



BREVE HISTÓRIA DO PENSAMENTO SOBRE A BIODIVERSIDADE E SUA EVOLUÇÃO

Prof. Carlos Guerra Schrago

Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro

carlos.schrago@gmail.com | [Google Scholar](https://scholar.google.com/citations?user=...)

Versão de 17/01/2024 – Atualizações do texto disponíveis em www.lbem.net.br/ensino

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

<i>Introdução</i> _____	4
<i>O que pensavam os antigos sobre a biodiversidade?</i> _____	6
<i>A contribuição dos gregos antigos</i> _____	7
As escolas de Atenas _____	9
Platão _____	9
Aristóteles e o concepção de uma ciência dos seres vivos _____	10
Os estudos biológicos de Aristóteles _____	13
<i>A biodiversidade no período helenístico e império romano</i> _____	16
<i>A recepção do conhecimento clássico pelos primeiros cristãos e a visão alegórica da biodiversidade</i> _____	18
<i>A biodiversidade nas civilizações islâmica e latina medievais</i> _____	21
<i>Humanismo, Renascimento e o expansionismo europeu</i> _____	24
O movimento humanista _____	26
A magia renascentista, a alquimia e a simbologia animal _____	28
<i>O século da Revolução Científica</i> _____	32
Introdução ao século 17 _____	32
O auge da biologia cartesiana e seu problema fundamental _____	35
A descoberta do mundo microscópico e o problema da geração _____	36
A estruturação da teologia natural inglesa _____	37
A história da Terra e o significado dos fósseis _____	38
A compreensão das espécies biológicas _____	40
<i>Filosofia natural e ideias sobre a biodiversidade e evolução no século 18</i> _____	41
Visão geral do estudo dos seres vivos no século 18 _____	44
A biologia iluminista francesa _____	45
O sistema de Lineu e a história natural de Buffon _____	47
Problemas associados à geração e ao desenvolvimento _____	49
Expedições científicas _____	50
A extensão do tempo geológico, extinção e fósseis _____	52
Antropologia e evolução do homem _____	54
O nascimento da biologia idealista alemã – a <i>Naturphilosophie</i> _____	55
A Grande Cadeia dos Seres, o início da carreira de Lamarck e Erasmus Darwin _____	57
<i>O longo século 19</i> _____	59



Correntes filosóficas no início do século _____	62
A morfologia idealista _____	63
A Filosofia Zoológica de Lamarck _____	66
Teologia natural no século 19 _____	68
Lyell e a consolidação do uniformitarismo _____	69
O desenvolvimento intelectual de Darwin e a publicação do <i>Origem</i> _____	70
Os estudos de Wallace e a carta de 1858 _____	76
Exegese de <i>A Origem das Espécies</i> _____	78
Parte 1 do <i>Origem</i> : Fundamentos processuais _____	79
Capítulo 1 – Variação das espécies domesticadas _____	80
Capítulo 2 – Variação na natureza _____	83
Capítulo 3 – Luta pela sobrevivência _____	86
Capítulo 4 – Seleção natural _____	90
Capítulo 5 – Leis da variação _____	95
Interlúdio do <i>Origem</i> : Autocrítica de Darwin _____	100
Capítulo 6 – Dificuldades da teoria _____	100
Capítulo 7 – Instinto _____	105
Capítulo 8 – Hibridismo _____	108
Parte 2 do <i>Origem</i> : Extensão do escopo explanatório para padrões macroevolutivos _____	111
Capítulo 9 – Sobre a imperfeição do registro geológico _____	112
Capítulo 10 – Sobre a sucessão geológica dos seres orgânicos _____	114
Capítulo 11 - Distribuição geográfica _____	121
Capítulo 12 - Distribuição geográfica - <i>continuação</i> _____	126
Capítulo 13 – Afinidades mútuas dos seres orgânicos: Morfologia: Embriologia: Órgãos rudimentares _____	130
Capítulo 14 - Recapitulação e conclusão _____	139
<i>Entre o Origem das Espécies e a Síntese Moderna</i> _____	146
Ascensão e revolta contra a morfologia evolutiva _____	147
O papel do embrião no pensamento evolutivo entre os séculos 19-20 _____	149
Paleontologia na transição entre os séculos 19-20 _____	151
A geografia da vida: exploradores e padrões no espaço _____	154
O desafio de definir o fenômeno da vida no início do século 20 _____	157
O mistério da variação e hereditariedade começa der desvendado _____	160
O desenvolvimento da ciência da genética _____	162
A eclipse da seleção natural e seu resgate _____	164
Neodarwinismo e a matematização da biologia evolutiva _____	165
A “santíssima trindade” da genética de populações teórica _____	167
Populações, naturalistas e o conceito de espécie _____	170
Um novo entendimento sobre as mutações e a variação _____	171
O que foi a Síntese Moderna? _____	174
A Síntese de Theodosius Dobzhansky _____	177
Précis de <i>Genética e a Origem das Espécies</i> _____	178
As outras obras canônicas da Síntese moderna _____	180
Hereges e esquecidos da Síntese _____	182
<i>Após a Síntese</i> _____	184
Uma visão geral do período _____	184
A descoberta das bases moleculares da variação e herança _____	189
Desdobramentos da genética de populações: teorias balanceada e clássica _____	193
As teorias clássica e balanceada do polimorfismo genético _____	195
O custo da seleção natural _____	198
Problemas do debate clássico-balanceado _____	199
Formalismo origem-fixação e o nascimento da evolução molecular _____	202
Desenvolvimento da teoria neutra da evolução molecular _____	204



A genética da adaptação _____	208
As bases genéticas do processo de especiação _____	212
<i>Século 21 e alguns desafios contemporâneos</i> _____	216



Introdução

Discorrer sobre a história do pensamento evolutivo não é uma tarefa simples, pois a definição do que consiste o pensamento evolutivo em si é tema de discussão entre os diversos autores. Por exemplo, é comum considerar que apenas após a publicação do *Origem das Espécies* em 1859 iniciou-se uma discussão científica significativamente semelhante ao que hoje denominamos como biologia evolutiva. Esta abordagem, entretanto, ignora as influências intelectuais de Darwin. Charles Darwin não desenvolveu a sua teoria a partir uma ciência completamente ignorante da evolução das espécies. Na verdade, o fato de Darwin citar explicitamente outros autores e de ter incluído uma síntese histórica sobre a evolução das espécies na abertura do *Origem das Espécies* evidencia que o autor sentiu necessidade de expor a contribuição de outros pensadores para o desenvolvimento de suas ideias. Além disso, mesmo que o pensamento evolutivo fosse uma invenção completamente darwiniana, teríamos que explicar quais foram as circunstâncias que possibilitaram tal acontecimento. Dessa forma, devemos recuar no tempo anterior a 1859 para identificar algumas linhas de influência intelectual e como ocorreu o desdobramento dessas ideias ao longo dos anos.

