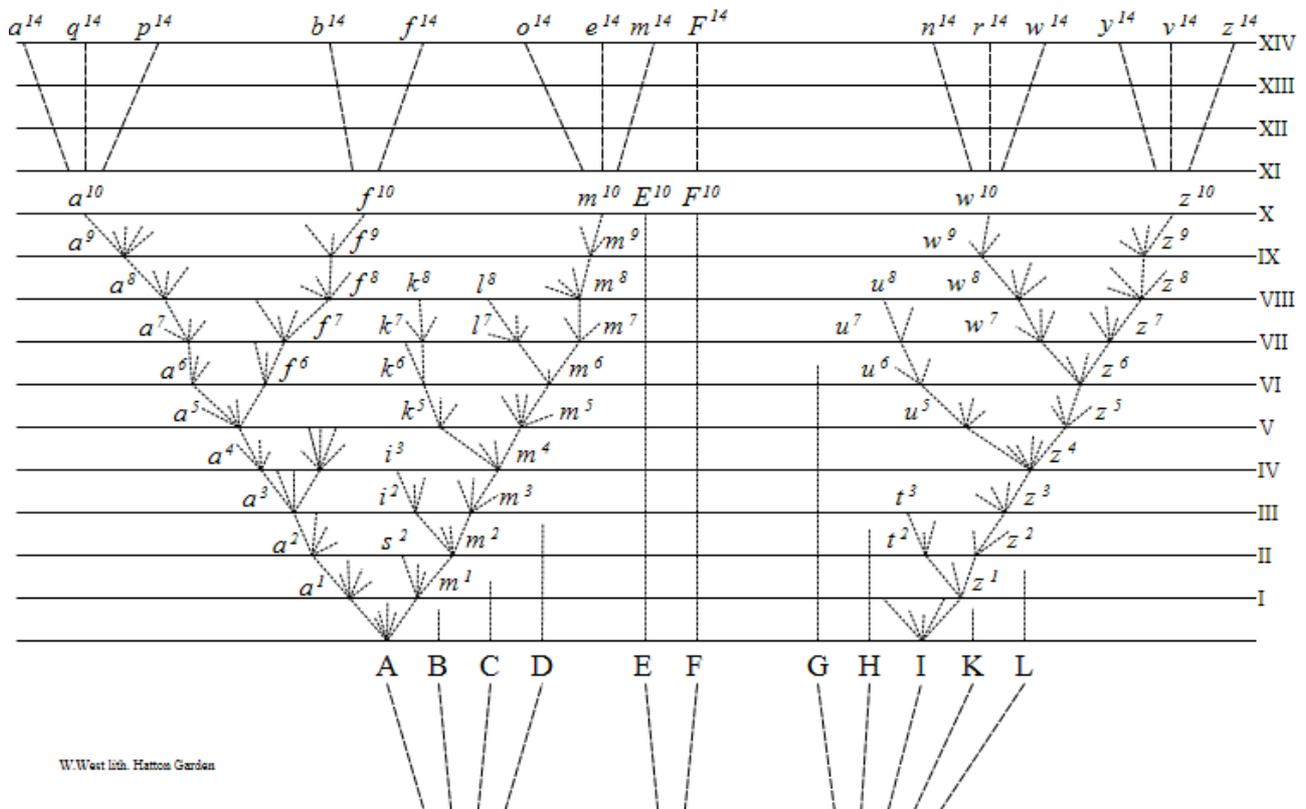
Isso possivelmente ocorreu, pois Darwin entendia que a definição da espécie dada pelo taxonomista era primariamente associada à divergência de caráter. Desta forma, processos que resultavam na uniformidade dos caracteres não poderiam ser a definição da entidade em si, mas sim um processo. Curiosamente, a capacidade de reprodução com descendentes férteis seria justamente o critério de definição de espécie biológica décadas depois para os arquitetos da Síntese evolutiva. Evidentemente, como a esterilidade muitas vezes também é um critério gradativo (assim como a divergência morfológica), a definição dada pela Síntese não se distinguia de forma completa do conceito darwiniano.

Nesta mesma seção, “Circumstances favourable to natural selection”, Darwin inicia a exposição da sua teoria sobre o processo de especiação. Em termos contemporâneos, podemos afirmar que a teoria de Darwin sobre especiação é majoritariamente uma teoria ecológica. A especiação para Darwin ocorre quando existe variação dentro das espécies e esta variação encontra fatores ambientais distintos ou, na palavra do autor, diferentes espaços na “polity of nature”. Uma noção muito similar ao conceito moderno de nicho ecológico. Desta forma, a divergência que formará inicialmente variedades distintas depende da existência de nichos diferentes a serem ocupados. Darwin reconhece claramente a importância do isolamento neste processo de divergência das linhagens:



“Isolation, also, is an important element in the process of natural selection. In a confined or isolated area, if not very large, the organic and inorganic conditions of life will generally be in a great degree uniform; so that natural selection will tend to modify all the individuals of a varying species throughout the area in the same manner in relation to the same conditions. Intercrosses, also, with the individuals of the same species, which otherwise would have inhabited the surrounding and differently circumstanced districts, will be prevented. But isolation probably acts more efficiently in checking the immigration of better adapted organisms, after any physical change, such as of climate or elevation of the land, &c.; and thus new places in the natural economy of the country are left open for the old inhabitants to struggle for, and become adapted to, through modifications in their structure and constitution.”

O isolamento, portanto, atua de forma a permitir que os indivíduos presentes na área sejam selecionados diferentemente. Esse processo seria otimizado se a imigração de indivíduos da mesma espécie, supostamente mais aptos, fosse interrompida. Assim, o isolamento é um facilitador ou catalizador. A força responsável pela divergência é seleção natural. Assim, o processo de especiação é equivalente ao processo de atuação da seleção natural no ajuste das populações de indivíduos aos diferentes nichos. No capítulo 4 também fica evidente que Darwin entende o processo de especiação (i.e., divergência fenotípica) em duas dimensões, similares aos conceitos modernos de anagênese e cladogênese. No primeiro processo, através de competição entre indivíduos de uma mesma espécie, ocorreria a substituição de uma forma por outra. Criando duas espécies distintas no eixo temporal (vertical), embora no eixo espacial (horizontal) não houvesse aumento no número de espécies. O segundo processo criaria duas formas distintas no espaço, existentes no mesmo momento temporal. O processo vertical seria um processo de substituição simples. Entretanto, para descrever o segundo processo, Darwin utiliza o único diagrama presente no *Origem*. Ele chama esse processo horizontal de divergência fenotípica de “divergence of character”.



Nesta única figura encontrada no *Origem*, o eixo horizontal representa a divergência fenotípica, enquanto o eixo vertical representa o tempo, medido em gerações, com linhas marcando o intervalo de mil gerações. As linhas tracejadas verticais representam relação ancestral-descendente. Inicialmente, observamos a existência das espécies A-L há várias gerações no passado. Darwin então supõe que duas dessas espécies (A e I) apresentam ampla distribuição espacial. Isto significaria que estas duas espécies variam que as outras. Esta variação está representada pelas linhas tracejadas que irradiam a partir de A e I. Quando mais próximas as linhas que partem de A mais semelhantes são as formas intraespecíficas. Dos descendentes de A, duas variantes ( $a^1$  e  $m^1$ ) conseguem ter sucesso e chegar até o momento do tempo marcado pela linha horizontal I. As outras formas intermediárias entre  $a^1$  e  $m^1$  sucumbiram, ou seja, foram extintas. Notemos que  $a^1$  e  $m^1$  são justamente as formas mais divergentes dos descendentes de A. Para Darwin, esta situação aumentaria a chance de evitar competição entre os indivíduos  $a^1$  e  $m^1$ , pois eles estariam em nichos diferentes na economia da natureza. Lembremos que, quanto mais similar, maior a chance de competição por recursos. As formas intermediárias  $a^1$  e  $m^1$  foram extintas por um processo gradual de competição. Elas simplesmente não estariam plenamente adaptadas para ocupar os espaços utilizados por  $a^1$  e  $m^1$  na política da natureza. Assim, no tempo marcado pela linha horizontal I, existirá uma separação entre



as formas  $a^1$  e  $m^1$  uma vez que os intermediários não existem. A extinção é, portanto, um processo puramente ecológico que tem como consequência aumentar as brechas que existe entre as formas dos seres vivos. Sem competição e extinção, enxergaríamos, portanto, uma gradação mais fina entre as formas existentes. Uma vez que Darwin entende que as espécies biológicas são simplesmente definidas por diferenciação morfológica, o processo horizontal de divergência de caracteres seria um processo de especiação. Além disso, esse processo seria inteiramente adaptativo, pois a seleção natural atuou no ajuste das variantes existentes aos diferentes nichos, resultando em brechas (“gaps”) no universo de formas possíveis.

É interessante notar que Darwin entendia que a capacidade de variação não era homogênea entre as espécies. No instante inicial, apenas as espécies A e I possuem variação. Entretanto, o esquema apresentado nesta seção admite que a capacidade de gerar variação aparentemente é uma propriedade herdada, pois em cada uma das linhagens A e I, a cada geração uma quantidade relativamente constante de variantes são gerados. O oposto ocorre com as outras espécies, particularmente a espécie F, que apresenta uma linhagem que não variou e não foi extinta ao longo das gerações mostradas.

## Capítulo 5 – Leis da variação

O capítulo 5 do *Origem* é uma tentativa de estabelecer alguns princípios gerais sobre da variação encontrada na natureza. Este capítulo tem uma relevância histórica significativa, pois muitos dos debates que ocorreram no início do século 20 envolveram discussões sobre o problema da variação. De fato, é curioso verificar que a apresentação usual dos princípios de biologia evolutiva para o estudante contemporâneo não priorize a análise da variação, possivelmente por associar a análise da variação à análise genética apenas. Entretanto, para a primeira geração de geneticistas, não existia uma diferenciação entre as disciplinas da biologia evolutiva do entendimento dos mecanismos da herança e variação nas espécies. Afinal, o fundamento do argumento Darwin-Wallace tinha a variação como um fator central. Desta forma, não é surpresa que Darwin tenha dedicado um dos capítulos mais longos do *Origem* para discutir algumas observações e hipóteses sobre as “leis”, ou seja, os princípios por trás da origem da variação dentro das espécies. Darwin admite que esses princípios eram bastante obscuros, “our ignorance of the laws of variation is profound”. Usando sua perspicácia observacional, Darwin tenta tornar a investigação da variação minimamente inteligível.

Na abertura deste quinto capítulo, Darwin analisa a observação de que aparentemente as espécies domesticadas apresentam mais variação do que as espécies selvagens, especialmente em relação ao



aparecimento de “monstruosidades”, ou seja, grandes modificações da estrutura. Uma das hipóteses que ele propõe para explicar essa observação é o efeito do uso e desuso das partes:

“From the facts alluded to in the first chapter, I think there can be little doubt that use in our domestic animals strengthens and enlarges certain parts, and disuse diminishes them; and that such modifications are inherited.”

A utilização do conceito de que o uso e desuso das partes pode ser efetivamente herdado é usado recorrentemente por Darwin para o entendimento da origem da variação. Essa é uma das demonstrações mais claras de que a teoria darwiniana, conforme exposta em 1859, era muito mais complexa do que a leitura e exposição modernas encontradas em muitas análises. A incorporação do uso-desuso no argumento de transformação das espécies é particularmente evidente para explicar a degeneração ou reversão de algumas estruturas, como a perda da capacidade de voo em diversas aves:

“As the larger ground-feeding birds seldom take flight except to escape danger, I believe that the nearly wingless condition of several birds, which now inhabit or have lately inhabited several oceanic islands, tenanted by no beast of prey, has been caused by disuse.”

Desta forma, aparentemente não estava claro para Darwin que o relaxamento da seleção natural, associado a um mecanismo não-direcionado gerador de variação teria como consequência a perda de função de uma característica. A seleção natural seria, portanto, um processo majoritariamente positivo. Ao hipotetizar sobre como a avestruz veio a perder a capacidade de voo, ele sugere:

“We may imagine that the early progenitor of the ostrich had habits like those of a bustard, and that as natural selection increased in successive generations the size and weight of its body, its legs were used more, and its wings less, until they became incapable of flight.”

A exposição introdutória do capítulo sobre variação é fundamentalmente voltada para análise da adaptação, reiterando a relevância que este tema para a lógica darwiniana. Na seção intitulada Aclimatação, Darwin portanto se depara com uma questão que seria difícil para os biólogos por muitas décadas e que efetivamente ainda é um tópico de intensa discussão, especialmente após os desenvolvimentos da biologia molecular e do entendimento da herança epigenética - a decomposição da resposta do indivíduo às condições ambientais em fatores relacionados à variação herdável e fatores associados à fisiologia do organismo. Neste sentido, Darwin discute o que entende como o hábito de organismo - sua capacidade de se adequar fisiologicamente a diversos ambientes, principalmente sob regimes climáticos distintos. Aparentemente, ele compreendia que existiriam condições inatas, algo similar ao que denominaríamos hoje como genético, e condições associadas



estritamente ao hábito, similar ao conceito moderno e plasticidade. Apenas as inatas seriam resultado da ação de seleção natural:

"How much of the acclimatisation of species to any peculiar climate is due to mere habit, and how much to the natural selection of varieties having different innate constitutions, and how much to both means combined, is a very obscure question."

Embora possamos interpretar essa afirmação como uma demonstração da genialidade darwiniana sobre a decomposição genótipo e fenótipo, na conclusão dessa seção, verificamos que essa é uma conclusão precipitada e que Darwin estava distante de compreender esses princípios que começariam a ser consolidados apenas na transição para o século 20. Entretanto, ao menos há um indício de que Darwin compreendia que, de toda variação presente nas espécies, a seleção natural atuaria apenas naquelas diferenças inatas:

"On the whole, I think we may conclude that habit, use, and disuse, have, in some cases, played a considerable part in the modification of the constitution, and of the structure of various organs; but that the effects of use and disuse have often been largely combined with, and sometimes overmastered by, the natural selection of innate differences."

Na sequência deste mesmo capítulo, Darwin analisa a ação da seleção natural em características que apresentam algum tipo de correlação, evidenciando que é possível a seleção indireta de um caráter caso exista 'correlação de crescimento'. De forma muito perspicaz, ele propõe que, devido à correlação do crescimento, muitas estruturas sem função para o organismo podem permanecer existindo. Assim, Darwin mantém o poder da seleção natural em moldar a forma dos organismos permitindo que partes sem utilidade continuem a existir. Estas seriam sequelas de estruturas passadas.

"[...] Hence we see that modifications of structure, viewed by systematists as of high value, may be wholly due to unknown laws of correlated growth, and without being, as far as we can see, of the slightest service to the species."

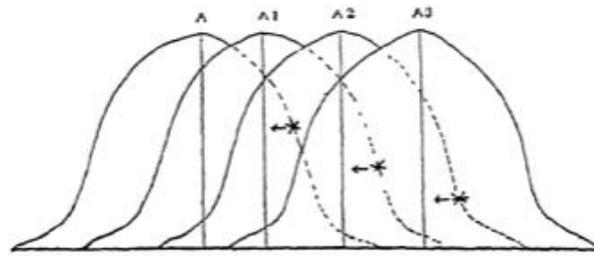
É interessante notar que uma parte significativa do capítulo 5 discute justamente a variação em estruturas que em teoria não deveriam permanecer nas espécies se toda forma fosse aperfeiçoada por seleção natural. Darwin, inclusive, utiliza argumentos prévios de Geoffroy St.Hilaire e Goethe de que a o desenvolvimento de uma das partes do corpo do indivíduo frequentemente resultam na diminuição de outras, no sentido de estabilizar a necessidade energética total para crescimento e manutenção. Esta seria uma outra explicação de como a seleção natural poderia atuar na degeneração de uma estrutura. Além disso, ele sugere que partes do indivíduo que existiriam apenas como sequelas evolutivas seriam justamente aquelas mais propensas a variar.



"Rudimentary parts, it has been stated by some authors, and I believe with truth, are apt to be highly variable. We shall have to recur to the general subject of rudimentary and aborted organs; and I will here only add that their variability seems to be owing to their uselessness, and therefore to natural selection having no power to check deviations in their structure. Thus rudimentary parts are left to the free play of the various laws of growth, to the effects of long-continued disuse, and to the tendency to reversion."