Imediatamente, portanto, nos impomos o problema de identificar quais são e o momento de origem dessas ideias que resultariam na biologia evolutiva moderna. Histórias de ideias científicas podem ser desenvolvidas sob uma ótica *internalista* ou *externalista*. Na abordagem internalista, a história das ideias científicas é avaliada desconsiderando o contexto das condições sociológicas, culturais e econômicas em que as ideias foram desenvolvidas. Em outras palavras, a dinâmica da história da ciência nesta interpretação é majoritariamente independente da dinâmica da história social que a circunda. Por outro lado, na análise externalista, os acontecimentos externos à ciência possuem uma influência significativa no desenvolvimento das ideias científicas. As duas abordagens possuem pontos positivos e negativos e o ideal é que o historiador consiga combinar as duas linhas de análise, pois obviamente as ideias científicas não existem sem as pessoas que fazem a ciência e estas, sendo humanos, não existem num vácuo sociológico. Em contrapartida, a prática da ciência possui peculiaridades que impedem que sua dinâmica seja uma consequência direta da história socioeconômica dos povos. Finalmente, a história da ciência não pode ser interpretada numa lógica progressista ou, conforme denominado pelos historiadores de origem anglo-saxônica, *whig history*. Uma historiografia *whig* interpreta a história como uma sequência progressista cuja *finalidade* é chegar até a configuração atual do conhecimento. A história nada mais passa do que um desdobramento necessário para alcançar o estado contemporâneo. Nesta lógica, a interpretação dos cientistas do passado é sempre realizada de forma comparativa aos cientistas de hoje. Assim, por



exemplo, a relevância da obra de Jean Baptiste Lamarck não seria avaliada considerando o que exista *anteriormente*, mas a partir do que foi desenvolvido *posteriormente*. As teorias de Lamarck são, então, tornadas menores e interpretadas como simples tentativas de serem equivalentes ao darwinismo; algo que Lamarck nunca conheceu.

Em história da ciência, o problema da historiografia progressista é particularmente difícil de ser evitado, pois a ciência é uma atividade intelectual que possui características aditivas e inovadoras. As contribuições aditivas expandem o conhecimento sobre temas específicos e, quando novas hipóteses e teorias são construídas para aprimorar ou corrigir aquelas existentes, temos uma contribuição inovadora. Esta dinâmica é facilmente interpretada como uma empreitada intelectual progressista. Sabendo dessas dificuldades inerentes ao estudo do desenvolvimento de qualquer disciplina científica, apresentaremos a seguir uma brevíssima história do desenvolvimento do pensamento evolutivo. Iniciaremos nossa jornada na Antiguidade Clássica, mais especificamente, na antiga civilização grega. Ao fazê-lo, replicaremos uma estratégia amplamente utilizada por historiadores da ciência e da filosofia e é muito provável que em livros de física, química e matemática você já tenha encontrado menção de que a ciência começou na Grécia. A afirmação é tão comum que corremos o perigo de repetir clichês e deixarmos de nos perguntar, afinal, por que a abordagem científica da natureza foi iniciada na Grécia Antiga. A razão é simples. Foi de fato na Grécia antiga que pensadores começaram a tentar explicar a natureza apenas por meios materiais, sem a invocação de entidades ou forças sobrenaturais. *A natureza era um sistema fechado que continha uma dinâmica interna independente*. Mais que isso, os gregos antigos também se preocuparam em criar um *método de análise* para o estudo da natureza.

Após investigarmos a contribuição dos antigos, daremos sequência com os desenvolvimentos intelectuais relevantes do final do império romano, ascensão do cristianismo, período medieval, era moderna e, particularmente, os séculos 18 e 19. Estes dois séculos foram, sem dúvida, cruciais para o surgimento da biologia evolutiva moderna. Finalizaremos nossa jornada com a rápida transformação que o pensamento evolutivo passou nos anos do século 20 e com atuais desafios da biologia evolutiva.

Em nossa viagem às raízes do pensamento evolutivo, além de nos policiar para não entender o passado como um desdobramento necessário do presente, é igualmente importante evitarmos analisarmos os pensadores antigos usando palavras e significados contemporâneos, de forma a evitar *problemas semânticos*. No estudo da história da ciência, esse problema é particularmente importante, pois termos



como “ciência” e “cientista” têm criação recente ou possuíam significados distintos. O significado da palavra “ciência” do mundo antigo até o aproximadamente o século 17 estava mais relacionado à uma disposição interna do pensamento ao invés de um corpo de conhecimento com existência externa ao indivíduo. Talvez por isso, a palavra “cientista” tenha sido criada apenas no século 19 por William Whewell, quando já existia a entidade externalizada – “a ciência”. Desta forma, a afirmação de que pensadores como Aristóteles ou mesmo Copérnico faziam “ciência” deve ser interpretada com cautela, pois eles próprios não pensavam o que faziam dentro do significado que hoje aferimos a este termo. Igualmente anacrônico seria chamá-los de “cientistas”. Uma vez que este termo só foi criado por volta de 1830, seria inapropriado até mesmo categorizar Isaac Newton como um “cientista”, pois ele sequer estava vivo quando esta palavra foi criada.

O que pensavam os antigos sobre a biodiversidade?

Os seres vivos e sua enorme diversidade sempre foram objeto de fascínio para os humanos, não é à toa que a quase totalidade das cosmogonias de criação do universo contem animais e plantas em sua narrativa. Vejamos, por exemplo, a cosmogonia abraâmica narrada no Gênesis – animais são criados e, além disso, nomeados nos primeiros dias da criação, indicando que, para os hebreus antigos existia, evidentemente, a biodiversidade. Afinal, o que não é diverso não recebe vários nomes. Embora não seja diretamente associado à origem do pensamento sobre a biodiversidade e sua evolução, é interessante notar que, para pensar de forma filosófica e inquisitiva sobre os seres vivos, e não apenas de forma utilitária (quais servem para fornecer alimento, proteção etc.), foi necessário o aparecimento dos primeiros núcleos urbanos no mundo antigo. Neste momento, a progressiva especialização das sociedades, possibilitando que alguns indivíduos tivessem tempo livre suficiente para refletir sobre os seres vivos, foi motivada com a disponibilidade de alimentos estocáveis (grãos cultivados) e passagem da informação, incluindo técnicas, através da escrita.

Essas transformações foram acentuadas entre os séculos 8 e 6 a.C. Em diversas regiões do globo que se estendiam da península balcânica até o extremo oriente, civilizações e núcleos urbanos se desenvolveram e, conseqüentemente, as grandes correntes do pensamento filosófico e religioso começaram a surgir. Aparentemente, a indagação sobre as questões mais fundamentais sobre o mundo e nosso comportamento foram automaticamente feitas quando nós tivemos a possibilidade de refletir. Este período foi denominado de Idade Axial pelo filósofo Karl Jaspers. Sabemos destas transformações não apenas através da pesquisa arqueológica, mas também pelo fato de termos ainda hoje acesso às grandes obras literárias escritas nesse período. Na região da Palestina, muitos dos



livros que compõem a Torah hebraica foram escritos nesta época. Na região do Irã, o Avesta, supostamente de autoria de Zaratustra, data do mesmo período. No subcontinente indiano, os Upanishads, o conjunto de escritos que reformavam o hinduísmo primitivo, contextualizado nos escritos védicos, assim como o Dhammapada, uma das obras mais relevantes para o budismo, também foram escritos. Por fim, na região da China, os livros fundadores do taoísmo, o *Tao de Jing* de Lao-Tzé e, os Analetos de Confúcio também datam deste período axial. Todas essas obras são majoritariamente filosóficas e lidam com questões de ética e moral. Entretanto, uma forma de pensar bastante diferente surgiu em território de influência cultural dos gregos antigos.

A contribuição dos gregos antigos

Costumeiramente, é dito que a análise racional e sistemática da natureza material começou na Jônia, uma região localizada na atual Turquia, por volta do século 6 a.C. Mais precisamente, é atribuída a Tales, nascido na cidade de Mileto, a formalização das primeiras abordagens intelectuais que poderiam ser caracterizadas como pensamento científico primitivo. Tales, assim como boa parte dos filósofos da escola jônica, se preocupou em compreender a natureza física do mundo. Alguns registros históricos mostram, por exemplo, que Tales foi capaz de prever um eclipse solar no ano de 585 a.C. Embora não exista uma contribuição direta dos jônios ao pensamento evolutivo, obviamente a inovação intelectual destes pensadores deve ser reconhecida como fundamental para o aparecimento posterior de toda a ciência. Uma das características mais importantes do pensamento científico é o *naturalismo metodológico*. Isso significa que as explicações dos fenômenos naturais devem ser feitas dentro da própria natureza, já que esta é entendida como um sistema fechado com funcionamento autônomo.

Tales de Mileto influenciou muitos pensadores gregos que, em conjunto, se dedicaram a uma pergunta fundamental: Por que as coisas mudam na natureza (*physis*)? A forma original de abordar esse questionamento através do naturalismo metodológico efetivamente marca o nascimento da filosofia natural, ou seja, o pensar filosófico sobre questões do mundo físico, incluindo os seres vivos e os humanos. Para esses pensadores gregos, comumente denominados de pré-Socráticos, a transformação do mundo natural em si, o eterno devir das coisas naturais, era fascinante. Sendo um sistema fechado, é notória a ausência de agentes externos conscientes para explicar o funcionamento da *physis*.

Empédocles (aprox. 494 a.C), por exemplo, entendia que as mudanças na *physis* são possíveis através de “forças” de atração (*philotes*) e repulsão (*neikos*) entre as coisas materiais. Através das descrições feitas posteriormente por Aristóteles, sabemos que Empédocles se interessou diretamente pelo estudo



dos animais. Ele achava que as diversas características que compõem o corpo dos animais eram formadas por ocorrências fortuitas ao longo do desenvolvimento. Por exemplo, a coluna vertebral adquire sua forma através de quebras ocasionadas pelo movimento do feto no útero. Empédocles também propôs que os animais teriam sua origem no mar, novamente através do encontro fortuito entre as diversas partes de seus corpos. Neste sentido, é evidente que Empédocles entendia que não haveria necessidade de se assumir explicações de relações causais além da sorte simples para entender a morfologia animal. Essa seria uma ideia criticada arduamente por Aristóteles e posiciona Empédocles em oposição a diversos filósofos pré-Socráticos, como Heráclito, Anaximandro e Anáxgora, que atribuíam o devir da *physis* à ação causal de elementos como água, ar e fogo.

Posterior aos escritos de Tales de Mileto, e possivelmente Empédocles, surge uma forma de racionalizar que também se mostraria muito influente na história do pensamento ocidental – o atomismo. Filósofos gregos posteriores atribuem à Demócrito de Abderra (aprox. 460 a.C.) e Leucipo esta nova abordagem para pensar a causalidade na *physis*. Diferentemente dos pré-Socráticos que atribuíam relações de causalidade aos elementos, estes pensadores propuseram que a natureza última de todas as coisas seriam os átomos. Curiosamente, essas entidades possuiriam alguma semelhança com o conceito atômico moderno. Para Demócrito, não existia devir ou uma real transformação na natureza. As coisas mudavam apenas em aparência, pois, na verdade, a “transformação” nada mais era do que combinações diferentes entre átomos que se movimentavam acidentalmente no espaço. Não existiria atuação de “forças” na *physis* além do puro movimento dos átomos no vácuo e o encontro fortuito dessas entidades explicaria todas as interações causais do mundo. Desta forma, seguindo uma lógica similar à de Empédocles, os atomistas também entendiam que a busca por causalidades na natureza associadas diferente da encontros fortuitos (de átomos ou partes desconexas) era um empreendimento inútil.

Em síntese, a filosofia da natureza dos pré-Socráticos era variada, embora alguns temas fossem comuns, notavelmente o naturalismo metodológico. Entretanto, é importante observarmos que, neste momento, iniciou-se entre os povos gregos uma cultura de investigação, uma tradição de pesquisa voltada para o entendimento da natureza pela natureza. A natureza era válida de ser investigada por si só e grandes disputas intelectuais sobre a constituição e a causalidade das mudanças da *physis* ocorreram. Para a investigação da biodiversidade, essa foi uma etapa fundamental, pois os seres vivos, agora, seriam estudados como fins em si mesmos ao invés de serem inseridos em narrativas cosmogônicas ou por razões meramente utilitárias.



As escolas de Atenas

Diferentemente dos jônios, por volta do século 4 a.C., nas obras de Platão e Aristóteles, ambos pensadores em atividade principalmente na cidade de Atenas, identificamos alguns componentes que influenciaram mais diretamente o desenvolvimento do pensamento evolutivo. Curiosamente, essa influência não é avaliada como positiva por muitos historiadores, de forma que as abordagens filosóficas das escolas de atenienses supostamente apresentaram entraves ao desenvolvimento de interpretações evolutivas da compreensão da biodiversidade. Além de filosofia natural, os pensadores atenienses também escreveram sobre temas desde política à teologia, expandindo enormemente o foco da investigação racional iniciada por seus antecessores.

Platão

O filósofo Alfred Whitehead uma vez afirmou que toda a história da filosofia ocidental não passaria de notas de rodapé aos escritos de Platão. Evidentemente, qualquer pensador com essa dimensão de influência teria impactos na forma como pensamos a realidade, incluindo a diversidade biológica. Platão nasceu no século 5 a.C. e viveu até 348 a.C., suas obras mais relevantes para a biologia foram o *Timeu* e alguns trechos de *A República*. Em *Timeu*, encontramos a descrição da história da criação do universo, incluindo os seres vivos, segundo Platão. É relevante mencionar que *Timeu* foi o único livro de Platão que tinha ampla circulação na Europa do período de expansão do Império Romano (após aproximadamente 30 a.C) até praticamente o século 12, com a entrada de alguns outros livros via tradução do árabe. Entretanto, apenas após o século 14, é que a obra de Platão, conforme conhecemos hoje, começou a ser efetivamente distribuída nos centros de conhecimento. *Timeu* é uma obra significativa para a compreensão da biodiversidade, pois a cosmogonia platônica foi assimilada pelos primeiros filósofos cristãos com relativa facilidade. Além de descrever um universo que teve um início específico no tempo, com posterior desenvolvimento, similarmente à cosmogonia abraâmica, encontramos também a atuação de uma entidade externa (demiurgo) na criação do universo e seres vivos. Desta forma, a cosmogonia de Platão é majoritariamente idealista, pois a realidade passa a ser a expressão e realização de ideias pré-concebidas. Em síntese, em existência, a ideia (ou a mente/inteligência do demiurgo) precede à matéria. Em contraste ao idealismo, podemos definir o materialismo, uma filosofia que compreende que a matéria precede à mente. Ou seja, a mente é um simples desdobramento das interações materiais.