Portanto, em algumas passagens do quinto capítulo há sugestão de que Darwin compreendia que a o relaxamento da seleção natural poderia resultar numa maior variação da estrutura; embora curiosamente ele evoque um processo de desuso como auxiliar durante a regressão das partes do corpo. Não é explícito se esse processo de desuso é o mesmo processo descrito por Lamarck, em que a própria variação destes órgãos rudimentares seria direcionada para a progressiva degeneração ou simplesmente uma consequência do relaxamento seletivo. O fato de Darwin compreender que a variação associada aos órgãos rudimentares é uma "condição flutuante" indicaria uma ruptura com um processo puramente lamarckista.

Alguns estudiosos seguem a interpretação originalmente dada por Morgan em seu *Critique of the Theory of Evolution* (1916) de que o processo de seleção natural descrito por Darwin resultaria num direcionamento da variação existente dentro das espécies. Segundo o argumento darwiniano original, o mecanismo gerador de variação é constante e fundamentalmente associado ao tamanho e extensão territorial da espécie. Caso uma espécie apresente uma característica notavelmente diferente das demais do seu gênero e essa característica é estável dentro da espécie em questão, ela é possivelmente uma adaptação. Lembremos que, para Darwin, as características adaptativas são resultado de um aperfeiçoamento realizado por seleção natural de uma variação contínua e infinitesimal. Consequentemente, ao longo de sucessivas gerações, essa característica notavelmente diferente teve que apresentar variação suficiente dentro dos limites úteis para a atuação da seleção natural, indicando um direcionamento destes limites. As alternativas a essa interpretação, indicariam processos não darwinianos de evolução. Por exemplo, se o limite da variação é muito extenso, uma quantidade enorme de indivíduos apresentaria características fora da amplitude adaptativa, resultando na produção significativa de indivíduos que seriam eliminados competitivamente. Se a variação for abrupta ao invés de tênue, o processo gradualista de Darwin seria corrompido. Por fim, se o processo gerador da variação é diminuí de intensidade, o material para a ação modeladora da seleção deixa de existir. A figura abaixo, retirada de Morgan (1916), exemplifica essa ideia. Nela, observamos que a distribuição da variação em torno do valor selecionado é direcionada juntamente com a atuação da seleção natural do valor A3 para o valor A.



A seguinte passagem do quinto capítulo também evidencia essa mesma lógica.

“When a part has been developed in an extraordinary manner in any one species, compared with the other species of the same genus, we may conclude that this part has undergone an extraordinary amount of modification [...] An extraordinary amount of modification implies an unusually large and long-continued amount of variability, which has continually been accumulated by natural selection for the benefit of the species. But as the variability of the extraordinarily-developed part or organ has been so great and long-continued within a period not excessively remote, we might, as a general rule, expect still to find more variability in such parts than in other parts of the organisation, which have remained for a much longer period nearly constant. And this, I am convinced, is the case.”

Darwin entendia que existia um contínuo antagonismo entre a seleção natural e uma tendência à reversão e variabilidade. Formas que são mantidas estáveis ao longo de várias gerações devem ser, portanto, úteis e adaptativas. Por exemplo, a forma das asas dos morcegos é estável em diversos grupos de quirópteros. Isso indicaria uma redução da ‘generative variability’ quando comparado à órgãos ou estruturas que iniciaram o processo adaptativo. Não estaria claro como a geração da variação poderia ser controlada nas características adaptativas para evitar a ruptura morfo-fisiológica.

Curiosamente, na análise de características sexuais secundárias, supostamente sujeitas ao processo de seleção sexual, Darwin observa que existiria uma maior variação nessas características do que a média dos outros caracteres, especialmente em relação à variação observada entre espécies do mesmo grupo. Devido à presença de grande variação intraespecífica nas características sexuais secundárias, Darwin admite que isso seria resultado da menor intensidade da seleção sexual comparada à seleção natural.

"The cause of the original variability of secondary sexual characters is not manifest; but we can see why these characters should not have been rendered as constant and uniform as other parts of the organisation; for secondary sexual characters have been accumulated by sexual selection, which is less rigid in its action than ordinary selection, as it does not entail death, but only gives fewer offspring to the less favoured males."



Neste capítulo, Darwin reitera sua visão da seleção natural atuando como um princípio criador e direcionador do processo evolutivo. Conforme mencionado, esse seria um dos principais pontos de crítica ao processo evolutivo darwiniano original realizada primeiramente por Bateson (1894) e posteriormente por de Vries e Morgan em suas publicações no início do século 20.

“Consequently, whatever part of the structure of the common progenitor, or of its early descendants, became variable; variations of this part would, it is highly probable, be taken advantage of by natural and sexual selection, in order to fit the several species to their several places in the economy of nature.”

O capítulo sobre as leis da variação é concluído com um sumário dos princípios gerais abordados e com uma reafirmação da relevância de hábito, uso e desuso na criação da variação, potencialmente herdável. No fechamento do capítulo, é possível interpretar que Darwin via o relaxamento da seleção natural resultando num aumento da variação dentro das espécies, pois isso seria um indício de ausência de especialização e da maior variação encontrada em órgãos rudimentares.

### Interlúdio do *Origem*: Autocrítica de Darwin

O *intermezzo* da obra magna de Darwin inclui os capítulos 6 (Dificuldades da teoria), 7 (Instinto) e capítulo 8 (Hibridismo). O próprio autor define que esses capítulos serão dedicados à investigação de alguns pontos contenciosos de sua teoria. Ele enumera os seguintes temas que serão alvo de uma análise mais detalhada após a exposição do processo de formação das espécies por seleção natural: (1) a ausência de formas transicionais; (2) a origem de órgãos de “perfeição inimitável”; (3) a possibilidade de instintos serem adquiridos e modificados por seleção natural e (4) por que espécies produzem híbridos estéreis, enquanto a esterilidade dos híbridos entre variedades não é impactada? Os tópicos (1) e (2) são analisados no sexto capítulo, o (3) no sétimo e o (4) no oitavo.

### Capítulo 6 – Dificuldades da teoria

Conforme mencionado, o sexto capítulo do *Origem* é majoritariamente dedicado ao detalhamento de como a teoria darwiniana se sustentaria na ausência de formas transicionais e de sua capacidade de explicar a evolução de características de alta complexidade. Com relação à ausência de formas transicionais, existem duas dimensões em que esse problema se aplica. Inicialmente, existe a dimensão temporal, que é mais comumente elencada como meritória de explicação. Darwin



reconhece que, seguindo a lógica de sua teoria, deveríamos encontrar toda uma gradação de formas transicionais no registro fóssil.

"But, as by this theory innumerable transitional forms must have existed, why do we not find them embedded in countless numbers in the crust of the earth?"

Ele oferece então uma resposta imediata.

"It will be much more convenient to discuss this question in the chapter on the Imperfection of the geological record; and I will here only state that I believe the answer mainly lies in the record being incomparably less perfect than is generally supposed."

A segunda dimensão em que a ausência das formas transicionais precisa ser explicada é a espacial. Novamente, num processo majoritariamente gradativo de transformação da forma, é razoável esperar encontrar transições da forma coexistindo no mesmo momento do tempo ao longo de um gradiente espacial.

"But it may be urged that when several closely-allied species inhabit the same territory we surely ought to find at the present time many transitional forms."

A ausência de formas transicionais no espaço é fundamentalmente o mesmo problema da existência de gaps na biodiversidade e, conseqüentemente, a existência de espécies biológicas, ou seja, grupos de indivíduos mais semelhantes entre si quando comparados com outros. Desta forma, a própria teoria darwiniana para a origem das espécies, particularmente a divergência de caracteres, seria a explicação deste fenômeno. Mas Darwin se impõe novamente o problema neste capítulo de uma forma mais desafiadora. Suponhamos que, ao longo de uma grande extensão espacial, exista uma gradação de condições ambientais. Como sua teoria admite um ajuste progressivo das formas ao ambiente através da seleção realizada por esta variação dentro da espécie, por que não são observadas com mais frequência formas intermediárias nestas grandes extensões territoriais?

"But in the intermediate region, having intermediate conditions of life, why do we not now find closely-linking intermediate varieties?"

Darwin hipotetiza que as formas intermediárias, apesar de serem criadas, não permanecem no espaço por serem menos eficientes na utilização de recursos sendo, conseqüentemente, subjugadas por formas mais eficientes através da competição. Assim, indivíduos com formas intermediárias seriam pouco numerosos no espaço e, portanto, propensos de serem extintos. De forma geral, o argumento malthusiano é forte na lógica darwiniana original, assim como a relevância da competição na distribuição da biodiversidade.



"For any form existing in lesser numbers would, as already remarked, run a greater chance of being exterminated than one existing in large numbers; and in this particular case the intermediate form would be eminently liable to the inroads of closely allied forms existing on both sides of it."

Novamente, ele deixa explícito seu entendimento sobre o que são as espécies: conjunto de indivíduos bem definidos e que não apresentam links intermediários entre estas. Corroborando a visão significativamente gradualista das mudanças na natureza, Darwin admite que as formas intermediárias são criadas, embora sejam perdidas na "política da natureza". Ainda sobre as formas transicionais, ele analisa a possibilidade de evolução gradual entre espécies que possuem biologies muito diferentes, como organismos terrestres e aquáticos ou a evolução do voo:

"It has been asked by the opponents of such views as I hold, how, for instance, a land carnivorous animal could have been converted into one with aquatic habits; for how could the animal in its transitional state have subsisted?"

Darwin expõe que mesmo nesses casos é possível encontrar exemplos de formas transicionais.

"It would be easy to show that within the same group carnivorous animals exist having every intermediate grade between truly aquatic and strictly terrestrial habits; and as each exists by a struggle for life, it is clear that each is well adapted in its habits to its place in nature. Look at the *Mustela* vison of North America, which has webbed feet and which resembles an otter in its fur, short legs, and form of tail; during summer this animal dives for and preys on fish, but during the long winter."

Além da existência as formas transicionais, ele elabora um argumento importante sobre a diferença de função de uma estrutura ao longo do processo evolutivo. Desta forma, uma asa rudimentar não necessariamente auxiliaria no voo, mas poderia ser útil para desempenhar uma nova função. Conforme repetidamente mencionado pelo evolucionista americano Stephen J. Gould, esse talvez seja um dos princípios mais importantes para o entendimento da evolução, pois explica como estruturas que, em princípio, só são funcionais apenas quando plenamente formadas podem evoluir. Além disso, reduz significativamente a natureza teleológica da evolução de estruturas, de forma que sua origem não estaria associada à função que ela desempenharia nos organismos milhões de anos a frente. O argumento de que a função original de uma estrutura não é necessariamente igual a sua função atual também responde a uma das críticas mais recorrentes feitas por naturalistas contemporâneos de Darwin. O comentário do zoólogo George Mivart, contemporâneo de Darwin, sobre a utilidade de "meia asa" é famoso e, efetivamente, estava respondido já na primeira adição do *Origem*.



"Nor can I see any insuperable difficulty in further believing it possible that the membrane-connected fingers and fore-arm of the Galeopithecus might be greatly lengthened by natural selection; and this, as far as the organs of flight are concerned, would convert it into a bat. In bats which have the wing-membrane extended from the top of the shoulder to the tail, including the hind-legs, we perhaps see traces of an apparatus originally constructed for gliding through the air rather than for flight."

Após discorrer sobre as formas intermediárias, Darwin segue a análise sobre a evolução de estruturas e órgãos de grande perfeição. Nesta seção, o leitor é lembrado do comprometimento de Darwin acerca da importância da evolução gradual da forma. Seguindo sua tradição de justificar seu argumento com exemplos, ele expõe que mesmo órgãos tão complexos quanto o olho pode evoluir de forma gradual. A abertura desta seção é uma síntese do processo darwiniano de transformação (e diversificação) das espécies:

"To suppose that the eye, with all its inimitable contrivances for adjusting the focus to different distances, for admitting different amounts of light, and for the correction of spherical and chromatic aberration, could have been formed by natural selection, seems, I freely confess, absurd in the highest possible degree. Yet reason tells me, that if numerous gradations from a perfect and complex eye to one very imperfect and simple, each grade being useful to its possessor, can be shown to exist; if further, the eye does vary ever so slightly, and the variations be inherited, which is certainly the case; and if any variation or modification in the organ be ever useful to an animal under changing conditions of life, then the difficulty of believing that a perfect and complex eye could be formed by natural selection, though insuperable by our imagination, can hardly be considered real."

Para explicar a evolução de estruturas como o olho, portanto, três pressupostos são admitidos: (i) a existência de gradação entre um olho "complexo e perfeito" e um "imperfeito e simples", onde cada estágio deve ser útil para o organismo que o possui; (ii) existência de variação infinitesimal ("ever so slightly") e herdável dentro das espécies; e (iii) essa variação ser eventualmente útil para o organismo em situações de mudança nas condições de vida. Notemos que Darwin admite que os pressupostos (i) e (ii) são verdadeiros ("which is certainly the case").

Ao longo desta seção, o argumento darwiniano possui uma lógica dialética onde a tese inicial (a evolução de órgãos de grande perfeição), embora improvável, é contrastada com uma proposição contrária (contendo os pressupostos anteriormente descritos) para uma conclusão final ser alcançada. Aqui também encontramos uma descrição da seleção natural como um agente criativo, esculpindo as estruturas dos organismos:

"I can see no very great difficulty (not more than in the case of many other structures) in believing that natural selection has converted the simple apparatus of an optic nerve merely coated with pigment and invested by transparent membrane, into an optical instrument as perfect as is possessed by any member of the great Articulate class."



"[...] hence there seems to me to be no great difficulty in believing that natural selection has actually converted a swimbladder into a lung, or organ used exclusively for respiration."

Ao final desta seção, Darwin exemplifica alguns casos em que o argumento aplicado aos órgãos de "extrema perfeição" encontra, em princípio, alguma dificuldade, pois etapas intermediárias não são simples de conceber: os insetos sociais e os órgãos elétricos de algumas espécies de peixes. O caso dos insetos sociais é analisado no capítulo subsequente. Sobre os peixes elétricos, assim como insetos com órgãos luminosos, a característica está presente em animais com relações evolutivas distantes. Portanto, são casos possivelmente de evolução convergente. A ausência de formas intermediárias, segundo Darwin, deve ser tomada com cautela, pois "we must own that we are far too ignorant to argue that no transition of any kind is possible". Assim sendo, entende-se que ele ainda assume ser possível encontrar esses intermediários quando a biologia dessas estruturas for melhor compreendida. Neste ponto, Darwin subentende que destituir sua teoria com base na ausência de evidência de formas intermediárias de alguns casos seria um *argumentum ad ignorantiam*. Afinal, a ausência de evidência não é evidência da ausência.

A última seção do capítulo trata dos órgãos de pouca importância aparente. Inicialmente, Darwin afirma que ele às vezes sentiu dificuldade de entender a origem de partes simples "of which the importance does not seem sufficient to cause the preservation of successively varying individuals". Existe a sugestão, portanto, de que o estado esperado das partes dos organismos é o de extrema perfeição, de forma que a simplicidade causaria surpresa. Essa é uma expectativa semelhante àquelas da teologia natural. A principal explicação de Darwin sobre a ocorrência de órgãos pouco importantes é herança filogenética de estruturas que tiveram alguma importância para a espécie ancestral.

"Organs now of trifling importance have probably in some cases been of high importance to an early progenitor, and, after having been slowly perfected at a former period, have been transmitted in nearly the same state, although now become of very slight use."

Assim sendo, uma das explicações para ocorrência de simplicidade é a mesma para a existência de órgãos ou estruturas relictuais. Além disso, algumas outras possibilidades são listadas como explanatórias:

"In the second place, we may sometimes attribute importance to characters which are really of very little importance, and which have originated from quite secondary causes, independently of natural selection. We should remember that climate, food, &c., probably have some little direct influence on the organisation; that characters reappear from the law of reversion; that correlation of growth will have had a most important influence in modifying various structures; and finally, that sexual selection will often have largely modified the external characters of



animals having a will, to give one male an advantage in fighting with another or in charming the females."

Na conclusão do capítulo, Darwin apresenta um excelente resumo das principais teorias sobre a formação dos organismos no início da segunda metade do século 19. Fundamentalmente, existiam duas "leis": unidade do tipo e condições de existência. A unidade do tipo, um dos principais focos da biologia germânica na transição entre os séculos 18-19 e também de biólogos importantes do século 19 como Geoffroy Saint-Hilaire e Richard Owen, é definida por Darwin como "By unity of type is meant that fundamental agreement in structure, which we see in organic beings of the same class, and which is quite independent of their habits of life". Para ele, "on my theory, unity of type is explained by unity of descent". Sobre as condições de existência, em que Darwin faz alusão direta a Cuvier, ele firma que o princípio "is fully embraced by the principle of natural selection". Curiosamente, não existe menção óbvia ao nome de Lamarck, embora ele mesmo admita sobre a possibilidade de atuação auxiliar de uso e desuso:

"For natural selection acts by either now adapting the varying parts of each being to its organic and inorganic conditions of life; or by having adapted them during long-past periods of time: the adaptations being aided in some cases by use and disuse, being slightly affected by the direct action of the external conditions of life, and being in all cases subjected to the several laws of growth."