Além de *Timeu*, a parte de obra platônica que é frequentemente identificada como uma influência negativa para o entendimento dos seres vivos diz respeito à sua *teoria das ideias*, um componente da epistemologia platônica expressa principalmente no livro IV da *República*. Platão, assim como seu



mentor Sócrates, estava interessado na compreensão não apenas do mundo material, mas principalmente por questões fundamentais como a origem do conhecimento em si. Portanto, para compreender como é possível o conhecimento das coisas concretas e abstratas num mundo repleto de diversidade, Platão propôs que tudo deveria possuir uma essência, um tipo ou forma, um eidos (εἶδος) imutável e eterno. Desta forma, conseguimos identificar, digamos, um gato doméstico apesar da grande diversidade de gatos existentes no mundo, pois nossa mente reconhece a essência ou eidos do gato doméstico. E reconhecemos esta essência, pois nós humanos fomos expostos ao mundo das ideias ou formas, habitado apenas pelas essências ou tipos imutáveis, antes de nosso nascimento. Após nascermos, guardamos vagas lembranças desse mundo, que nos permite reconhecer superficialmente as coisas. O papel do filósofo deve ser, portanto, desvendar as essências em si e ignorar as imperfeições da matéria que originam a diversidade, atrapalhando o processo de entendimento real do mundo.

A biologia que se desenvolve a partir do platonismo é, desta forma, uma biologia que procura valorizar principalmente a essência das espécies. Esse tipo de abordagem é denominado de *tipologia*. O próprio termo ‘espécie’ possui uma raiz associada aos termos essência e tipo, pois a palavra vem do latim *species*, que significa justamente tipo. Além disso, *species* é uma palavra que se origina do verbo latino *specio* (ver). Não é coincidência que, em grego, ‘espécie’ seja traduzido como eidos (εἶδος). Assim, é claro que o pensamento tipológico de Platão teve uma influência para a compreensão da diversidade biológica. Especialmente para o desenvolvimento de uma ciência que estuda justamente a transformação das espécies (εἶδος) ao longo do tempo. Ora, como é possível haver transformação dos tipos se esses são imutáveis? Mais que isso, se a diversidade que encontramos no mundo é apenas uma anomalia que afasta os nossos sentidos do entendimento da realidade das essências, não é possível o desenvolvimento do conceito moderno de espécie biológica, que considera as espécies como uma *população* de indivíduos inter cruzantes. A entidade central do discurso evolutivo moderno – a espécie – possui na sua variação interna, e não na essência, um dos seus principais e definidores atributos. O famoso evolucionista Ernst Mayr chegou a considerar Platão como o maior anti-herói da história do pensamento evolutivo.

Aristóteles e o concepção de uma ciência dos seres vivos

Além de Platão, o outro gigante da filosofia grega foi Aristóteles. Entretanto, em Aristóteles temos algo completamente distinto. Primeiramente, dos pensadores da antiguidade clássica, Aristóteles foi o *único que deixou uma obra biológica significativa*. Efetivamente, não seria exagero afirmar que Aristóteles foi o primeiro a organizar o estudo dos seres vivos a ponto de conceber algo semelhante



à área de conhecimento científico hoje denominada de biologia. A biologia de Aristóteles foi tão importante que seus livros permaneceram como referência por mais de mil e quinhentos anos. Alguns filósofos contemporâneos chegaram a sugerir que toda a filosofia aristotélica teria sido influenciada pelos estudos que Aristóteles realizou sobre os seres vivos. A biologia aristotélica é descrita em quatro tratados principais: *História dos Animais* (HA), *Partes dos Animais* (PA), *Geração dos Animais* (GA) e *Movimento dos Animais* (MA). No conjunto, Aristóteles apresenta, além de uma extensa classificação dos animais, um corpo teórico para a área do conhecimento que viria a ser denominada de biologia mais de 2000 anos depois. Por exemplo, Aristóteles se perguntou como é possível o desenvolvimento dos animais. Ele propôs que, na natureza viva, existe um princípio telos (τέλος) de finalidade. Afinal, se não existisse esse princípio, o próprio desenvolvimento de um embrião animal em um adulto seria impossível. De forma geral, encontramos em Aristóteles um retorno aos questionamentos dos primeiros filósofos pré-socráticos dos séculos 6-5 a.C.

Ao contrário de Platão, sabemos sobre a vida de Aristóteles com mais detalhes. Ele nasceu em 384 a.C. em Estágira, na Macedônia, um território dominado pelos gregos. Aos 17 anos foi para Atenas estudar na Academia de Platão. Depois de cerca de vinte anos estudando com Platão, na ocasião da morte de seu mentor (348 a.C.), Aristóteles vai para Assos e se casa com Pythias. Ambos se mudam para Mitelene, na ilha de Lesbos, onde permanecem por quatro anos. Acredita-se que foi neste período que Aristóteles realizou boa parte dos seus experimentos com animais marinhos. Em 343 a.C., retorna à sua terra natal da Macedônia para ser professor de Alexandre, o Grande, que se tornaria um dos maiores conquistadores da história e responsável pela difusão da cultura grega na Antiguidade. Em 335 a.C., com cerca de 50 anos de idade, volta para Atenas e decide fundar a sua própria escola – o Liceu. Em 322 a.C., após complicações políticas em Atenas, ele abandona o Liceu e vai para Cálcis, na ilha de Eubeia, onde viria a falecer meses depois, aos 62 anos.

Em sua forma geral, a filosofia natural de Aristóteles apresenta um entendimento sobre a composição da matéria envolvendo mistura dos quatro elementos (água, ar, fogo e terra), além de um quinto elemento (quintessência) que estaria na composição dos corpos celestiais. O quinto elemento seria responsável pela estabilidade e constância dos corpos celestiais, que não passariam por mudanças. Ao contrário de Platão, Aristóteles entende que o universo é eterno e, portanto, não teve um início específico no tempo. Diferentemente de seu mestre, ele se afasta da teoria platônica das formas e compreende que o conhecimento de um fenômeno natural requer o estabelecimento de quatro causas: *material*, *formal*, *eficiente* e *final*, definindo a causalidade da *physis* exposta no segundo tomo de sua Física e no volume dois de Metafísica. O exemplo mais didático para compreender a causalidade



aristotélica é a análise de uma estátua. A causa material de uma estátua seria a substância da qual é feita, por exemplo, o mármore. A causa formal seria o projeto, o desenho, que o escultor elaborou antes de trabalhar a pedra de mármore. A causa eficiente que transformou uma pedra bruta numa estátua foi a ação do escultor com suas ferramentas e, por fim, tudo isso foi realizado com uma finalidade, por exemplo, a produção de algo esteticamente belo para exposição, a causa final.

A causa final foi uma das proposições mais controversas de Aristóteles, pois gera uma noção finalista da natureza que foi largamente abandonada nas ciências naturais contemporâneas. Quando ele aplicou sua noção de causalidade aos seres vivos, ele defendeu a importância da causa final para o entendimento dos organismos. Um dos argumentos frequentemente usados pelo filósofo para isso é a consistência dos padrões observados na forma, associado à sua função. Ele expunha, por exemplo, que os dentes dos vertebrados não poderiam ser resultado de interações fortuitas da matéria, pois ao longo das gerações, em indivíduos independentes, a mesma morfologia e funcionalidade eram recorrentemente observadas. Portanto, uma causa final deveria existir. A relevância da causa final aristotélica para sua análise dos seres vivos é tão significativa e, geralmente, diz-se que a biologia aristotélica é marcadamente *teleológica*. Além disso, frequentemente admite-se que esse princípio finalista talvez tenha tido como consequência a organização linear da diversidade da vida em uma escala de complexidade. É atribuído à Aristóteles, portanto, a proposição inicial de uma classificação biológica que remete a uma escala, que posteriormente seria denominada de *grande cadeia dos seres*.

O finalismo causal Aristotélico pode ser contrastado com outros sistemas filosóficos populares na Antiguidade. Em particular, os seguidores dos antigos atomistas Leucípo e Demócrito e, particularmente, a obra de Epicuro (341 a.C. - 270 a.C.), que faz parte de uma geração posterior de filósofos atenienses e cuja filosofia natural foi sumarizada no famoso poema *De Rerum Natura*, escrito no século 1 por Lucrécio, um poeta romano. Ao contrário do finalismo de Aristóteles, o atomismo epicurista é entendido como uma influência positiva e significativa no desenvolvimento da ciência moderna. O pressuposto central desta corrente de pensamento é que a natureza é composta inteiramente de átomos e vazio. Embora os ‘átomos’ dos gregos antigos obviamente não se refiram aos mesmos átomos da ciência contemporânea, o princípio geral é incrivelmente similar. Os átomos seriam as partes mínimas e indivisíveis da matéria. Existiriam diversos átomos e, através de seu encontro no vazio, eles viriam a compor toda das coisas observáveis e, além disso, explicariam suas diversas propriedades (temperatura, umidade etc.). O movimento desses átomos no espaço seria inconsciente. Desta forma, a causalidade dos fenômenos naturais seria, em última análise, apenas



explicada pelo encontro fortuito dos átomos no vazio. *Matéria e movimento* apenas seriam suficientes para explicar toda a natureza.

Os estudos biológicos de Aristóteles

Aristóteles escreveu diversos textos que se assemelham ao que hoje denominamos como ciência natural, além de dedicar alguns livros à análise de como o conhecer pode ser sistematizado. Ele efetivamente criou a disciplina da Lógica em *Analíticos Anteriores* e da filosofia da ciência e epistemologia em *Analíticos Posteriores*, que compõem o texto que seria chamado posteriormente de *Órganon*. Sua *Física* discorre sobre os princípios gerais da filosofia natural aristotélica. Seus textos biológicos mais importantes foram *História dos Animais*, *Partes dos Animais*, *Geração dos Animais*, *Movimento dos Animais* e *Progressão dos Animais*. Também é notória sua tentativa de elaborar uma teoria geral da vida em *Peri Psychés* (traduzido frequentemente como *Sobre a Alma*). Por referências encontradas em outros textos, sabemos da existência de outras obras biológicas de Aristóteles que infelizmente foram perdidas na história. Dentre estes, um texto sobre suas dissecações de animais, supostamente ilustrado, talvez seja um dos mais relevantes.

Não seria exagerado afirmar que Aristóteles foi o primeiro a conceber o estudo dos seres vivos como uma área de investigação independente em si, de forma que muitos creditam a ele a criação da ciência da biologia. Do corpo biológico aristotélico, as duas obras consideradas mais importantes são *História dos Animais* e *Partes dos Animais*. Em *História*, Aristóteles apresentou fatos relevantes sobre a diversidade animal, com uma tentativa de organizar a diversidade zoológica usando os preceitos da lógica que ele mesmo havia sistematizado. Em *Partes*, o objetivo é o entendimento das causas dos animais, principalmente da morfologia. Nas palavras do grande filósofo, “[...] precisamos estudar de forma que primeiramente tenhamos noção das instâncias em que as *diferenças e atributos* [dos animais] estão presentes [...] Após isso, devemos tentar encontrar as suas *causas*” (*História dos Animais*, I.6).

História dos Animais é um livro bastante descritivo, inclusive com relatos de dissecações de vertebrados e invertebrados, especialmente marinhos, realizados pelo próprio Aristóteles. Encontramos nesta obra o primeiro sistema de classificação dos animais, baseado nos hábitos de vida e em sua morfologia, com uma justificativa explícita para uso da anatomia comparada na coleta dos fatos – “Somos bastante ignorantes sobre as partes internas dos humanos, de forma que é necessário investigá-las a partir das partes correspondentes em outros animais, que são similares as nós.” (*História dos Animais*, I.16). Na organização da diversidade animal, Aristóteles utiliza uma estrutura



lógica para estruturar os graus de similaridade encontrado na natureza, incluindo a variação entre os indivíduos das espécies biológicas. As espécies Aristotélicas (*eidōs*) podem ser agrupadas em grupos maiores, de nominados *genos*. A separação do *genos* em *eidōs* é dado pela *diaphora*, o reconhecimento das diferenças. Subsequentemente, Aristóteles compreende que existem caracteres accidentais nos *eidōs* que consistem em uma variação entre os indivíduos das espécies (*sumbebekos*). É importante mencionar que, embora o sistema aristotélico use termos semelhantes ao sistema sugerido por Lineu, eles não são exatamente correspondentes. O sistema aristotélico é um esquema puramente hierárquico lógico. O *genos* por ser, por exemplo, os mamíferos, enquanto os *eidōs* podem se referir aos canídeos e primatas. De qualquer forma, Aristóteles efetivamente reconhece que a diversidade zoológica pode ser agrupada hierarquicamente. Curiosamente, ele reconhece os chamados *magista genê*, os grandes gêneros da diversidade animal. Nos “animais com sangue” são eles: aves, peixes, cetáceos, quadrúpedes vivíparos e quadrúpedes ovíparos; nos “sem sangue” temos: animais de corpo mole (moluscos), animais de casca mole (crustáceos), casca dura (alguns moluscos) e insetos.