## Capítulo 7 – Instinto

No sétimo capítulo do *Origem*, Darwin continua a avaliar exemplos de difícil explicação, pois são aqueles mais comumente usados para indicar a existência de desígnio na natureza, ou seja, o argumento teleológico da teologia natural. Como uma continuidade natural do capítulo anterior, Darwin abre sua exposição com a mesma estrutura de argumento. Portanto, assim como nos casos anteriores, o objetivo é apresentar ao leitor exemplos de como o comportamento animal pode evoluir de maneira gradual por seleção natural. Embora ele não proponha uma definição formal de instinto - "I will not attempt any definition of instinct [...] but every one understands what is meant", todos os exemplos tratados são objetos de análise do que hoje denominaríamos de comportamento animal. Existe uma preocupação explícita de mostrar o escopo explanatório da sua teoria, primariamente como evidência contrária à criação especial mas também comprobatória do potencial do seu processo de transformação, a seleção natural. Darwin compreende que para o funcionamento básico da mecânica do processo evolutivo que ele propõe, é necessário que o instinto animal seja herdado assim como uma característica morfológica qualquer.



"If we suppose any habitual action to become inherited—and I think it can be shown that this does sometimes happen—then the resemblance between what originally was a habit and an instinct becomes so close as not to be distinguished [...] Under changed conditions of life, it is at least possible that slight modifications of instinct might be profitable to a species; and if it can be shown that instincts do vary ever so little, then I can see no difficulty in natural selection preserving and continually accumulating variations of instinct to any extent that may be profitable. It is thus, as I believe, that all the most complex and wonderful instincts have originated."

Existiria, assim, uma relação direta entre a evolução da forma e a evolução do comportamento. Assum como no primeiro, a herança de mudança adquiridas não deve ser considerada como um fator causal primário - "But it would be the most serious error to suppose that the greater number of instincts have been acquired by habit in one generation, and then transmitted by inheritance to succeeding generations". Além disso, Darwin recorrentemente lembra o leitor do tipo de variação que a seleção natural atua, a variação infinitesimal - "that instincts do vary ever so little". É relevante observar que Darwin admitia que a herança e a variação intra-específica do comportamento animal ocorrem de maneira equivalente à morfológica. Portanto, assim como no caso da morfologia, a existência de um conjunto de linhagens que apresentam etapas supostamente intermediárias entre dois tipos de comportamento seria uma evidência de que espécies ancestrais com a mesma característica supostamente existiram.

"Hence, as in the case of corporeal structures, we ought to find in nature, not the actual transitional gradations by which each complex instinct has been acquired—for these could be found only in the lineal ancestors of each species—but we ought to find in the collateral lines of descent some evidence of such gradations; or we ought at least to be able to show that gradations of some kind are possible; and this we certainly can do."

Para Darwin, era fundamental demonstrar que a transformação gradual do comportamento por seleção natural agindo em micro variações era, em princípio, possível - "The canon of *Natura non facit saltum* applies with almost equal force to instincts as to bodily organs". Seguindo sua lógica de apresentação, ele passa então para a análise de exemplos que podem ser compreendidos à luz de sua teoria. Neste sentido, ao contrário de alguns naturalistas da época, Darwin reforça que a causa da origem do comportamento animal não é guiado por uma lei natural que visa o benefício geral das relações entre as espécies - "I do not believe that any animal in the world performs an action for the exclusive good of another of a distinct species, yet each species tries to take advantage of the instincts of others, as each takes advantage of the weaker bodily structure of others". Os principais exemplos apresentados são o comportamento do cuco, das formigas e abelhas.

"We shall, perhaps, best understand how instincts in a state of nature have become modified by selection, by considering a few cases. I will select only three, out of the several which I



shall have to discuss in my future work,—namely, the instinct which leads the cuckoo to lay her eggs in other birds' nests; the slave-making instinct of certain ants; and the comb-making power of the hive-bee: these two latter instincts have generally, and most justly, been ranked by naturalists as the most wonderful of all known instincts."

Em cada um dos exemplos mencionados, a estratégia de Darwin é semelhante: demonstração da existência de formas intermediárias de comportamento em espécies viventes e evocação do princípio de que a função ancestral de um comportamento não é necessariamente a sua função presente. Desta forma, um instinto que originalmente tinha função  $x$  pode ser cooptado ao longo do processo evolutivo para a função  $y$ , através de mudanças graduais, pela atuação da seleção natural. Evidentemente, em cada um dos casos, ele apresenta argumentos para demonstrar a relevância do comportamento para os indivíduos. No caso mais icônico, o das abelhas, Darwin sugere que a economia da cera tem sido uma das razões para origem da geometria das colmeias.

"Thus, as I believe, the most wonderful of all known instincts, that of the hive-bee, can be explained by natural selection having taken advantage of numerous, successive, slight modifications of simpler instincts; natural selection having by slow degrees, more and more perfectly, led the bees to sweep equal spheres at a given distance from each other in a double layer, and to build up and excavate the wax along the planes of intersection [...] the motive power of the process of natural selection having been economy of wax; that individual swarm which wasted least honey in the secretion of wax, having succeeded best, and having transmitted by inheritance its newly acquired economical instinct to new swarms, which in their turn will have had the best chance of succeeding in the struggle for existence."

Neste ponto, um elemento novo e significativo surge no *Origem das Espécies* - a possibilidade do agente selecionado não ser o indivíduo, conforme usualmente pensamos, mas um conjunto de indivíduos. O problema que Darwin pretende abordar é a origem, por seleção natural, do sistema de castas em insetos sociais, particularmente quando existem indivíduos completamente estéreis. Como poderia a seleção natural, um processo que sempre maximiza a possibilidade de um indivíduo se reproduzir, originar indivíduos que fazem justamente o oposto? Além disso, como poderia a seleção natural ter atuado no aperfeiçoamento de suas morfologias (e.g., castas de soldados em formigas) se eles não se reproduzem?

"How the workers have been rendered sterile is a difficulty; but not much greater than that of any other striking modification of structure; for it can be shown that some insects and other articulate animals in a state of nature occasionally become sterile; and if such insects had been social, and it had been profitable to the community that a number should have been annually born capable of work, but incapable of procreation, I can see no very great difficulty in this being effected by natural selection."

A conjectura darwiniana para explicar a origem das castas estéreis é claramente exposta "if such insects had been social, and it had been profitable to the community". Este salto ontológico sobre a



atuação da seleção natural é feito sem uma derivação mais detalhada da mecânica do processo, ao contrário do que é feito nos capítulos anteriores. O ponto relevante é saber como o sucesso reprodutivo diferencial pode ser aplicado na colônia como um todo (a comunidade). Existiria competição entre as comunidades (um novo tipo de "indivíduo" darwiniano) ou temos um processo novo de dinâmica em nível maior (comunidade) interferindo na existência do nível menor (indivíduos)? Infelizmente não há uma descrição explícita deste mecanismo. Mais adiante, Darwin hipotetiza que a seleção natural atuaria nos pais férteis dos indivíduos de castas inférteis. Entretanto, como poderia a seleção natural agir no aperfeiçoamento das características da prole, pois estas se manifestaram *após* a reprodução e, desta forma, em que momento (e como) ocorreria o processo de checagem da seleção?

"With these facts before me, I believe that natural selection, *by acting on the fertile parents*, could form a species which should regularly produce neuters, either all of large size with one form of jaw, or all of small size with jaws having a widely different structure; or lastly, and this is our climax of difficulty, one set of workers of one size and structure, and simultaneously another set of workers of a different size and structure;—a graduated series having been first formed, as in the case of the driver ant, and then the extreme forms, from being the most *useful to the community*, having been produced in greater and greater numbers through the natural selection of the parents which generated them; until none with an intermediate structure were produced."

A analogia que Darwin usa para facilitar a compreensão do fenômeno vem das sociedades humanas – as diversas castas de insetos são "úteis" assim como a divisão de trabalho é "útil" para o homem civilizado. Ao final deste capítulo, encontramos a primeira menção ao nome de Lamarck. Como uma crítica, Darwin observa que a herança de caracteres adquiridos através de "exercício, hábito ou vontade" não poderiam de forma alguma explicar a diferenciação morfológica das castas de insetos, pois estas não se reproduzem e, portanto, não podem passar as supostas características adquiridas para a próxima geração: "I am surprised that no one has advanced this demonstrative case of neuter insects, against the well-known doctrine of Lamarck".

## Capítulo 8 – Hibridismo

Estudantes de biologia contemporâneos frequentemente ficam confusos ao longo da leitura do oitavo capítulo do *Origem*. Um dos principais pontos de discordância com o pensamento biológico moderno é que Darwin entendia a esterilidade de híbridos também como uma característica contínua, assim como qualquer outra medida fenotípica. Entretanto, é comum que a fertilidade do híbrido seja tratada de forma discreta na biologia moderna. Após apresentar a ideia amplamente difundida de as espécies frequentemente possuem isolamento reprodutivo, ou seja, resultam em híbridos estéreis, o ponto



central darwiniano é claro: se a fertilidade é uma característica contínua, ela estaria sujeita aos mesmos processos graduais de diferenciação que atuariam na forma e fisiologia (i.e., seleção natural). Obviamente, esta lógica é problemática quando pensamos que numa escala contínua de variação da fertilidade, a seleção natural atuaria apenas nos valores de maior fertilidade, impedindo uma diferenciação intra-específica usando *apenas* essa característica. Darwin entende perfeitamente isso, na abertura do oitavo capítulo, afirma.

"On the theory of natural selection the case is especially important, inasmuch as the sterility of hybrids could not possibly be of any advantage to them, and therefore could not have been acquired by the continued preservation of successive profitable degrees of sterility."

A resolução deste problema é entender que a esterilidade entre espécies é resultante de fatores secundários. O sistema reprodutor, através das leis da correlação, seria influenciado secundariamente pela ação da seleção natural em outras características do fenótipo. Embora esse seja, fundamentalmente, o cerne do argumento deste oitavo capítulo, a apresentação da questão da esterilidade de híbridos inter-específicos feita por Darwin é mais rica e sutil. Na abertura do capítulo, Darwin se questiona se o fato de espécies serem “especialmente dotadas” da qualidade do isolamento reprodutivo, algo comumente assumido pelos naturalistas:

“The view generally entertained by naturalists is that species, when intercrossed, have been specially endowed with the quality of sterility, in order to prevent the confusion of all organic forms.”

Darwin percebe que essa visão é confusa, pois pressupõe que essas entidades estão reprodutivamente isoladas para evitar a “confusão das formas orgânicas”. Essa lógica impõe uma finalidade explícita na natureza discreta da biodiversidade, necessitando de uma inteligência superior que teria propositalmente dotado as espécies biológicas de isolamento reprodutivo. Uma parte considerável deste capítulo é dedicada a demonstração de que o isolamento reprodutivo não é uma capacidade especial das espécies, mas sim uma consequência do processo de divergência por seleção natural. Darwin também entende que o isolamento reprodutivo pode ocorrer de duas formas principais: esterilidade de espécies quando cruzadas e esterilidade dos híbridos. No primeiro caso, existe um isolamento pré-zigótico enquanto no segundo caso, pós-zigótico. Embora Darwin entenda a importância do isolamento reprodutivo, ao contrário do pensamento contemporâneo, ele não usa o isolamento para diferenciar variedades de espécies, pois assume que o isolamento reprodutivo também é gradualmente distribuído entre esses dois níveis da biodiversidade.

“It is certain, on the one hand, that the sterility of various species when crossed is so different in degree and graduates away so insensibly, and, on the other hand, that the fertility of pure



species is so easily affected by various circumstances, that for all practical purposes it is most difficult to say where perfect fertility ends and sterility begins.”

Neste capítulo, os exemplos elencados por Darwin são majoritariamente dos estudos de Karl Gärtner e Joseph Kölreuter, principalmente do primeiro. Os trabalhos de Gärtner, inclusive, supostamente também foram uma importante influência para Gregor Mendel. Darwin recorrentemente menciona que ambos os naturalistas, assim como diversos horticulturalistas e criadores, verificaram que o endocruzamento por gerações sucessivas é prejudicial para a saúde dos indivíduos da população. Essa observação apenas seria explicada satisfatoriamente com o advento da genética no início do século 20. Uma porção significativa do oitavo capítulo do *Origem* é dedicada a exemplos, muitas vezes contraditórios sobre a capacidade de variedades e espécies gerarem híbridos com diferentes graus de esterilidade. A estratégia argumentativa de Darwin é demonstrar, através de exemplos, a maioria em plantas, quão difícil é a demarcação entre variedades e espécies usando a esterilidade do híbrido como uma característica determinante. Além disso, poucas conclusões gerais podem ser obtidas usando esse princípio.

“Finally, looking to all the ascertained facts on the intercrossing of plants and animals, it may be concluded that some degree of sterility, both in first crosses and in hybrids, is an extremely general result; *but that it cannot*, under our present state of knowledge, be considered as absolutely universal.”

Afinal, a esterilidade seria um fator absolutamente gradual.

“It has been already remarked, that the degree of fertility, both of first crosses and of hybrids, *graduates from zero to perfect fertility*. It is surprising in how many curious ways this gradation can be shown to exist; but only the barest outline of the facts can here be given.”

Um sumário das observações é oferecido por Darwin antes de construir sua conclusão geral. Para facilitar a compreensão, ao contrário do texto original, os itens são apresentados aqui de forma numerada:

“Considering the several rules now given, which govern the fertility of first crosses and of hybrids, we see

1. that when forms, which must be considered as good and distinct species, are united, their fertility graduates from zero to perfect fertility, or even to fertility under certain conditions in excess.
2. That their fertility, besides being eminently susceptible to favourable and unfavourable conditions, is innately variable.
3. That it is by no means always the same in degree in the first cross and in the hybrids produced from this cross.
4. That the fertility of hybrids is not related to the degree in which they resemble in external appearance either parent. And lastly,



5. that the facility of making a first cross between any two species is not always governed by their systematic affinity or degree of resemblance to each other.”

Essas observações levam Darwin a concluir que não são especialmente dotadas de isolamento reprodutivo de forma a permanecerem coesas na natureza: “Now do these complex and singular rules indicate that species have been endowed with sterility simply to prevent their becoming confounded in nature? I think not.”. Ademais, o isolamento reprodutivo não seria um critério para diferenciar variedades e espécies, por sua natureza gradual e simplesmente secundário em relação a outras características.

“[...] from these several considerations and facts, I do not think that the very general fertility of varieties can be proved to be of universal occurrence, or to form a fundamental distinction between varieties and species. The general fertility of varieties does not seem to me sufficient to overthrow the view which I have taken with respect to the very general, but not invariable, sterility of first crosses and of hybrids, namely, that it is not a special endowment, *but is incidental on slowly acquired modifications*, more especially in the reproductive systems of the forms which are crossed.”

Esta impossibilidade de distinguir variedades de espécies é lembrada na conclusão do capítulo: “Finally, then, the facts briefly given in this chapter do not seem to me opposed to, but even rather to support the view, that *there is no fundamental distinction between species and varieties*”.

## Parte 2 do *Origem*: Extensão do escopo explanatório para padrões macroevolutivos

As observações sobre as mudanças da biodiversidade no tempo e espaço têm fascinado os naturalistas. De fato, essas observações serviram como base para a proposição das primeiras teorias evolutivas, além de conceitos intimamente relacionados à transformação das espécies no tempo, como o surgimento e extinção de espécies no registro fóssil, a distribuição geográfica de plantas e animais ao redor do mundo, além da organização hierárquica da morfologia, embriologia e sistemática. Do capítulo 9 ao capítulo 13 do *Origem*, Darwin se dedica à demonstração de como sua teoria da transmutação das espécies por meio de seleção natural gradual de descendentes tem poder explanatório para esclarecer essas diversas observações, comumente denominadas de padrões macroevolutivos. Nestes capítulos, é recorrente a estrutura argumentativa darwiniana, onde inicialmente existe a exposição da observação, frequentemente acompanhada da lista dos naturalistas de renome que corroboraram com o observado, a apresentação do problema e finalmente a proposta de sua solução através de sua teoria.



## Capítulo 9 – Sobre a imperfeição do registro geológico

No nono capítulo do *Origem*, Darwin retorna com mais detalhes a uma questão que havia sido exposta e, fundamentalmente, respondida no capítulo 6, sobre as dificuldades da teoria: se o processo de transformação das espécies no tempo é infinitesimalmente gradual, por que não observamos todas as formas transicionais imagináveis entre espécies no registro fóssil? Para leitores contemporâneos, a insistência de Darwin em retornar a alguns desses pontos soa desnecessariamente repetitiva. Entretanto, lembremos que os críticos mais vocais da ideia de transmutação das espécies naquele momento eram justamente geólogos e paleontólogos como Cuvier, Agassiz e até mesmo Lyell. A abertura do capítulo relembra o leitor que, segundo sua teoria, a principal razão da biodiversidade ser discretamente distribuída é a seleção natural – “The main cause, however, of innumerable intermediate links not now occurring everywhere throughout nature depends on the very process of natural selection, through which new varieties continually take the places of and exterminate their parent-forms”. Como o processo de seleção atua na variação contínua de forma gradual, entretanto, ao longo do tempo, todas miríades de formas deveriam ser encontradas.

“But just in proportion as this process of extermination has acted on an enormous scale, so must the number of intermediate varieties, which have formerly existed on the earth, be truly enormous. *Why then is not every geological formation and every stratum full of such intermediate links?* Geology assuredly *does not reveal* any such finely graduated organic chain; and this, perhaps, is the most obvious and gravest objection which can be urged against my theory. The explanation lies, as I believe, in the *extreme* imperfection of the geological record.”

Notemos que Darwin entende que o registro fóssil não é apenas imperfeito, mas extremamente imperfeito. Uma parcela significativa do texto neste capítulo é dedicada à demonstração da verdade desta afirmação. Aqui, ele também analisa uma outra questão fundamental associada ao seu processo gradual de transformação: a duração do tempo geológico. Esse problema é tratado na primeira seção do nono capítulo, “On the lapse of Time”.

“Independently of our not finding fossil remains of such infinitely numerous connecting links, it may be objected, that *time will not have sufficed* for so great an amount of organic change, all changes having been effected very slowly through natural selection.”

Darwin defende que existe evidências de que o tempo geológico é enorme e que somos incapazes de conceber essa dimensão – “It is hardly possible for me even to recall to the reader, who may not be a practical geologist, the facts leading the mind feebly to comprehend the lapse of time”. Para justificar essa concepção, Darwin utiliza o arcabouço filosófico e metodológico da geologia uniformitarista exposto por Lyell em seus *Princípios de Geologia*, obra que Darwin explicitamente elogia.



“He who can read Sir Charles Lyell's grand work on the Principles of Geology, which the future historian will recognise as having produced a revolution in natural science, yet does not admit how incomprehensibly vast have been the past periods of time, may at once close this volume.”

A partir desta interpretação da geologia, é possível inferir a passagem do tempo através da observação de taxas de fenômenos que ocorrem hoje, como a taxa de deposição de sedimentos nos estratos, assim como a taxa de desgaste das formações.

“Hence, under ordinary circumstances, I conclude that for a cliff 500 feet in height, a denudation of one inch per century for the whole length would be an ample allowance. At this rate, on the above data, the denudation of the Weald must have required 306,662,400 years; or say three hundred million years.”

Darwin dá sequência a sua justificação da imperfeição do registro geológico demonstrando que, além de escasso, os fósseis apresentam um cenário pobre da riqueza da biodiversidade num dado período geológico. Afinal, além do acúmulo de sedimentos ser lento, ele não é uniforme no espaço. Desta forma, além da fossilização ser rara, ela também não representa toda a diversidade geográfica de um grupo.

“The most skilful geologist, if his attention had been exclusively confined to these large territories, would never have suspected that during the periods which were blank and barren in his own country, great piles of sediment, charged with new and peculiar forms of life, had elsewhere been accumulated.”

É apenas neste nono capítulo do *Origem* que Darwin faz menção às suas observações sobre a América do Sul, embora curiosamente ele tenha aberto sua obra fazendo alusão direta a essas observações. Essa sugere fortemente que a geologia do continente sul-americano o impressionou mais significativamente do que qualquer outro fator. Uma outra observação importante analisada por Darwin, que supostamente poderia invalidar sua teoria, é o aparecimento repentino de grupos aparentados no registro fóssil, um fenômeno denominado hoje de radiação adaptativa. Evidentemente, se o processo evolutivo é perfeitamente gradual, o aparecimento súbito de diversos grupos é problemático – “If numerous species, belonging to the same genera or families, have really started into life all at once, the fact would be fatal to the theory of descent with slow modification through natural selection”. De fato, essa observação era usada justamente para invalidar a possibilidade de as espécies serem originárias por transmutação.

“The abrupt manner in which whole groups of species suddenly appear in certain formations, has been urged by several palaeontologists, for instance, by Agassiz, Pictet, and by none more forcibly than by Professor Sedgwick, as a fatal objection to the belief in the transmutation of species.”



Mas Darwin contra-argumenta que essa observação é um artefato da imperfeição do registro geológico.

“But we continually over-rate the perfection of the geological record, and falsely infer, because certain genera or families have not been found beneath a certain stage, that they did not exist before that stage. We continually forget how large the world is, compared with the area over which our geological formations have been carefully examined”

Na conclusão deste capítulo, Darwin comenta sobre mais uma observação intrigante – o aparecimento repentino de diversos grupos em estratos geológicos muito antigos (“lowest known fossiliferous strata”). Esse é um dos raros problemas encontrados no *Origem* que Darwin não consegue articular uma hipótese – “To the question why we do not find records of these vast primordial periods, I can give no satisfactory answer”. Lembremos que esse problema tem sido intensamente discutido no caso da evolução dos filos animais conforme o registro fóssil encontrado nos estratos do Cambriano. A sugestão de Darwin é que, novamente, conclusões sobre a ação de processos diferentes da sua hipótese de transformação gradual por seleção natural não seriam favorecidas devido a imperfeição do registro fóssil. Finalmente, antes do fechamento do nono capítulo, ele admite que sua argumentação sobre a evidência de transformação das espécies e o registro geológico é contrária a interpretação usualmente feita por paleontólogos importantes (muitos deles colegas de Darwin)

“We see this in the plainest manner by the fact that all the most eminent palæontologists, namely Cuvier, Owen, Agassiz, Barrande, Falconer, E. Forbes, &c., and all our greatest geologists, as Lyell, Murchison, Sedgwick, &c., have unanimously, often vehemently, maintained the immutability of species.”

E educadamente se desculpa por sua opinião diametralmente oposta – “I feel how rash it is to differ from these great authorities, to whom, with others, we owe all our knowledge”.

## Capítulo 10 – Sobre a sucessão geológica dos seres orgânicos

Neste segundo capítulo sobre geologia e paleontologia, Darwin dá continuidade à tese defendida no capítulo anterior. Ao abrir sua exposição evidencia que seu objetivo é primariamente demonstrar que o registro fóssil, ao invés da “common view of the immutability of species”, é melhor compreendido através da modificação gradual e lenta das espécies por seleção natural. É relevante mencionarmos que o texto do *Origem* mostra que Darwin não fazia uma distinção tão clara entre padrões e processo, conforme frequentemente encontrado nos textos contemporâneos de biologia evolutiva. No seu argumento, a descendência com modificação (padrão) e o processo gradual de criação de espécies



por seleção natural estão intimamente ligados. Nos capítulos 9 e 10, não há uma diferenciação entre os argumentos que utilizam de padrão e de processo para demonstrar que a ideia de que as espécies são criadas independentemente não possui respaldo empírico.

Um dos problemas interessantes investigados por Darwin neste capítulo são os chamados ‘fósseis vivos’, ou seja, espécies cuja forma não apresenta variação por milhões de anos. Darwin argumenta que a variação existe em cada espécie independentemente e que a seleção natural, portanto, atuará de forma desigual entre as espécies e não necessariamente com a mesma intensidade. O processo de transformação, portanto, seria dependente de “many complex contingencies”:

“I believe in no fixed law of development, causing all the inhabitants of a country to change abruptly, or simultaneously, or to an equal degree. The process of modification must be extremely slow. The variability of each species is quite independent of that of all others. Whether such variability be taken advantage of by natural selection, and whether the variations be accumulated to a greater or lesser amount, thus causing a greater or lesser amount of modification in the varying species, depends on many complex contingencies,—on the variability being of a beneficial nature, on the power of intercrossing, on the rate of breeding, on the slowly changing physical conditions of the country, and more especially on the nature of the other inhabitants with which the varying species comes into competition.”

Sua conclusão é que “it is by no means surprising that one species should retain the same identical form much longer than others; or, if changing, that it should change less”. A interpretação da biodiversidade presente numa dada formação não é de um ato independente de criação, conforme sugerido por Cuvier e Agassiz:

"Each formation, on this view, does not mark a new and complete act of creation, but only an occasional scene, taken almost at hazard, in a slowly changing drama".

Ademais, devido à natureza contingente do processo de transformação das espécies por descendência com modificação, não é surpreendente que espécies extintas não sejam novamente criadas. Darwin dá sequência ao texto voltando ao problema da extinção que, na sua interpretação, é consequência direta da competição entre espécies. Esse processo seria gradual, destituindo o conceito catastrofista de extinção original de Cuvier:

"On the theory of natural selection the extinction of old forms and the production of new and improved forms are intimately connected together. The old notion of all the inhabitants of the earth having been swept away at successive periods by catastrophes, is very generally given up, even by those geologists, as Elie de Beaumont, Murchison, Barrande, &c., whose general views would naturally lead them to this conclusion. On the contrary, we have every reason to believe, from the study of the tertiary formations, that species and groups of species



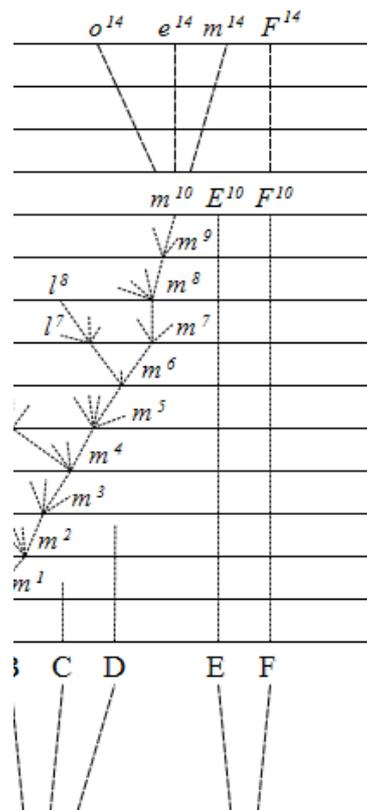
gradually disappear, one after another, first from one spot, then from another, and finally from the world."

Na sequência, ele analisa um fato particularmente instigante sobre o registro fóssil: a similaridade da composição da biota numa dada formação geológica em diversas partes do globo. Após listar diversos exemplos sobre esse fenômeno, denominado de "sucessão paralela" do registro fóssil, Darwin afirma que "this great fact of the parallel succession of the forms of life throughout the world, is explicable on the theory of natural selection". A hipótese geral é que, no processo de substituição das espécies ao longo do tempo, formas superiores são criadas. Elas têm, portanto, mais chance de se difundirem para outras áreas geográficas devido aos seus novos atributos.

"Thus, as it seems to me, the parallel, and, taken in a large sense, simultaneous, succession of the same forms of life throughout the world, accords well with the principle of new species having been formed by dominant species spreading widely and varying; the new species thus produced being themselves dominant owing to inheritance, and to having already had some advantage over their parents or over other species; these again spreading, varying, and producing new species. The forms which are beaten and which yield their places to the new and victorious forms, will generally be allied in groups, from inheriting some inferiority in common; and therefore as new and improved groups spread throughout the world, old groups will disappear from the world; and the succession of forms in both ways will everywhere tend to correspond."

Notemos que o argumento de Darwin depende inteiramente na dispersão das espécies, pois naquele momento, a similaridade das formações devido à movimentação de grandes massas continentais não era uma possibilidade considerada. Apenas no início do século 20, Alfred Wegener proporia a hipótese da deriva continental que seria validada na década de 1960 com a teoria da tectônica de placas.

Na seção seguinte, *On the Affinities of extinct Species to each other, and to living forms*, encontramos a segunda referência ao único diagrama encontrado no *Origem*, que esquematiza o princípio da divergência. Aqui Darwin pretende demonstrar como a observação de que "the more ancient any form is, the more, as a general rule, it differs from living forms" está intimamente associada à sua teoria de modificação das espécies no tempo e espaço. O leitor é advertido que a espécie  $F^{14}$  do diagrama seria considerado um "fóssil vivo", pois não passou por modificação da forma ao longo das diversas gerações.



Ao longo das diversas sucessões de gerações, devido ao princípio de divergência que atua horizontalmente, as espécies tendem a ficar continuamente mais diferentes no tempo e no espaço. Isso explicaria as observações paleontológicas. Aqui, o argumento darwiniano não faz distinção entre descendência com modificação e transformação gradual por seleção natural. Conforme mencionado, a diferença entre padrões e processos é inexistente. Darwin entende, entretanto, que a divergência dos caracteres não é algo necessário (portanto, os fósseis vivos), pois "it depends solely on the descendants from a species being thus enabled to seize on many and different places in the economy of nature". Neste momento do texto, Darwin demonstra a extensão do poder explanatório da sua visão ramificada do processo de modificação das espécies no tempo. Este novo conceito fez que a diversificação das espécies fosse interpretada nos eixos espacial e temporal, fornecendo enormes possibilidades teóricas para os futuros pesquisadores. Ele explica, por exemplo, a razão da semelhança horizontal da biota em cada estrato geológico, além da razão das particularidades locais (como o caso da América do Sul, o eixo espacial) e das transformações verticais (eixo temporal), esclarecendo porque a biota de cada estrato é aparentemente intermediária entre os estratos adjacentes.

"[...] the fauna of each geological period undoubtedly is intermediate in character, between the preceding and succeeding faunas. I need give only one instance, namely, the manner in which



the fossils of the Devonian system, when this system was first discovered, were at once recognised by palæontologists as intermediate in character between those of the overlying carboniferous, and underlying Silurian system."

A seção subsequente do capítulo trata de um tema bastante debatido em biologia evolutiva até hoje – a natureza progressista do processo evolutivo. Logo na abertura, Darwin evade qualquer tentativa de definição de 'superior' e 'inferior' acerca dos seres vivos.

"There has been much discussion whether recent forms are more highly developed than ancient. I will not here enter on this subject, for naturalists have not as yet defined to each other's satisfaction what is meant by high and low forms."

Entretanto, ele admite que, segundo sua teoria, deve haver uma progressão na estrutura das espécies

"But in one particular sense the more recent forms *must*, on my theory, be higher than the more ancient; for each new species is formed by having had some advantage in the struggle for life over other and preceding forms."

E sugere um experimento mental interessantíssimo - o que aconteceria se as espécies do Eoceno competissem com as espécies viventes?

"If under a nearly similar climate, the eocene inhabitants of one quarter of the world were put into competition with the existing inhabitants of the same or some other quarter, the eocene fauna or flora *would certainly be beaten and exterminated*; as would a secondary fauna by an eocene, and a palæozoic fauna by a secondary fauna. I do not doubt that this process of *improvement* has affected in a marked and sensible manner the organisation of the more recent and *victorious* forms of life, in comparison with the ancient and beaten forms; but I can see no way of testing this sort of progress."

Essa passagem sugere que Darwin teria uma visão progressista generalizada do processo evolutivo, implicando um melhoramento gradual das formas no tempo. O uso de termos como "*improvement*" e "*victorious*" corroboram essa leitura. Entretanto, essa conclusão é aberta a questionamento, pois notemos que o experimento inicia com a pressuposição de que não houve mudanças ambientais significativas - "if under a *nearly similar climate*". Desta forma, é mais seguro afirmar que, em termos locais (em microambientes), Darwin entendia que a evolução tenderia a melhorar espécies, afinal, sua teoria de modificação é essencialmente adaptativa. Entretanto, não sabemos claramente se, para ele, o somatório das diversas adaptações locais resultariam num melhoramento generalizado de toda a biota. Caso positivo, o termo "evolução", que possui comumente o significado de melhoramento, não seria completamente impreciso ao ser usado para descrever a história geral dos seres vivos no planeta.