Em *Partes dos Animais* encontramos um tratado causal, que expõe pela primeira vez os princípios teóricos do estudo dos seres vivos. Aristóteles se preocupa em pesquisar as razões dos animais apresentarem as características de observamos. O livro consiste em uma defesa lógica da causa final na natureza viva. O argumento teleológico de Aristóteles se volta particularmente aos filósofos predecessores, como Empédocles, que entendia a morfologia animal como sendo resultado de ação de princípios secundários, muitos vezes fortuitos: “Empédocles, portanto, estava errado quando disse que muitos dos caracteres presentes nos animais são meramente resultado de ocorrências fortuitas durante se desenvolvimento: por exemplo, as vértebras são como são , pois aconteceu de serem quebradas devido ao movimento do feto no ventre.” (*Partes dos Animais*, I, 640^a1). Aristóteles afirma que a maneira como um ser vivo se desenvolve é *determinada* pelas necessidades deste mesmo ser plenamente formado – o embrião se desenvolve *para* atingir a forma adulta. A causa final nos animais é evidenciada pela regularidade e repetição de padrões no desenvolvimento embrionário. O filósofo se questionava “Por que os dentes regularmente crescem desta forma?”. Aristóteles entendia ser impossível que estas regularidades não estivessem associadas a uma causa final. Desta forma, a análise dos seres vivos aristotélica estabelece uma relação causal entre função e forma, pois a função de uma estrutura determinará sua forma. Ela é, portanto, funcionalista. Neste sentido, encontramos na biologia de Aristóteles a primeira exposição formal de uma questão que constituiria um dos pilares das ciências biológicas até hoje – a origem das adaptações. Talvez seja precipitada, embora



convidativa, a avaliação de que o funcionalismo em ciências biológicas, tão presente na biologia de Cuvier e Darwin tenha suas raízes intelectuais em Aristóteles.

Outros tratados biológicos importantes de Aristóteles são a *Geração dos Animais* e *Peri Psychés*. *Geração dos Animais* é um livro dedicado ao estudo do que hoje chamaríamos de desenvolvimento e hereditariedade. Aristóteles claramente entendia que a continuidade da forma animal está associada ao processo reprodutivo. A reprodução impõe à matéria as causas formal, final e eficiente. Assim como em *Partes*, em *Geração* encontramos uma abordagem comparativa. No livro IV, ele estabelece questões importantes associadas ao problema da hereditariedade que permaneceriam em aberto por quase dois mil anos – por que alguns indivíduos de uma espécie se desenvolvem em machos e outros em fêmeas? Por que os filhos se assemelham a um dos pais ou a ambos? Por que o tamanho da prole varia entre as espécies? Qual é a causa da formação de uma prole com deformidades?

Peri Psychés, traduzido para o latim como *De Anima* (Sobre a Alma), não é geralmente listado como um dos cânones da biologia aristotélica. Entretanto, é neste tratado que Aristóteles faz a primeira tentativa de estabelecer um princípio geral da vida animal e vegetal, como uma primeira incursão a uma teoria geral dos seres vivos. Algo similar somente seria tentado com a proposição da teoria celular no século 19. Ele entendia que os vegetais possuíam uma “alma vegetativa”, que estaria associada aos processos de crescimento e reprodução. Os animais, por sua vez, além de possuírem estes dois processos básicos, também tinham mobilidade e sensibilidade, relacionados a “alma sensitiva”. Por último, nos humanos, somava-se o pensamento e a reflexão, associados à “alma racional”. Desta forma, Aristóteles estabeleceu uma organização hierárquica do princípio vital, da *psyche* mais simples encontrada nos vegetais até a *psyche* mais complexa dos humanos. Esta organização direcional de complexidade foi possivelmente uma das motivações do desenvolvimento da noção de *escala naturae*, a escala da natureza que ordena linearmente a biodiversidade dos seres mais simples aos mais complexos.

Conforme mencionado, é quase unânime a opinião de que Aristóteles efetivamente concebeu a disciplina que hoje conhecemos por biologia. Curiosamente, talvez pela imensa originalidade deste filósofo, esta área do saber não seria reconhecida como tal até o século 18. A “biologia” de Aristóteles foi estabelecida em cima de alguns princípios importantes: (i) ele deu proeminência à análise comparativa; (ii) a classificação dos animais seguia princípios da lógica; (iii) a variação dentro das espécies biológicas (que também eram espécies lógicas) era considerado acidental; (iv) foi dada primazia à função no entendimento da forma (funcionalismo e teleologia); (v) houve uma



preocupação com em estabelecer uma teoria geral dos seres vivos incorporava uma visão de complexidade crescente da biodiversidade.

A biodiversidade no período helenístico e império romano

Muitos consideram que após os tratados aristotélicos, nenhum desenvolvimento intelectual teve relevância para o pensamento sobre a biodiversidade até a época posterior a Revolução Científica nos séculos 16 e 17. Assim sendo, por mais de 1600 anos, nenhuma contribuição significativa teria sido feita. Essa afirmação é historicamente incorreta, pois diversas linhas de pesquisa hoje caracterizadas como biologia continuaram o seu desenvolvimento neste período. Outro fator importante para o desenvolvimento do pensamento evolutivo é que o período desde as conquistas de Alexandre, o Grande (século 3 a.C.) até a crise do Império Romano do Ocidente (século 4) constitui uma etapa formadora intelectual importante para a filosofia ocidental posterior, que apresentaria tanto obstáculos como estruturas propícias ao surgimento de um pensamento evolutivo sobre a biodiversidade.

Neste período, uma parte considerável do desenvolvimento sobre o pensamento sobre a biodiversidade foi oriundo das ciências médicas, onde a obra do romano Claudio Galeno (século 2) influenciou profundamente os diversos estudiosos gregos, latinos e muçulmanos até o período medieval. Galeno realizou experimentos de fisiologia com animais para compreender a fisiologia humana. Dissecou diversas espécies de primatas para compreender a biologia humana. No Egito sob o domínio grego (ptolomaico), houve o florescimento de escolas médicas. Destas, a escola Dogmática enfatizou a observação direta da estrutura interna dos órgãos. Descrições de dissecções e vivisseções de humanos foram feitas por Herophilus e Erasistratus, conforme relatado no tratado *De Medicina* de Aulus Celso (25 d.C.). Além dos desenvolvimentos da pesquisa médica, a botânica e zoologia também apresentaram algum crescimento durante esta fase. O conhecimento sobre a biodiversidade era tradicionalmente encontrado nas enciclopédias, uma das tradições literárias comuns nesta fase, além dos comentários, tratados médicos e farmacopeias. Por exemplo, Na *História Natural* do romano Gaius Plínio Segundo, também conhecido como Plínio o Velho (século 1), verificamos uma *tentativa de organizar* todo o conhecimento sobre o mundo natural de forma sistemática, assim como Aristóteles havia proposto cerca de 300 anos antes. A obra de Plínio é composta de 37 livros. Nos livros 7 a 27 encontramos boa parte do material biológico. No geral, temos a apresentação dos hábitos e de curiosidades sobre as espécies ao invés de uma investigação de sua morfologia, ao contrário de Galeno. Outra obra importante, que efetivamente inaugura uma linha de transmissão intelectual que chega até o tempo moderno, é o herbário *De Materia Medica* de Pedânio Dioscórides (40 – 90 d.C.),



uma farmacopéia que lista a biodiversidade de plantas e suas propriedades para o tratamento de enfermidades. Diversos exemplares da obra de Discórides eram ricamente ilustrados, com representações que procuravam se assemelhar às plantas para possibilitar o seu reconhecimento. Esse tipo de organização do conhecimento botânico foi e ainda é muito comum.