Nesta mesma seção, Darwin menciona uma observação que fora uma das forças motrizes da biologia idealista germânica - a similaridade morfológica de etapas do desenvolvimento do embrião com outras formas de vida, supostamente "inferiores", embora ele tenha dúvida sobre a verdade desta ideia.

"Agassiz insists that ancient animals resemble to a certain extent the embryos of recent animals of the same classes; or that *the geological succession of extinct forms is in some degree parallel to the embryological development of recent forms*. I must follow Pictet and Huxley in thinking that the truth of this doctrine *is very far from proved*."

Curiosamente, Darwin comenta que se esta 'doutrina' for verdadeira, ela pode ser prontamente explicada por sua teoria, pois no processo de transformação das espécies por seleção natural, as modificações

"For this doctrine of Agassiz accords well with the theory of natural selection [...] Thus the embryo comes to be left as a sort of picture, preserved by nature, of the ancient and less modified condition of each animal. This view may be true, and yet it may never be capable of full proof. Seeing, for instance, that the oldest known mammals, reptiles, and fish strictly belong to their own proper classes, though some of these old forms are in a slight degree less distinct from each other than are the typical members of the same groups at the present day, *it would be vain to look for animals having the common embryological character of the Vertebrata, until beds far beneath the lowest Silurian strata are discovered*—a discovery of which the chance is very small. "

Aqui verificamos outro enorme avanço possibilitado pelo conceito de um processo ramificado de diversificação ramificado – a temporalização das formas dos estágios embrionários. Das formas platônicas à grande cadeia dos seres, até as idealizações da forma da *Naturphilosophie*, chegando aos arquétipos de Richard Owen, ao invés de um princípio linear místico de transformação guiando a modificação dos seres vivos no tempo, temos uma árvore de diversificação onde essas formas idealizadas são localizadas nos ramos ancestrais. Se não encontramos esses animais no registro fóssil, e aqui temos mais uma predição da teoria darwiniana, é devido à sua imperfeição.

Neste décimo capítulo do *Origem* também encontramos a primeira menção explícita ao Brasil. Na última seção do capítulo, Darwin comenta sobre a semelhança geográfica do registro paleontológico.

"Mr. Clift many years ago showed that the fossil mammals from the Australian caves were closely allied to the living marsupials of that continent. In South America, [...] Professor Owen has shown in the most striking manner that most of the fossil mammals, buried there in such numbers, are related to South American types."

Os fósseis encontrados pelos dinamarqueses Peter Lund e Peter Clausen em cavernas brasileiras são listados por Darwin como exemplos típicos deste mesmo padrão - "This relationship is even more



clearly seen in the wonderful collection of fossil bones made by MM. Lund and Clausen in the caves of Brazil". Lund é considerado o pai da paleontologia brasileira e foi um dos primeiros a descrever a megafauna pleistocênica sul-americana, inclusive demonstrando que os humanos coexistiram com esses animais. Essa similaridade geográfica da biota nos estratos geológicos é explicada por sua teoria. Darwin sugere que, através de dispersão, essa composição de espécies pode mudar.

"On the theory of descent with modification, the great law of the long enduring, but not immutable, succession of the same types within the same areas, is at once explained; for the inhabitants of each quarter of the world will obviously tend to leave in that quarter, during the next succeeding period of time, closely allied though in some degree modified descendants. If the inhabitants of one continent formerly differed greatly from those of another continent, so will their modified descendants still differ in nearly the same manner and degree. But after very long intervals of time and after great geographical changes, *permitting much intermigration*, the feebler will yield to the more dominant forms, and there will be nothing immutable in the laws of past and present distribution."

Novamente, ele faz referência aos achados de Lund, pois algumas das espécies supostamente seriam ancestrais diretos das linhagens modernas.

"[...] in the caves of Brazil, there are many extinct species which are closely allied in size and in other characters to the species still living in South America; and some of these fossils may be the actual progenitors of living species."

Após os dois capítulos sobre o registro fóssil, Darwin apresenta o seguinte sumário das ideias principais apresentadas:

1. O registro fóssil é “extremamente” imperfeito e apenas uma parcela do planeta foi explorada em detalhes;
2. Apenas alguns tipos de organismos de alguns grupos taxonômicos foram amplamente preservados;
3. O número de espécies preservadas e conhecidas é insignificante mediante ao número incalculável de gerações contidas numa simples formação geológica;
4. O intervalo de tempo entre os registros fossilíferos é enorme devido à taxa lenta de acúmulo de sedimentos;
5. Durante o processo de acúmulo, ocorreu extinção e variação intraespecífica que não é observada no registro;
6. Não há deposição contínua nas formações;
7. A duração de cada formação é, possivelmente, curta comparada à duração média de formas específicas;



8. Migração teve um papel importante no aparecimento de formas específicas em algumas áreas e formações;
9. Espécies que ocupam grande extensão espacial são aqueles que mais variam;
10. Variedades são frequentemente localmente encontradas.

Essas observações e suposições sugerem que:

"All these causes taken conjointly, must have tended to make the geological record extremely imperfect, and will to a large extent explain why we do not find interminable varieties, connecting together all the extinct and existing forms of life by the *finest graduated steps*."

Darwin possivelmente achava que ainda existiria margem para críticas à proposição do seu processo completamente gradual de transformação. Isso efetivamente ocorreu e fundamentalmente descreve uma parcela significativa das modificações que a teoria evolutiva sofreu ao longo das décadas subsequentes. Já na primeira edição do *Origem*, ele se antecipa a essas críticas, exemplificando o desconhecimento da biota mais antiga àquelas dos estratos do Siluriano. Para ele, não encontramos as inúmeras formas intermediárias devido às intensas transformações geológicas ocorridas no planeta.

"He may ask where are the remains of those infinitely numerous organisms which must have existed long before the first bed of the Silurian system was deposited: I can answer this latter question only hypothetically, by saying that as far as we can see, where our oceans now extend they have for an enormous period extended, and where our oscillating continents now stand they have stood ever since the Silurian epoch; but that long before that period, the world may have presented a wholly different aspect"

Para ele, essa seria a única grande dificuldade que o registro paleontológico traria à sua teoria: "Passing from these difficulties, all the other great leading facts in palæontology seem to me simply to follow on the theory of descent with modification through natural selection".

## Capítulo 11 - Distribuição geográfica

Darwin dedicou dois capítulos do *Origem* para analisar problemas relacionados à distribuição das espécies no espaço. Assim como nos capítulos de geologia, seu objetivo central é demonstrar que o princípio de transformação das espécies por descendência com modificação é superior à 'doutrina' da criação independente das espécies. Conforme mencionamos, naquele momento, a hipótese da deriva continental não havia sido formulada, muito menos a teoria da tectônica de placas. Portanto, sua investigação carece do conceito de vicariância. Desta forma, existia para ele duas possibilidades teóricas básicas para formulação de hipóteses biogeográficas – dispersão ou distribuição relictual de



ancestrais amplamente distribuídos. De forma geral, Darwin favorece as hipóteses associadas à dispersão. Além disso, ele também entende que a dispersão por migração (ativa ou não) é mais provável que a dispersão através de contatos eventuais entre massas de terra. Uma outra característica de sua análise biogeográfica é a ausência de hipóteses contendo mudanças geológicas relativamente abruptas, como a formação de montanhas atuando no isolamento de populações de uma espécie. Entretanto, para Darwin o isolamento geográfico é relevante para a formação de espécies. Darwin é incisivamente contrário a qualquer possibilidade de criação ou mesmo evolução independente de espécies. Assim sendo, se uma espécie  $x$  é encontrada em áreas disjuntas do espaço, significa que elas, ou um ancestral comum recente, alcançaram estas áreas de alguma forma, pois (i) a evolução independente da mesma espécie é extremamente improvável e, obviamente, (ii) a doutrina na criação independente é incorreta e não científica. Assim como nos capítulos geológicos, Darwin demonstra o poder explanatório do conceito de diversificação ramificada das espécies. Nos capítulos de geografia, o gradualismo e até mesmo o processo de seleção natural, são menos relevantes que a ideia geral de descendência com modificação.

Entre as páginas 346 e 349 do capítulo 11, Darwin destaca três “great facts” sobre a distribuição geográfica dos seres vivos que funcionarão como pilares fundamentais para sua argumentação em favor da evolução das espécies:

1. “[...] the first great fact which strikes us is, that neither the similarity nor the dissimilarity of the inhabitants of various regions can be accounted for by their climatal and other physical conditions. Of late, almost every author who has studied the subject has come to this conclusion.”
2. “A second great fact which strikes us in our general review is, that barriers of any kind, or obstacles to free migration, are related in a close and important manner to the differences between the productions of various regions.”
3. “A third great fact, partly included in the foregoing statements, is the affinity of the productions of the same continent or sea, though the species themselves are distinct at different points and stations.”

Com relação ao primeiro grande fato, a ausência de relação entre a composição da biota e o tipo de ambiente, Darwin entende que, no princípio da criação especial, seria esperado que a composição taxonômica das espécies num dado ambiente  $A$ , encontrado em duas regiões do planeta, fosse semelhante. O exemplo clássico é das ilhas vulcânicas. Embora os ambientes dessas ilhas sejam muito similares, suas biotas não são relacionadas. Vejamos o caso de Galápagos e Cabo Verde, citados por Darwin. Nestas duas ilhas vulcânicas, a composição de espécies é completamente distinta. Além disso, e aqui encontramos um insight importante de Darwin, em cada uma das ilhas, as espécies são



intimamente relacionadas àquelas encontradas em áreas continentais próximas – as costas leste da América do Sul, no caso de Galápagos, e noroeste da África, em Cabo Verde.

O segundo grande fato é uma demonstração de que, mesmo em ambientes semelhantes, a existência de barreiras à dispersão resulta em composições de espécies distintas. Darwin exemplifica as Américas do Sul e Central. A fauna marinha das costas leste e oeste dos continentes são distintas. Mesmo na América Central, onde apenas o Istmo do Panamá as separa, nenhuma espécie habita ambos os lados do istmo. Darwin defende que isso não faz sentido caso as espécies fossem criadas. O mesmo fenômeno pode ser observado em ambientes semelhantes, na mesma latitude, entre América do Sul, África e Austrália, onde as composições de espécies são significativamente diferentes.

"Turning to the sea, we find the same law. No two marine faunas are more distinct, with hardly a fish, shell, or crab in common, than those of the eastern and western shores of South and Central America; yet these great faunas are separated only by the narrow, but impassable, isthmus of Panama."

Por fim, o terceiro grande fato diz respeito à distribuição da afinidade entre as espécies no espaço. É mais provável que espécies mais similares estejam localizadas em regiões próximas do espaço. Esse é um padrão que é mais inteligível se as espécies surgiram por um processo de modificação de um ancestral em comum presente na mesma região geográfica. Se espécies foram criadas independentemente, não esperaríamos uma relação íntima entre distância geográfica e afinidade. Entre os exemplos listados por Darwin, encontramos mais uma vez menção às espécies da América do Sul.

"The plains near the Straits of Magellan are inhabited by one species of Rhea (American ostrich), and northward the plains of La Plata by another species of the same genus; and not by a true ostrich or emeu, like those found in Africa and Australia under the same latitude. On these same plains of La Plata, we see the agouti and bizcacha, animals having nearly the same habits as our hares and rabbits and belonging to the same order of Rodents, but they plainly display an American type of structure. We ascend the lofty peaks of the Cordillera and we find an alpine species of bizcacha; we look to the waters, and we do not find the beaver or musk-rat, but the coypu and capybara, rodents of the American type."

Darwin aponta que a explicação para esse padrão é muito simples - herança:

"This bond, on my theory, is *simply inheritance*, that cause which alone, as far as we positively know, produces organisms quite like, or, as we see in the case of varieties nearly like each other. The dissimilarity of the inhabitants of different regions may be attributed to modification through natural selection, and in a quite subordinate degree to the direct influence of different physical conditions."



Posteriormente, ele analisa uma questão que tem interessado os naturalistas no mínimo desde Buffon, a localização e a quantidade de 'centros de criação' das espécies na superfície do planeta. Embora Darwin descarte a doutrina na criação, sua teoria claramente implica o surgimento único de uma espécie no tempo e no espaço - "if the same species can be produced at two separate points, why do we not find a single mammal common to Europe and Australia or South America?". Um problema relacionado a esse, que também chamava atenção dos naturalistas da época é a distribuição disjunta de algumas espécies no espaço. Ele defende que esses casos são mais bem explicados por mudanças geológicas passadas que por criações independentes.

"Undoubtedly many cases occur, in which we cannot explain *how the same species could have passed from one point to the other*. But the geographical and climatal changes, which have certainly occurred within recent geological times, must have interrupted or rendered discontinuous the formerly continuous range of many species."

Neste momento, o capítulo traz a estratégia clássica da retórica de Darwin, a apresentação de observações que supostamente desafiam a sua teoria e a posterior explicação destas usando seu princípio de descendência com modificação. Darwin enumera três casos difíceis que merecem uma análise mais detalhada (numeração inserida para fins didáticos):

"But after some preliminary remarks, I will discuss a few of the most striking classes of facts; namely, **(1)** the existence of the same species on the summits of distant mountain-ranges, and at distant points in the arctic and antarctic regions; and secondly (in the following chapter), **(2)** the wide distribution of fresh-water productions; and thirdly, **(3)** the occurrence of the same terrestrial species on islands and on the mainland, though separated by hundreds of miles of open sea."

Conforme explicitado, o primeiro caso é analisado no capítulo 11, enquanto os casos restantes são discutidos no capítulo seguinte. Fundamentalmente, a explicação de Darwin para a distribuição disjunta de espécies em cadeias de montanhas está relacionada à dispersão em eras glaciais. Antes de detalhar sua hipótese para o primeiro caso, ele reafirma que a dispersão é um fator importante para o entendimento da distribuição geográfica das espécies e que os eventos de dispersão, por serem associados às modificações das linhagens, fornecem um indício da história evolutiva dos grupos. Em sua primeira referência à Wallace no *Origem*, Darwin menciona seu famoso artigo de 1855, *On the law which has regulated the introduction of new species*, chamado de "brilhante" por Darwin e conhecido por expor a chamada 'lei de Sarawak', citada verbatim por Darwin: "every species has come into existence coincident both in space and time with a pre-existing closely allied species". Assim como Wallace, Darwin entende que o surgimento de espécies por modificação da espécie ancestral implica numa associação clara entre herança evolutiva e os eixos temporal e espacial.



Como a dispersão é um fator central na biogeografia darwiniana, o capítulo é interrompido com uma seção especialmente dedicada ao tema, denominada de *Means of Dispersal*, onde Darwin expõe as diversas formas de dispersão já relatadas por naturalistas. Além disso, verificamos que Darwin realizou alguns experimentos para demonstrar as sementes de algumas plantas conseguem germinar após serem expostas à água salgada por diversos dias.

"Until I tried, with Mr. Berkeley's aid, a few experiments, it was not even known how far seeds could resist the injurious action of sea-water. To my surprise I found that out of 87 kinds, 64 germinated after an immersion of 28 days, and a few survived an immersion of 137 days."

Além disso, Darwin reconhece a possibilidade de dispersão de sementes e alguns animais através das rotas migratórias de algumas aves, pois as sementes sobrevivem nas diversas partes do sistema digestório desses animais, principalmente na moela, enquanto ovos e estágios hibernados de moluscos e artrópodes, além de pequenas sementes, podem ser transportados em resquícios de solo presente nas patas das aves. Na sequência do capítulo, encontramos os detalhes da hipótese para explicar a disjunção de espécies em áreas montanhosas. Darwin sugere que, em períodos glaciais, com resfriamento do clima, espécies de altas altitudes expandem sua distribuição por serem mais aptas. Quando ocorre o posterior aquecimento do clima, essas espécies ficam conseqüentemente isoladas nas áreas onde a temperatura é mais fria. Além disso, Darwin supõe que a movimentação de icebergs também atua na dispersão de populações de uma espécie, potencialmente ampliando sua distribuição de forma disjunta.

Por fim, ele comenta sobre uma observação sobre a biogeografia vegetal feita independentemente por Hooker nas Américas e Alphonse de Candolle na Austrália. É mais comum os casos de migração no sentido norte-sul do que o inverso. Darwin supõe que isso ocorre devido as espécies do norte serem supostamente superiores na competição com as do sul. Como o hemisfério norte possui uma quantidade maior de massas de terra, eles abrigam uma quantidade maior de espécies e, portanto, existiria uma chance maior de evolução de espécies com características que as aferem vantagens competitivas.

"I suspect that this preponderant migration from north to south is due to the greater extent of land in the north, and to the northern forms having existed in their own homes in greater numbers, and having consequently been advanced through natural selection and competition to a higher stage of perfection or dominating power, than the southern forms. And thus, when they became commingled during the Glacial period, the northern forms were enabled to beat the less powerful southern forms."



Na finalização do capítulo, Darwin ressalta que o sucesso dos eventos migratórios é de natureza essencialmente contingente. Como de praxe, ele usa um exemplo correlato à seleção artificial. Aqui, no entanto, trata-se da introdução de novas espécies em novas áreas por ação humana. O sucesso das espécies introduzidas também seria, em grande parte, contingente.

"We cannot hope to explain such facts, until we can say why one species and not another becomes naturalised by man's agency in a foreign land; why one ranges twice or thrice as far, and is twice or thrice as common, as another species within their own homes."

## Capítulo 12 - Distribuição geográfica - *continuação*

Continuando sua discussão sobre a distribuição geográfica dos organismos, Darwin analisa os dois casos restantes mencionados no capítulo anterior: a associação entre o isolamento geográfico e a produção de espécies e a afinidade entre as espécies de uma mesma área. Usando a mesma estratégia argumentativa, ele inicia o capítulo com um problema intrigante que pode iluminado pela teoria da descendência com modificação. A questão aqui é a similaridade entre as espécies de água doce. Para Darwin, como os sistemas fluviais são isolados uns dos outros, esperar-se-ia que a composição de espécies nos rios fosse mais distinta. Afinal, essa é a expectativa do segundo caso listado – as barreiras espaciais estariam relacionadas à produção de espécies. Portanto, essa observação seria contrária ao esperado por sua teoria. O exemplo aqui vem dos rios do Brasil.

"I well remember, when first collecting in the fresh waters of Brazil, feeling much surprise at the similarity of the fresh-water insects, shells, &c., and at the dissimilarity of the surrounding terrestrial beings, compared with those of Britain."

A explicação de Darwin para a maior similaridade entre as biotas dos sistemas fluviais é que essas espécies foram adaptadas para pequenas e frequentes migrações entre as massas aquáticas. Desta forma, uma maior capacidade de dispersão entre áreas seria a razão dessa similaridade. A sequência da argumentação de Darwin pretende demonstrar que inclusive as massas de água salgada muitas vezes não são barreiras para espécies de água doce, pois algumas são capazes de resistir a este ambiente com relativa facilidade. Novamente, ele chama atenção sobre a possibilidade de dispersão por aves através de terra encrustada em suas patas. Com demonstração desta possibilidade, Darwin descreve um experimento interessante que fez. Após coletar cerca três colheres de sopa de lama localizada no fundo de poças, e submeter esse material à secagem, Darwin relate ter obtido menos de 200 g de terra seca no final. Após seis meses, ele afirma com muita surpresa que diversas plantas germinaram a partir deste material, 537 no total:



“I do not believe that botanists are aware how charged the mud of ponds is with seeds: I have tried several little experiments, but will here give only the most striking case: I took in February three table-spoonfuls of mud from three different points, beneath water, on the edge of a little pond; this mud when dry weighed only 6¾ ounces; I kept it covered up in my study for six months, pulling up and counting each plant as it grew; the plants were of many kinds, and were altogether 537 in number; and yet the viscid mud was all contained in a breakfast cup!”

O último caso analisado por Darwin é similar ao problema investigado por Wallace em seu trabalho de 1855 – a associação da composição de espécies com os eixos de espaço e tempo. Notavelmente, a seção em que este terceiro caso é estudado recebe o título de *On the Inhabitants of Oceanic Islands*, indicando dos sistemas insulares no desenvolvimento do pensamento evolutivo. O problema é caracterizado da seguinte forma: "Although in oceanic islands the number of kinds of inhabitants is scanty, the proportion of endemic species (i.e. those found nowhere else in the world) is often extremely large". Portanto, que processo resultaria num alto grau de endemismo associado à baixa riqueza de espécies nas ilhas oceânicas? Ao invés de estabelecer prontamente uma hipótese, Darwin dá sequência a uma série de exemplos cujo objetivo, aparentemente, é mostrar ao leitor que sua teoria é mais satisfatória que a doutrina na criação independente das espécies para explicar essa observação. Por exemplo, qual seria a razão da ausência de anfíbios em ilhas oceânicas?

"This general absence of frogs, toads, and newts on so many oceanic islands cannot be accounted for by their physical conditions; indeed it seems that islands are peculiarly well fitted for these animals; for frogs have been introduced into Madeira, the Azores, and Mauritius, and have multiplied so as to become a nuisance. But as these animals and their spawn are known to be immediately killed by sea-water, on my view we can see that there would be great difficulty in their transportal across the sea, and therefore why they do not exist on any oceanic island. *But why, on the theory of creation, they should not have been created there, it would be very difficult to explain.*"

O mesmo se aplicaria aos mamíferos que, com exceção dos morcegos, são raríssimos em ilhas oceânicas distantes de massas continentais. Obviamente, isso ocorreria por esses animais alcançarem as ilhas através do voo.

"Though terrestrial mammals do not occur on oceanic islands, aerial mammals do occur on almost every island. [...] *Why, it may be asked, has the supposed creative force produced bats and no other mammals on remote islands?* On my view this question can easily be answered; for no terrestrial mammal can be transported across a wide space of sea, but bats can fly across."

Novamente, a dispersão seria um fator central na compreensão da biogeografia das ilhas. Um detalhe, entretanto, é trazido por Darwin – como essa dispersão ocorreria? Segundo ele, dispersões ocasionais das espécies seriam mais prováveis que a passagem destas por conexões de terra associadas à



diminuição do nível do mar, especialmente na última era glacial. Essa ideia era defendida por naturalistas como Edward Forbes, que é citado recorrentemente no *Origem*. Darwin entende que conexões de terra não resultariam em diferenças morfológicas tão marcantes entre as espécies do continente e as insulares. Além disso, um número muito grande de conexões continente-ilha deveria ser admitido em diversas regiões do planeta, um cenário improvável para Darwin.

"All the foregoing remarks on the inhabitants of oceanic islands [...] seem to me to accord better with the view of *occasional means of transport* having been largely efficient in the long course of time, than with the view of all our oceanic islands having been *formerly connected by continuous land with the nearest continent*; for on this latter view the migration would probably have been more complete; and if modification be admitted, all the forms of life would have been more equally modified, in accordance with the paramount importance of the relation of organism to organism."

De forma geral, não apenas neste capítulo, Darwin usa uma estratégia retórica habilidosa: ao demonstrar a fraqueza da doutrina da criação especial em explicar a distribuição de espécies insulares, ele automaticamente fortalece as hipóteses contrárias. Neste caso, a opção óbvia é sua teoria de descendência com modificação. Assim, ele responde de forma indireta ao questionamento central ligado ao terceiro caso. Darwin percebe que aceitar uma hipótese pela simples refutação da hipótese oposta, sem a apresentação de fatos que corroboram a primeira, é um erro lógico. Encontramos aqui uma das partes mais interessantes do *Origem*, pois, a partir de então, ele inicia uma argumentação que objetiva claramente evidenciar a superioridade explanatória de sua teoria da descendência com modificação.

"The most striking and important fact for us in regard to the inhabitants of islands, is their affinity to those of the nearest mainland, without being actually the same species."

Por que isso ocorreria? Dois exemplos iluminam a resposta:

"The inhabitants of the Cape de Verde Islands are related to those of Africa, like those of the Galapagos to America. *I believe this grand fact can receive no sort of explanation on the ordinary view of independent creation*; whereas on the view here maintained, it is obvious that the Galapagos Islands would be likely to receive colonists, whether by occasional means of transport or by formerly continuous land, from America; and the Cape de Verde Islands from Africa; and that such colonists would be liable to modification;—*the principle of inheritance still betraying their original birthplace.*"

Além disso, Darwin sugere que a seleção natural, através da competição entre os indivíduos, atuaria na diferenciação específica entre as diversas ilhas que compõem arquipélagos, como é o caso de Galápagos. É neste momento que Darwin exemplifica o caso dos tentilhões ("mocking-thrush" no



*Origem*) de Galápagos, que ficariam intimamente associados como símbolos de sua teoria desde então:

"In the Galapagos Archipelago, many even of the birds, though so well adapted for flying from island to island, are distinct on each; thus there are three closely-allied species of mocking-thrush, each confined to its own island. Now let us suppose the mocking-thrush of Chatham Island to be blown to Charles Island, which has its own mocking-thrush: *why should it succeed in establishing itself there?*"

Como as espécies de tentilhão desenvolveram adaptações locais à cada ilha, elas seriam superiores, naquele ambiente, quando expostas à competição com as espécies vindas de outras ilhas do arquipélago.

"We may safely infer that Charles Island is well stocked with its own species, for annually more eggs are laid there than can possibly be reared; and we may infer that the mocking-thrush peculiar to Charles Island is at least as *well fitted for its home* as is the species peculiar to Chatham Island."

A conclusão dos dois capítulos sobre a distribuição geográfica dos organismos é particularmente impressionante por utilizar argumentos que se assemelham bastante aos encontrados na literatura especializada contemporânea de biologia evolutiva. De forma a unificar os capítulos de geologia e geografia, Darwin novamente traz ao leitor a importância de considerar o tempo e o espaço na análise da biodiversidade.

"[...] there is a striking parallelism in the laws of life throughout time and space: the laws governing the succession of forms in past times being nearly the same with those governing at the present time the differences in different areas."

De forma que:

"the endurance of each species and group of species *is continuous in time*; [...] so in space, it certainly is the general rule that the area inhabited by a single species, or by a group of species, *is continuous*"

Qual seria a razão dessa continuidade no espaço-tempo? Darwin oferece sua resposta:

"On my theory these several relations throughout time and space *are intelligible*; for whether we look to the forms of life which have changed during successive ages within the same quarter of the world, or to those which have changed after having migrated into distant quarters, in both cases the forms within each class have been *connected by the same bond of ordinary generation*; and the more nearly any two forms are related in blood, the nearer they will generally stand to each other in time and space; in both cases the *laws of variation have been the same*, and modifications have been accumulated by the same power of natural selection."



Este trecho está entre os mais brilhantes do *Origem*. É realmente interessante saber que Alfred R. Wallace, que chegaria ao conceito de seleção natural de forma independente, também tenha concluído algo muito semelhante em 1855.

### Capítulo 13 – Afinidades mútuas dos seres orgânicos: Morfologia: Embriologia: Órgãos rudimentares

Neste capítulo encontramos a análise de temas considerados correlacionados para Darwin e que são interpretados à luz da sua teoria. Na abertura do capítulo, ele discorre sobre a classificação dos seres vivos e seu objetivo é demonstrar que a estrutura hierárquica da organização da similaridade dos organismos, explicitada no Sistema Natural de Lineu, é satisfatoriamente explicada por descendência com modificação ao invés de representar um padrão de criação especial. Devemos admitir, portanto, que a classificação dos seres vivos é, de certa forma, especial, pois é possível extrair informações sobre o processo de surgimento das espécies a partir dela. Assim, na abertura deste capítulo 13, Darwin afirma:

“From the first dawn of life, all organic beings are found to resemble each other in descending degrees, so that they can be classed in groups under groups. *This classification is evidently not arbitrary* like the grouping of the stars in constellations.”

Esse trecho inicial evidencia uma mudança significativa no entendimento da classificação dos seres vivos, pois se ela não é arbitrária, ou seja, se é uma projeção de algo concreto da natureza ao invés de uma simples conveniência humana, existiria uma relação íntima entre a classificação e o processo de surgimento da biodiversidade. Neste momento, Darwin novamente utiliza o único diagrama do *Origem* para revelar que a hierarquia do sistema natural (“grupos dentro de grupos”) é resultado de um processo ramificado de diversificação.

“I request the reader to turn to the diagram illustrating the action, as formerly explained, of these several principles; and he will see that the inevitable result is that *the modified descendants proceeding from one progenitor become broken up into groups subordinate to groups.*”

Notavelmente, este é o capítulo que mais utiliza este diagrama, demonstrando o poder explanatório que o conceito de evolução ramificada possui - “Thus, the grand fact in natural history of the subordination of group under group, which, from its familiarity, does not always sufficiently strike us, is in my judgment *fully explained*”. Darwin segue, então, para a questão central na relação entre a classificação da biodiversidade e o processo que a originou – “Naturalists try to arrange the species,



genera, and families in each class, on what is called the Natural System. *But what is meant by this system?*”. Darwin descreve duas visões dos naturalistas da época sobre o sistema natural:

1. “Some authors look at it *merely as a scheme for arranging* together those living objects which are most alike”
2. “But many naturalists think that something more is meant by the Natural System; they believe that *it reveals the plan of the Creator*”

Darwin também compreende que o sistema indica “something more”. Entretanto, a evocação de agentes não-naturais, para ele, não adiciona nada no conhecimento que possuímos sobre os organismos. A razão da organização do sistema e, efetivamente, da sua existência em si, seria simplesmente descendência:

“I believe that something more is included; and that *propinquity of descent*,—the only known cause of the similarity of organic beings,—is the *bond*, hidden as it is by various degrees of modification, which is partially revealed to us by our classifications.”

Na sequência do texto, há uma análise de quais características dos organismos seriam mais adequadas para estabelecer esse sistema natural. Darwin inicia a argumentação indicando que o hábito dos organismos é inútil para estabelecer as relações genealógicas necessárias para organizar a taxonomia dos grupos. Portanto, é evidente que ele entende que a taxonomia deve fundamentada nas relações evolutiva. Neste sentido, características que evoluíram de forma convergente em linhagens não podem ser consideradas para revelar o sistema natural.

“No one regards the external similarity of a mouse to a shrew, of a dugong to a whale, of a whale to a fish, *as of any importance*. These resemblances, though so intimately connected with the whole life of the being, are ranked as merely “adaptive or analogical characters;” but to the consideration of these resemblances we shall have to recur.”

Seguindo esta lógica, quanto mais relacionada às adaptações uma característica for, menos relevante ela seria para a classificação – “It may even be given as a general rule, that the less any part of the organisation is concerned with special habits, the more important it becomes for classification”. Desta forma, é irônico ver que o autor que apresenta a primeira explicação mecânica para as adaptações, as considera inúteis para uma organização taxonômica da biodiversidade baseada em genealogia. Darwin inclusive sugere que órgãos rudimentares seriam frequentemente úteis para classificação - “[...] no one will say that rudimentary or atrophied organs are of high physiological or vital importance; yet, *undoubtedly*, organs in this condition are often of high value in classification”.



De forma geral, o princípio que os naturalistas utilizavam naquele momento é considerado válido por Darwin. Se uma característica é uniforme e comum a vários membros de um grupo e ausente nos demais, ela frequentemente possui alto valor discriminatório.

“Practically when naturalists are at work, they do not trouble themselves about the physiological value of the characters which they use in defining a group, or in allocating any particular species. *If they find a character nearly uniform, and common to a great number of forms, and not common to others, they use it as one of high value; if common to some lesser number, they use it as of subordinate value. This principle has been broadly confessed by some naturalists to be the true one*”

Seguindo este princípio, além da morfologia das formas adultas, ele concorda com naturalistas que sugerem a utilização de características do embrião para o estabelecimento de classificações – “We can see why characters derived from the embryo *should be of equal importance* with those derived from the adult, for our classifications of course include all ages of each species”. De fato, sua teoria demonstra que até mesmo a distribuição geográfica pode ser útil para classificar alguns grupos, algo já apontado por alguns naquele momento. No parágrafo de fechamento da análise das características relevantes para a classificação, temos uma das passagens mais famosas e inspiradoras do *Origem*, pois é o momento que a classificação das espécies é plenamente inserida, e finalmente explicada, num contexto histórico-evolutivo. Não exagero afirmar que encontramos a definição do princípio norteador da futura disciplina da sistemática filogenética. Temos a impressão de que o misterioso plano do criador fora, enfim, revelado:

“All the foregoing rules and aids and difficulties in classification *are explained*, if I do not greatly deceive myself, *on the view that the natural system is founded on descent with modification*; that the characters which naturalists consider as showing true affinity between any two or more species, are those which have been *inherited from a common parent*, and, in so far, *all true classification is genealogical*; that community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking, and *not some unknown plan of creation*, or the enunciation of general propositions, and the mere putting together and separating objects more or less alike.”