Assim como na antiguidade clássica, as correntes filosóficas do período de aproximadamente 800 anos desde a morte de Alexandre em 321 a.C. até o fim do Império Romano do Ocidente em 476 são geralmente vistas como um impedimento ao desenvolvimento do pensamento evolutivo. Neste período, o centro intelectual do mundo antigo se deslocou de Atenas para a cidade de Alexandria no Egito. A cidade foi o centro do florescimento de escolas filosóficas que, embora tivessem suas raízes em território grego, encontraram principalmente em Alexandria seu desenvolvimento posterior. Entre estas, as mais relevantes são os estoicos, os cínicos, os cétricos e os epicuristas. A filosofia de Epicuro talvez tenha sido a mais significativa para a filosofia natural. Sumarizada no poema *De Rerum Natura* do romano Lucrécio escrito no século 1 a.C., a filosofia natural de Epicuro era baseada no atomismo de Demócrito e Leucipo, onde a estrutura última da natureza (*physis*) era formada por estruturas indivisíveis, os átomos. O movimento desses átomos no vazio forneceria a estrutura explanatória e causal para os fenômenos naturais. Não existiria necessidade da causalidade aristotélica, principalmente a causa final. Para Epicuro, essa dinâmica era completamente independente da ação de divindades que, efetivamente, não tinham interesse nos assuntos humanos. Desta forma, é comum associar o epicurismo a formas de ateísmo, pois a filosofia ética era desvinculada de princípios teológicos.

Foi ainda no período helenístico que observamos um sincretismo entre ideias religiosas das civilizações orientais (Pérsia e Índia), do Egito e de povos do oriente próximo com as heranças grega e romana. Neste contexto, o desenvolvimento do corpo hermético seria significativo para a intelectualidade europeia ao final do período medieval, quando este fora redescoberto e traduzido no Renascimento italiano. Para a história intelectual ocidental, o aparecimento de correntes filosóficas que desenvolveram a teologia platônica, especialmente conforme descrita no *Timeu*, inserindo preceitos metafísicos de desenvolvimento religioso do indivíduo e da existência de uma inteligência universal, tiveram influência significativa. Essas filosofias são frequentemente denominadas de neoplatonismo, que teria em Plotino (século 3) seu principal nome. O desenvolvimento do neoplatonismo ocorreu de forma íntima ao desenvolvimento inicial da filosofia cristã, que formaria um dos principais pilares intelectuais do ocidente. Muitos dos primeiros apologistas cristãos estavam associados em grau variável ao neoplatonismo, como Orígenes de Alexandria e Agostinho de Hipona.



Da mesma forma, algumas das principais críticas ao cristianismo também foram oriundas de pensadores neoplatônicos, notavelmente Porfírio de Tiro.

A ascensão da filosofia cristã é, sem dúvida, um dos acontecimentos mais relevantes para a história do pensamento ocidental. Em teoria, a filosofia cristã apresentou poucos elementos novos que se apresentaram como contrários a qualquer interpretação não-fixista da diversidade da vida. Na prática, entretanto, a incorporação do platonismo e do aristotelismo, assim como sua associação com a narrativa cosmogônica dos judeus, fez que a expansão do cristianismo no ocidente fosse comumente considerada como uma limitação ao desenvolvimento do pensamento evolutivo. Na filosofia cristã, a ideia platônica de essência imutável foi intimamente associada ao divino e a escala natural aristotélica foi ampliada para incluir inclusive hierarquias angelicais, consistindo numa lógica consideravelmente antropocêntrica, onde o homem só estaria abaixo dos anjos e de Deus. Estava consolidada então a grande cadeia dos seres. Um conceito que, ainda hoje, está presente mesmo em representações populares do processo evolutivo. Entretanto, alguns estudiosos já observaram que a noção particular do tempo na cosmogonia judaica herdada pelo cristianismo forneceu uma base cultural compartilhada importante para um pensamento evolutivo sobre a biodiversidade. Afinal, no pensamento evolutivo, o tempo é linear (acíclico), existe o começo dos tempos e os acontecimentos futuros estão, em grande parte, abertos, e dependem de princípios locais, similarmente ao conceito do livre arbítrio cristão. Além disso, uma das características mais marcantes da visão da biodiversidade pelos primeiros cristãos é o simbolismo.

A recepção do conhecimento clássico pelos primeiros cristãos e a visão alegórica da biodiversidade

Devido aos desenvolvimentos históricos subsequentes, a transferência do conhecimento clássico para a cristandade latina e grega é crucial para entendermos a o desenvolvimento do pensamento sobre a diversidade biológica na Europa. Com relação à filosofia natural, os primeiros pensadores cristãos evidenciavam uma separação de um criador supernatural da Natureza, ou seja, *Deus e Natureza não eram idênticos*. Entretanto, este criador imputara na natureza os princípios para seu *funcionamento independente*. Os primeiros filósofos cristãos entendiam que o estudo na natureza em si só era válido, mas carente de sentido, pois este deveria iluminar questões da fé. Para o estudo das ideais sobre a biodiversidade podemos destacar três características importantes: (1) a noção de que a filosofia pagã não era contrária ao cristianismo, (2) o entendimento alegórico das escrituras e (3) o simbolismo



cristão associado à diversidade biológica. O conjunto do pensamento filosófico cristão até o início da Idade Média é denominado de patrística.