Na sequência, Darwin apresenta uma discussão interessante sobre a natureza das categorias taxonômicas. Afinal, existiria uma forma de padronizar as categorias entre os diversos grupos? Ou seja, uma 'classe' de vertebrados é equivalente a uma 'classe' em plantas? Darwin entende que isso seria difícil, pois a quantidade de mudanças ocorrida em linhagens independentes é diferente. Como não existe uma relação linear entre o acúmulo de mudanças morfológicas o tempo (número de gerações), a definição dessas categorias é fundamentalmente arbitrária. Entretanto, embora exista arbitrariedade nas categorias, a classificação deve ser baseada na genealogia. De fato, duas relações



genealógicas idênticas podem resultar em classificações distintas devido ao acúmulo diferencial de mudanças.

"Thus, on the view which I hold, the natural system is genealogical in its arrangement, like a pedigree; but the degrees of modification which the different groups have undergone, have to be expressed by ranking them under different so-called genera, sub-families, families, sections, orders, and classes."

Para surpresa do leitor, o exemplo que Darwin oferece não é biológico, mas cultural: a classificação das línguas. Também é a primeira vez no *Origem* em que Darwin se refere, embora de forma indireta, à evolução humana:

"If we possessed a perfect pedigree of mankind, a genealogical arrangement of the races of man would afford the best classification of the various languages now spoken throughout the world [...] Yet it might be that some very ancient language had altered little, and had given rise to few new languages, whilst others (owing to the spreading and subsequent isolation and states of civilisation of the several races, descended from a common race) had altered much [...] The various degrees of difference in the languages from the same stock, would have to be expressed by groups subordinate to groups; *but the proper or even only possible arrangement would still be genealogical.*"

Mais à frente, nos deparamos com uma afirmação mais explícita sobre a evolução dos humanos - "If it could be proved that the Hottentot had descended from the Negro, I think he would be classed under the Negro group, however much he might differ in colour and other important characters from negroes". É neste capítulo que também temos a segunda menção à Lamarck. Desta vez, entretanto, o naturalista francês é tratado de forma positiva, por ter proposto a distinção entre características análogas daquelas que expressam realmente afinidade dos organismos - "We can understand, on these views, the very important distinction between real affinities and analogical or adaptive resemblances. *Lamarck first called attention to this distinction*, and he has been ably followed by Macleay and others".

Na finalização de sua análise sobre a classificação, Darwin aborda outra questão bastante relevante – a relação entre extinção e classificação. Usando o único diagrama do *Origem*, ele propõe um experimento mental onde todas as linhagens interrompidas (extintas) ao longo da divergência das espécies continuariam vivas até o presente. Neste cenário, devido ao princípio do gradualismo, teríamos uma continuidade da forma entre os organismos viventes. Portanto, se observamos a biodiversidade de forma discreta é devido à extinção das formas ao longo da história das linhagens. Assim, a extinção acentuada de espécies numa linhagem pode resultar numa diferenciação maior de sua forma quando comparada às espécies genealógicamente mais próximas. Se a taxa de extinção for



reduzida, observaremos uma continuidade maior da forma em determinado grupo. Para Darwin, esse seria o caso dos crustáceos, que possuem uma taxonomia difícil.

Na primeira seção do capítulo 13, o processo de seleção natural só é trazido de forma explícita num dos parágrafos finais. O conceito de descendência com modificação é suficiente para o argumento que Darwin desenvolve. Entretanto, numa óbvia demonstração de que Darwin não diferenciava padrão e processo, lemos a seguinte afirmação:

"Finally, we have seen that natural selection, which results from the struggle for existence, and which almost inevitably induces extinction and divergence of character in the many descendants from one dominant parent-species, explains that great and universal feature in the affinities of all organic beings, namely, their subordination in group under group."

Aqui, "we have seen that natural selection" se refere aos capítulos anteriores da obra. Esse processo, que resulta da luta pela existência, implica em "extinction and divergence of character in the many descendants from one dominant parent-species". Portanto, explicando a hierarquia do sistema natural. Para o biólogo contemporâneo essa afirmação é estranha por não mencionar a hereditariedade. Curiosamente, até este momento do capítulo, o leitor é de fato levado a entender que a hereditariedade sozinha já seria explanatória sobre o sistema natural. Aparentemente, Darwin traz novamente a seleção para justificar o motivo da biodiversidade, num dado instante do tempo, não ser plenamente contínua.

O comentário de Darwin sobre a morfologia é relativamente curto, embora ele afirme que "this is the most interesting department of natural history, and may be said to be its very soul". Seu objetivo nesta parte é bastante explícito – demonstrar que o grande princípio morfológico da "unidade do tipo" é satisfatoriamente explicado por sua teoria.

"We have seen that the members of the same class, independently of their habits of life, resemble each other in the general plan of their organisation. This resemblance is often expressed by the term "unity of type;" or by saying that the several parts and organs in the different species of the class are homologous. The whole subject is included under the general name of Morphology."

Lembremos que a similaridade entre os seres vivos fomentou, ao longo da história do pensamento evolutivo, diversas interpretações que podem ser caracterizadas, de forma ampla, em duas grandes tradições – idealista/estruturalista/internalista e funcionalista. O conceito de "unidade do tipo" está intimamente associado à interpretação idealista da morfologia, que teve uma enorme influência da *Naturphilosophie* germânica na transição entre os séculos 18-19. No momento em que Darwin escrevia, os principais nomes dessa tradição eram Geoffroy St. Hillaire e, principalmente, Richard



Owen. Termos como homologia, analogia, arquétipo (relacionado ao plano de corpo, *bauplan*), entre outros, foram cunhados por naturalistas desta tradição. As explicações para estas relações eram diversas, desde uma força interna organizadora da matéria viva até ideias místicas que evocavam a reverberação do plano do Criador. Por outro lado, naturalistas da tradição funcionalista, como Cuvier, apesar de reconhecer essas relações, também não ofereciam qualquer explicação científica apropriada. Em grande parte, a filosofia zoológica de Lamarck é considerada a primeira grande teoria evolutiva pois contemplava hipóteses para explicar ambas as tradições: o idealismo do “*pouvoir de la vie*” e o funcionalismo da “*influence des circonstance*”. Darwin reconhece duas grandes ideias comuns entre os naturalistas da época para compreensão da forma, e discorda que qualquer uma delas seja satisfatória:

“Nothing can be more hopeless than to attempt to explain this similarity of pattern in members of the same class, *by utility or by the doctrine of final causes* [...] On the ordinary view of the independent creation of each being, we can only say that so it is;—that it has so pleased the Creator to construct each animal and plant.”

Ele então admite que sua teoria ofereceria a explicação adequada:

“The explanation is manifest on the theory of the natural selection of successive slight modifications,—each modification being profitable in some way to the modified form, but often affecting by correlation of growth other parts of the organisation. In changes of this nature, there will be little or no tendency to modify the original pattern, or to transpose parts.”

Notemos que Darwin entende que “natural selection of successive slight modifications” é suficiente para explicar “no tendency to modify the original pattern, or to transpose parts”. Essa associação é estranha para o biólogo contemporâneo, pois a seleção natural é frequentemente interpretada como uma teoria funcionalista. Hoje, a biologia do desenvolvimento, uma disciplina majoritariamente estruturalista, em conjunto com a genética, oferece as explicações mecânicas para o entendimento da forma. Além das relações de homologia entre espécies, Darwin também compreende que a homologia serial, ou seja, quando encontramos num mesmo organismo a repetição de segmentos (e.g., metameria nos animais), também seria explicado por seleção natural. Os exemplos oferecidos deste fenômeno são os aqueles que receberam atenção de naturalistas: os vertebrados, estudados especialmente por Oken e Owen, e os artrópodes. Para Darwin, a repetição da mesma estrutura básica na composição do corpo evidenciaria a forma do progenitor, fazendo o arquétipo de Owen efetivamente ocupar uma posição temporal na diversificação dos vertebrados. Ademais, ele entendia que estas espécies progenitoras que possuíam esta estrutura anatômica básica apresentariam maior propensão a variar, o que facilitaria a posterior especialização dos segmentos. Nesta lógica, Darwin estabelece



que, ao menos nestes grupos, a evolução da forma teria seguido o sentido do genérico para o específico.

“An indefinite repetition of the same part or organ is the common characteristic (as Owen has observed) of all low or little-modified forms; therefore we may readily believe that the unknown progenitor of the vertebrata possessed many vertebræ; the unknown progenitor of the articulata, many segments; and the unknown progenitor of flowering plants, many spiral whorls of leaves.”

Da maneira semelhante à sua discussão sobre Morfologia, a análise de Darwin sobre Embriologia é baseada em alguns "fatos". São estes (numeração inserida para fins diáticos):

"How, then, can we explain these several facts in embryology,—namely

1. the very general, but not universal difference in structure between the embryo and the adult;
2. —of parts in the same individual embryo, which ultimately become very unlike and serve for diverse purposes, being at this early period of growth alike;
3. —of embryos of different species within the same class, generally, but not universally, resembling each other;
4. —of the structure of the embryo not being closely related to its conditions of existence, except when the embryo becomes at any period of life active and has to provide for itself;
5. —of the embryo apparently having sometimes a higher organisation than the mature animal, into which it is developed."

Novamente, sua conclusão é "I believe that all these facts can be explained, as follows, on the view of descent with modification". Darwin entende que dois princípios gerais são capazes de explicar esses 'fatos': (1) as mudanças da forma ocorreriam majoritariamente por alteração de estágios embrionários tardios, ou seja, de forma adicional; e (2) a herança destas modificações manteriam esta ordem de desenvolvimento. O princípio (1) é uma consequência automática do processo de seleção natural atuar de forma mais intensa nas formas adultas, pois frequentemente estas são responsáveis pela busca de alimentos e reprodução. Ao admitir que (2) ocorre, o que é razoável, pois a sequência de desenvolvimento do embrião é, em si, uma característica hereditária, ele considerava que a observação comum dos embriologistas sobre os estágios embrionários iniciais representaram importância para compreender a afinidade dos grupos, seria explicada. Assim, da mesma forma que existe validação para o arquétipo de Owen ser posicionado nos ramos da filogenia, os primeiros estágios embrionários, compartilhado entre diversas espécies de um grupo, também podem ser interpretados como formas de espécies progenitoras - "For the embryo is the animal in its less modified state; and in so far it reveals the structure of its progenitor".



Voltando aos cinco fatos citados por Darwin, o primeiro é, em si, o desenvolvimento. Não é evidente que Darwin admitiria que o próprio desenvolvimento, por configurar, frequentemente, a transformação individual de um estágio mais simples para outro mais complexo, poderia ser explicado por descendência com modificação. O segundo fato é associado ao primeiro e se refere a diferenciação (ou especialização) das diversas partes do embrião. Aqui, também, não é claro se ele entenderia que a própria diferenciação dos diversos órgãos seria uma consequência da história evolutiva relacionada àquele grupo. A partir dos dois princípios que ele lista, essa interpretação não seria absurda. Assim, se o processo de desenvolvimento é plenamente aditivo em cima da forma *adulta* do progenitor, teríamos efetivamente a evolução daquela linhagem (filogenia) como a *causa* do desenvolvimento embrionário ocorrer de uma certa forma. Essa seria a interpretação defendida por Haeckel ao contrário da hipótese de diferenciação não-aditiva de von Baer.

*"For the embryo is the animal in its less modified state; and in so far it reveals the structure of its progenitor. In two groups of animal, however much they may at present differ from each other in structure and habits, if they pass through the same or similar embryonic stages, we may feel assured that they have both descended from the same or nearly similar parents, and are therefore in that degree closely related. [...] As the embryonic state of each species and group of species partially shows us the structure of their less modified ancient progenitors, we can clearly see why ancient and extinct forms of life should resemble the embryos of their descendants,—our existing species."*

O quarto fato listado por Darwin seria uma explicação da diferenciação acentuada encontrada entre os estágios embrionários de algumas espécies, particularmente os estágios larvais de alguns insetos. Se algum dos estágios do embrião for responsável por sua própria sobrevivência, como é o caso das larvas de lepidópteros, espera-se que este estágio esteja sujeito a mesma intensidade de luta pela sobrevivência das formas adultas. Desta forma, qualquer variação nesta fase também estaria sujeita à ação da seleção natural. Por fim, o quinto fato estaria associado à regressão da forma de algumas espécies. Para Darwin, a seleção natural também seria a explicação para esse fenômeno.

*"If, on the other hand, it profited the young to follow habits of life in any degree different from those of their parent, and consequently to be constructed in a slightly different manner, then, on the principle of inheritance at corresponding ages, the active young or larvæ might easily be rendered by natural selection different to any conceivable extent from their parents. Such differences might, also, become correlated with successive stages of development; so that the larvæ, in the first stage, might differ greatly from the larvæ in the second stage, as we have seen to be the case with cirripedes. The adult might become fitted for sites or habits, in which organs of locomotion or of the senses, &c., would be useless; and in this case the final metamorphosis would be said to be retrograde."*

Portanto, o embrião, segundo Darwin, seria como uma "picture, more or less obscured, of the common parent-form of each great class of animals".



Na última seção do capítulo, ele retorna ao problema dos órgãos rudimentares, atrofiados e abortados. Após listar alguns exemplos e relacionar algumas particularidades sobre essas estruturas, Darwin critica a explicação de sua existência oferecida pelos naturalistas há época.

"In reflecting on them, every one must be struck with astonishment: for the same reasoning power which tells us plainly that most parts and organs are exquisitely adapted for certain purposes, tells us with equal plainness that these rudimentary or atrophied organs, are imperfect and useless. In works on natural history rudimentary organs are generally said to have been created "for the sake of symmetry," or in order "to complete the scheme of nature;" *but this seems to me no explanation, merely a restatement of the fact.*"

Embora tenha anteriormente tratado sobre o tema, Darwin deixa aqui explícita sua explicação para esse fenômeno que "On my view of descent with modification, the origin of rudimentary organs is simple":

"I believe that *disuse has been the main agency*; that it has led in successive generations to the gradual reduction of various organs, until they have become rudimentary,—as in the case of the eyes of animals inhabiting dark caverns, and of the wings of birds inhabiting oceanic islands, which have seldom been forced to take flight, and have ultimately lost the power of flying."

Comentamos anteriormente que não é claro o que Darwin entende como 'desuso' - se sua interpretação era inteiramente lamarckiana ou se referia a um processo similar a ausência de seleção. Nenhum dos dois processos, entretanto, seria uma explicação causal para essas estruturas, pois, no processo descrito no *Origem*, o surgimento da variação dificilmente está associada à variação deletéria. Isso se deve ao fato de a seleção natural, da forma descrita em sua obra, agir no direcionamento da própria amplitude da variação que aparecerá nas gerações seguintes. Conforme observado por John Beatty, num processo plenamente gradual, se uma característica  $x$ , que possui variação  $\pm 1$  numa geração, é selecionada para um valor maior ( $x + 1$ ); nas gerações seguintes, observaremos uma amplitude de variação  $(x + 1) \pm 1$ . Desta forma, a variação futura *será também direcionada* para ocorrer em torno do novo valor de média ( $x + 1$ ). Efetivamente, Darwin se refere a 'desuso' como algo diferente de 'seleção', embora admita que um órgão sem utilidade apresentaria variação por não ser "checked by natural selection":

"An organ, when rendered useless, may well be variable, for its variations cannot be checked by natural selection. At whatever period of life disuse *or* selection reduces an organ"

Percebamos, entretanto, que ele afirma "may well be variable". No entendimento da biologia moderna, diríamos que esse órgão apresentaria mais variação que o esperado. Variação esta que seria majoritariamente deletéria caso apresentasse alguma função. Alternativamente, Darwin também



lembra que órgãos rudimentares podem evoluir por questões de economia de energia, num princípio similar à noção de balanço do material entre as partes do corpo exposto por Goethe.

"The principle, also, of economy, explained in a former chapter, by which the *materials forming any part or structure*, if not useful to the possessor, *will be saved as far as is possible*, will probably often come into play; and this will tend to cause the entire obliteration of a rudimentary organ."

Independentemente de sua origem, estruturas rudimentares não seriam uma dificuldade para sua teoria. No entanto, notemos que embora não seja uma dificuldade para o conceito de descendência com modificação ("laws of inheritance"), o processo de seleção natural gradual de uma variação também gradual e onipresente não explicaria essas estruturas com tanta facilidade. Por isso, Darwin tenha *possivelmente* admitido um processo lamackiano nestes casos.

"On the view of descent with modification, we may conclude that the existence of organs in a rudimentary, imperfect, and useless condition, or quite aborted, far from presenting a strange difficulty, as they assuredly do on the ordinary doctrine of creation, might even have been anticipated, and *can be accounted for by the laws of inheritance*."

## Capítulo 14 - Recapitulação e conclusão

No último capítulo de seu *magnum opus*, Darwin afirma que seu livro consiste num longo argumento e, portanto, fará uma recapitulação dos pontos centrais. Após inicialmente afirmar que nada pode ser mais difícil que imaginar órgãos complexos foram aperfeiçoados pelo acúmulo de mudanças graduais através de sua teoria, ele lista as seguintes 'proposições' necessárias para que isto ocorra: (1) "gradations in the perfection of any organ or instinct, which we may consider, either do now exist or could have existed, each good of its kind"; (2) "all organs and instincts are, in ever so slight a degree, variable" e (3) "there is a struggle for existence leading to the preservation of each profitable deviation of structure or instinct". Essas três proposições são entendidas como verdadeiras para Darwin. Além de evidentemente existirem críticas a cada uma das proposições, é curioso que ele não tenha se referido à *herança da variação*. É também notável que a característica gradual da forma seja destacada ("ever so slight a degree"), além disso, o uso do termo "aperfeiçoado" para indicar as mudanças numa estrutura pela ação da seleção pode conotar uma ação antropogênica, semelhante à seleção artificial.

"It is, no doubt, extremely difficult even to conjecture by *what gradations* many structures *have been perfected*, more especially amongst broken and failing groups of organic beings; but *we see so many strange gradations in nature*, as is proclaimed by the canon, "Natura non



*facit saltum*," that we ought to be extremely cautious in saying that any organ or instinct, or any whole being, *could not have arrived at its present state by many graduated steps.*"

Na sequência, Darwin apresenta um sumário das possíveis objeções à sua teoria, assim como seus contra-argumentos, sumarizados no quadro abaixo.

Objeção à teoria	Resposta de Darwin
Esterilidade das espécies	Característica incidental. O isolamento ocorre por mudanças no sistema reprodutivo das espécies de forma correlata a outras estruturas. Além disso, a esterilidade também seria variável.
Distribuição disjunta de espécies	Distribuição relictual após extinção em áreas intermediárias e/ou dispersão (principalmente em períodos de mudanças climáticas).
Ausência de uma gradação perfeita entre as formas no tempo e no espaço (a biodiversidade é discreta em ambos os eixos)	São resultado de competição, seleção e extinção. Ou seja, na ausência desses fenômenos, teríamos uma gradação entre as formas no tempo e no espaço.
Ausência de gradação entre as formas num mesmo estrato geológico	Extrema imperfeição do registro fóssil.

Darwin usa então um artifício de retórica interessante ao ressaltar que as principais objeções estão associadas a questões em que existe, no geral, pouco conhecimento sobre o tema:

"But it deserves especial notice that *the more important objections relate to questions on which we are confessedly ignorant*; nor do we know how ignorant we are. We do not know all the possible transitional gradations between the simplest and the most perfect organs; it cannot be pretended that we know all the varied means of Distribution during the long lapse of years, or that we know how imperfect the Geological Record is. Grave as these several difficulties are, in my judgment they do not overthrow the theory of descent with modification."

Na sequência, ainda comentando sobre as objeções a sua teoria, ele faz um breve resumo sobre o problema da variação, um princípio necessário para evolução por seleção natural. Neste ponto, Darwin traz de volta os exemplos relacionados à seleção artificial, que constituem uma parcela significativa dos primeiros capítulos do *Origem*. Sabemos que a origem da variação em si era desconhecida para Darwin. Na sua percepção, a variação seria influenciada por fatores como correlação do crescimento, uso e desuso e pela ação direta das condições de vida. É claro, portanto, que Darwin atribuía ao ambiente uma importância significativa no surgimento da variação. Podemos afirmar que, na sua interpretação, a variação era uma variável majoritariamente influenciada por fatores externos. Hoje, sabemos que a variação possui tanto componentes internos (genéticos) como externos (ambientais) e que ambos interagem de forma frequentemente não aditiva na determinação da forma. A análise dos componentes da variação recebeu grande atenção após a publicação do



*Origem* e estão relacionados ao debate travado entre biometristas e mendelistas no início do século 20, além de motivarem os experimentos importantes como os realizados por Weismann, Johannsen, entre outros.

De forma ampla, Darwin compartilhava com Lamarck a ideia de que o ambiente é uma força motriz para o surgimento da variação. Sabemos hoje que, embora essa ideia seja fundamentalmente correta, o ambiente atua de forma minoritária, embora não nula (e.g., epigenética), na determinação da variação hereditária. Entretanto, assim como a biologia moderna e ao contrário de Lamarck, Darwin não achava que o ambiente direcionava a origem dos novos variantes de forma a aumentar a capacidade de resposta às necessidades imediatas do ambiente. De forma análoga, a seleção artificial também não seria abastecida com variantes de interesse criados pela ação humana.

“Man does not actually produce variability; he only unintentionally exposes organic beings to new conditions of life, and then *nature acts on the organisation, and causes variability*. But man can and does *select the variations given to him by nature*, and thus accumulate them in any desired manner.”

Anteriormente, analisamos o argumento sobre o direcionamento da variação criado por seleção. Embora a diferença seja sutil, a afirmação que, no modelo plenamente gradual, a seleção direciona a variação em que atua não significa que a origem da variação em si seja direcionada para responder às demandas da seleção. Por exemplo, se a seleção atua em favor do aumento do valor de uma característica com distribuição inicial  $x \pm 1$ . Nas gerações seguintes, com atuação continuada da seleção, teríamos novas distribuições:  $(x + 1) \pm 1$ , depois  $(x + 2) \pm 1$ , etc. Se a origem dos novos variantes fosse direcionada às demandas da seleção, teríamos as distribuições:  $(x + 1) + 1$ , depois  $(x + 2) + 1$ , etc. Ou seja, variantes ruins (-1) não seriam sequer criados, pois eles diminuiriam a taxa do processo adaptativo. A distribuição da variação seria, portanto, truncada. Resultando, essencialmente na teoria de Lamarck.

Após breve recapitulação sobre temas relacionados à variação, Darwin entende que o princípio malthusiano da luta pela sobrevivência é basicamente auto-evidente na natureza:

“The struggle for existence inevitably follows from the high geometrical ratio of increase *which is common to all organic beings*. This high rate of increase is *proved* by calculation, by the effects of a succession of peculiar seasons, and by the results of naturalisation, as explained in the third chapter. More individuals are born than can possibly survive.”

A partir deste ponto do capítulo, Darwin inicia uma listagem de "fatos e argumentos" que seriam favoráveis à sua teoria. Nesta parte, ele usa uma estratégia retórica recorrente: após apresentar o fato



favorável, ele assume que este seria ininteligível ou simplesmente inesperado segundo a doutrina da criação independente das espécies. O primeiro "fato" que ele chama atenção é justamente a organização hierárquica das similaridades dos organismos, que resulta num sistema natural possível de ser interpretado de maneira genealógica. Segundo Darwin, "This grand fact of the grouping of all organic beings seems to me utterly inexplicable on the theory of creation". A distribuição geográfica dos animais também é listada como favorável à sua teoria, especialmente a composição e similaridade de espécies insulares com aquelas da massa continental mais próxima. Os órgãos rudimentares, para ele, também são inexplicáveis se as espécies foram especialmente criadas.

O leitor encontra neste capítulo uma das perguntas mais relevantes para compreensão do desenvolvimento do pensamento evolutivo – afinal, se as evidências são tão claras em favor da mutabilidade das espécies, por que a maioria dos naturalistas ainda adotava a criação independente como explicação para a origem da biodiversidade? Darwin oferece duas hipóteses, inicialmente, o processo evolutivo demanda uma extensão de tempo de existência do planeta muito grande, e os naturalistas só viriam a reconhecer este fato no século 19:

*"The belief that species were immutable productions was almost unavoidable as long as the history of the world was thought to be of short duration; and now that we have acquired some idea of the lapse of time, we are too apt to assume, without proof, that the geological record is so perfect that it would have afforded us plain evidence of the mutation of species, if they had undergone mutation."*

A segunda razão, mais importante segundo Darwin, está relacionada a nossa incapacidade cognitiva. Somos simplesmente incapazes de compreender processos que ocorrem lentamente, de forma gradual e num intervalo tempo muito grande, inviabilizando a visualização das etapas intermediárias. Algo semelhante ocorreria em geologia, conforme enfatizado pelo uniformitarismo de Lyell:

*"But the chief cause of our natural unwillingness to admit that one species has given birth to other and distinct species, is that we are always slow in admitting any great change of which we do not see the intermediate steps. The difficulty is the same as that felt by so many geologists, when Lyell first insisted that long lines of inland cliffs had been formed, and great valleys excavated, by the slow action of the coast-waves. The mind cannot possibly grasp the full meaning of the term of a hundred million years; it cannot add up and perceive the full effects of many slight variations, accumulated during an almost infinite number of generations."*

Neste momento, Darwin confessa que, embora as evidências sejam largamente contrárias à doutrina da criação independente, ele não espera que naturalistas mais velhos mudem sua opinião sobre isso. Encontramos então um dos trechos críticos mais expressivos do *Origem*, onde ele abandona sua



tradicional polidez e faz um ataque contundente aos naturalistas que ainda insistem na imutabilidade das espécies.

"It is so easy to hide our ignorance under such expressions as the "plan of creation," "unity of design," &c., and to think that we give an explanation when we *only restate a fact*. Any one whose disposition leads him to attach more weight to unexplained difficulties than to the explanation of a certain number of facts will certainly reject my theory."

Darwin, entretanto, é esperançoso de que as próximas gerações abandonariam esse dogmatismo - "but I look with confidence to the future, to young and rising naturalists, who will be able to view both sides of the question with impartiality."

No restante deste capítulo de conclusão do livro, encontramos uma miscelânea de temas, muitos deles constituindo predições e sugestões sobre o futuro da história natural. Trata-se de um dos trechos mais interessantes de leitura para o estudante contemporâneo, pois evidencia quão visionário Darwin foi. Apresentaremos abaixo uma síntese dos temas abordados.

*Origem da vida.* Darwin se questiona "It may be asked how far I extend the doctrine of the modification of species". Embora admita que esta é uma questão de difícil resposta, pois "the more distinct the forms are which we may consider, by so much the arguments fall away in force", ele sugere a possibilidade de toda a diversidade animal ter surgido de quatro ou cinco progenitores e as plantas de um número menor. Adiante, entretanto, Darwin estabelece uma das hipóteses mais interessantes do livro: a origem única de toda a biodiversidade. Algumas evidências levantadas por ele são a composição química similar dos organismos e sua estrutura celular compartilhada, uma das descobertas que motivaram a teoria celular de Schleiden e Schwann em 1838.

"Analogy would lead me one step further, namely, to the belief that all animals and plants have descended from some one prototype. But analogy may be a deceitful guide. Nevertheless all living things have much in common, in their chemical composition, their germinal vesicles, their cellular structure, and their laws of growth and reproduction."

*Definição de espécies.* Darwin achava que existia um continuum de divergência entre populações, variedades e espécies. Assim, ao contrário da visão comum dos naturalistas da época, as espécies não possuiriam uma essência especial fornecida por um agente externo não-natural - "Systematists will be able to pursue their labours as at present; but they will not be incessantly haunted by the shadowy doubt whether this or that form be in essence a species". Desta forma, ao definir as espécies, os sistematas seriam guiados simplesmente por conveniência, da forma similar à definição de outras



categorias taxonômicas. A conveniência não significaria arbitrariedade, pois sabemos que ele defendia um fundamento genealógico para a classificação.

"In short, we shall have to treat species in the same manner as those naturalists treat genera, who admit that genera are *merely artificial combinations made for convenience*. This may not be a cheering prospect; but we shall at least be freed from the vain search for the undiscovered and undiscoverable essence of the term species."

*Variação e hereditariedade.* Darwin faz a seguinte previsão sobre a pesquisa em ciências biológicas:

"A grand and almost untrodden field of inquiry will be opened, on the causes and laws of variation, on correlation of growth, on the effects of use and disuse, on the direct action of external conditions, and so forth."

Essa previsão mostrou-se plenamente correta e estão intimamente relacionadas a temas hoje estudados pelas ciências da genética e biologia do desenvolvimento. As causas e leis da variação seriam investigadas por Galton, primo de Darwin, Weldon, Pearson, Bateson, entre outros. No início do século 20, o mutacionismo de de Vries estaria justamente inserido nesta tradição. Os efeitos do uso e desuso, assim como a influência do ambiente, teriam um entendimento molecular mais profundo apenas após a compreensão da fisiologia dos genes, algo que ocorreria mais de um século após a escrita do *Origem*. Similarmente, as bases mecânicas da correlação da forma apenas começariam ser desvendadas com o advento de uma biologia do desenvolvimento menos descritiva.

*Filogenia e classificação.* A máxima darwiniana, repetidamente mencionada, de que "our classifications will come to be, as far as they can be so made, genealogies" é um prelúdio do fundamento da disciplina da sistemática a partir de então. Na segunda metade do século 19, diversos naturalistas, entre eles Hackel e Ray Lankester, se dedicaram a desvendar a filogenia dos animais com intuito estabelecer como aconteceu a diversificação dos metazoários. Mas como investigar a genealogia das espécies? Darwin responde.

"We possess no pedigrees or armorial bearings; and we have to discover and trace the many diverging lines of descent in our natural genealogies, *by characters of any kind which have long been inherited.*"

Qualquer característica herdada seria factível de ser usada para estabelecer filogenias. Neste sentido, o desenvolvimento embrionário teria um papel de destaque nesta empreitada - "Embryology will reveal to us the structure, in some degree obscured, of the prototypes of each great class". Era o nascimento da morfologia evolutiva e o fundamento teórico para o enorme interesse que a reconstrução filogenética receberia após 1860.



*Psicologia.* Darwin conclama que "in the distant future I see open fields for far more important researches. Psychology will be based on a new foundation, that of the necessary acquirement of each mental power and capacity by gradation". Darwin dedicaria uma obra inteira ao tema, *A Expressão das Emoções no Homem e nos Animais*, de 1872. A interpretação evolutiva da ciência do comportamento levaria algum tempo para se desenvolver. As teorias de Freud no início do século 20 supostamente teriam, segundo o autor, uma base evolutiva.

*Evolução humana.* A enigmática frase "Light will be thrown on the origin of man and his history" somente será abordada em detalhes em *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo* de 1871, considerado por muitos a obra mais importante de Darwin após o *Origem*.

*Sobre o futuro e progresso.* Muitas teorias históricas, como o uniformitarismo de Lyell, ao oferecerem uma explicação do presente a partir de um processo contínuo do passado, possibilitam uma inferência sobre o estado futuro. De forma bastante incomum, mesmo para a biologia evolutiva contemporânea, Darwin faz uma hipótese sobre o futuro.

"We can so far take a prophetic glance into futurity as to foretel that it will be the common and widely-spread species, belonging to the larger and dominant groups, which will ultimately prevail and procreate new and dominant species".

Seguindo este pensamento, ele surpreendentemente revela um progressismo significativo sobre nosso futuro.

"Hence we may look with some confidence to a secure future of equally inappreciable length. And as natural selection works solely by and for the good of each being, *all corporeal and mental endowments will tend to progress towards perfection.*"

Analisemos, por fim, o famoso parágrafo de encerramento de *Origem das Espécies*, considerada uma das obras mais importantes da história do pensamento. Inicialmente, encontramos uma declaração afirmativa sobre a biodiversidade ser regida por leis:

"It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, *have all been produced by laws acting around us.*"

Em seguida temos a descrição de quais seriam essas leis:

"These laws, taken in the largest sense, being *Growth with Reproduction; Inheritance* which is almost implied by reproduction; *Variability* from the indirect and direct action of the external



conditions of life, and from use and disuse; a *Ratio of Increase so high* as to lead to a *Struggle for Life*"

A sua consequência e resultado:

"and as a consequence to *Natural Selection*, entailing *Divergence of Character* and the *Extinction* of less-improved forms. Thus, from the war of nature, from famine and death, the most exalted object which we are capable of conceiving, namely, the *production of the higher animals, directly follows.*"

Assim como a razão, segundo Darwin, para adotarmos essa nova visão sobre a origem da biodiversidade. Um processo guiado por leis faria que a dinâmica da biodiversidade fosse compreendida em princípios semelhantes aos estabelecidos por Newton.

"There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, *whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.*"