A aceitação, incorporação e desenvolvimento da filosofia pagã pelos pensadores cristãos ocorreu de forma gradual até a seu pleno desenvolvimento nos séculos 13-14. O contato com a filosofia pagã era frequente, pois as primeiras comunidades cristãs estavam localizadas dentro dos domínios territoriais do império romano, com forte influência da filosofia grega. Efetivamente, antes mesmo das interpretações cristãs da filosofia pagã, alguns pensadores judeus, notavelmente Filo de Alexandria, já refletiam sobre a possibilidade de conciliação da filosofia grega com a teologia hebraica, iniciando uma corrente interpretativa que enxergava a *filosofia como serva da teologia*. O estudo da filosofia seria motivado para iluminar questões da fé. Entre os primeiros cristãos, a receptividade não foi imediata. É famosa a interpelação de Tertuliano (155 – 240) sobre "o que Jerusalém tem a ver com Atenas?", num momento em que já existia, entre os cristãos, uma visão favorável, e semelhante à de Filo de Alexandria, sobre a filosofia pagã. Justino Mártir (100 – 165) foi um dos principais defensores da tradição da filosofia como serva da teologia no cristianismo inicial. Neste sentido, é relevante analisarmos a defesa do cristianismo feita por Orígenes de Alexandria (184 – 253) no seu famoso *Contra Celso*, ao afirmar de que tanto "na ética quanto nas descrições do mundo natural, eles (os pagãos) quase sempre concordam conosco (os cristãos)". A recepção da filosofia grega (incluindo a filosofia natural) estaria completa em Agostinho de Hipona (354-430) que, além de ratificar a relevância da desta para a teologia, iria favorecer uma interpretação não-literal da Bíblia, pois apesar de conter a palavra divina, fora escrita por homens, que são imperfeitos. Santo Agostinho também entende que seria razão de vergonha que os cristãos não demonstrassem conhecimento sobre a Natureza. O estudo da filosofia natural era válido e desejável, mas isoladamente, este careceria de sentido, que só seria possível através da fé cristã. Santo Agostinho argumentava que a verdade cristã não poderia ser oposta à verdade da filosofia grega, pois, por definição, a verdade é única.

A interpretação alegórica das escrituras, particularmente da narrativa judaica sobre a criação do mundo, foi defendida por alguns dos primeiros apologistas cristãos, conforme verificado na hexamerão de Santo Ambrósio. De fato, os hexamerões eram textos que representavam essencialmente interpretações sobre a narrativa judaica da criação do mundo e da biodiversidade. Mentor de Santo Agostinho e inserido no mundo latino (parte ocidental do Império Romano), Santo Ambrósio fez uma leitura majoritariamente alegórica da narrativa do Gênesis. O principal apologista do mundo grego, que correspondia à parte oriental do Império Romano e que posteriormente constituiria o mundo bizantino, foi São Basílio de Cesárea (330-379). Apesar de ser favorável a uma



interpretação mais literal da cosmogonia abraâmica, São Basílio curiosamente usava extensamente exemplos da *História dos Animais* de Aristóteles, demonstrando conhecimento da filosofia natural pagã. Sua descrição dos animais é basicamente funcional, usando-os como alegoria para questões morais.

Efetivamente, as interpretações alegóricas eram comuns entre os primeiros pensadores cristãos e deram origem a um vasto simbolismo que, inclusive, se estendeu até o entendimento sobre a biodiversidade. Esse simbolismo cristão, majoritariamente zoológico, é observado primeiramente em *De Natura Animalium* de Claudio Eliano (175 – 235), onde encontramos uma descrição dos animais de forma alegórica, com finalidade moral e didática, contrastando o comportamento humano com o dos animais. Por volta deste mesmo período, uma outra obra de autoria anônima, o *Physiologus*, escrito entre os séculos 2 e 5, constituiria uma fonte bibliográfica popular para cristandade latina medieval. O livro apresenta uma série de entradas, conforme uma enciclopédia, onde são apresentados os significados cristãos (quase sempre de natureza moral) de diversos animais e plantas. O *Physiologus* é o precursor direto dos bestiários medievais; livros, também escritos em formato enciclopédico e ricamente ilustrados, que listavam animais e plantas e forneciam informações sobre sua história natural associada à interpretação cristã. Não é clara a relação direta entre o *Physiologus* e enciclopédias do período medieval inicial, como as *Etimologias* de Isidoro de Sevilha, e os bestiários. Embora muitas das entradas sejam comuns a todos esses gêneros. Já por volta do século 13, os bestiários se assemelhavam às enciclopédias de história natural, ainda que priorizassem o simbolismo cristão das coisas naturais. As entradas contidas nos bestiários, tradicionalmente iniciavam com uma descrição da criação do mundo, uma lista dos mamíferos de grande e médio porte (chamados de bestas), animais domesticados, mamíferos de pequeno porte, aves (incluindo o morcego e a abelha), répteis, vermes e peixes, as plantas, uma discussão sobre a natureza humana, as pedras e, por fim, as criaturas fantásticas (grifo, manticora e o unicórnio). Curiosamente, no período medieval tardio, as criaturas fantásticas não eram listadas junto aos demais organismos. No geral, entende-se que os bestiários são possivelmente precursores do gênero literário-científico das histórias naturais que surgem no período renascentista, onde o simbolismo zoológico é paulatinamente substituído por uma apresentação mais objetiva da biodiversidade. Estes gêneros literários, junto aos hexamerões e textos escritos no início da expansão do cristianismo, mostram que a primazia da interpretação literal das escrituras sagradas é uma atitude relativamente recente dentro do pensamento cristão.



A biodiversidade nas civilizações islâmica e latina medievais

O período entre os séculos 8 e 13 é conhecido como Idade de Ouro Islâmica, quando acontece a rápida expansão do islamismo e a consolidação de califados. Alguns califas, especialmente da dinastia Abássida, financiaram estudiosos, majoritariamente cristãos nestorianos do Gundexapur (atual Irã), que traduziram e comentaram as obras da antiguidade clássica, principalmente de Aristóteles, conhecido como o ‘Primeiro Professor’ no mundo islâmico. O processo de tradução foi tão intensamente conduzido, em centros como Damasco e, principalmente, Bagdá, que uma quantidade considerável de textos gregos chegaram ao conhecimento da Europa latina medieval a partir da tradução para o árabe, ao invés do grego original, que estavam nas bibliotecas do Império Bizantino. Entre estes textos estava a obra zoológica de Aristóteles, que fora traduzida sob o nome de *Kitab al-Hayawan* (o livro dos animais), que corresponde à *HA*, *PA* e *GA*. A tradução possivelmente foi realizada por Ibn al-Bitriq e seu principal comentador foi al-Kinani, também conhecido como al-Jahiz. A maioria dos comentadores da filosofia natural de Aristóteles eram intelectuais denominados de *falasifa*. Esta classe de pensadores não estava formalmente ligada às instituições de ensino muçulmanas, as madraças. Nestas, o ensino era voltado para o estudo do Corão e questões relacionadas à fé.

Estudiosos têm se dedicado a analisar a natureza dos comentários de al-Jahiz ao corpo zoológico aristotélico. De maneira geral, ele foi um pensador perspicaz da biologia animal e já foi inclusive sugerido que al-Jahiz teria antecipado, cerca de mil anos antes de Darwin, o princípio da seleção natural. Nos seus comentários, ele reconhece que a diversidade animal pode ser categorizada em grupos, denominados *qaraba*, que indicariam graus diferenciados de capacidade de gerar descendentes férteis. Alguns exemplos são: ovelha/carneiro, cavalo/burro, camelo/dromedário e humanos eslavo/africano. Além disso, al-Jahiz se preocupou em descrever a variação específica em cada membro dos pares citados. Sobre o princípio da seleção natural, há indícios de que ele entendia a importância da luta pela sobrevivência na manutenção da vida animal, embora não exista uma associação entre esta e o estabelecimento das diferenças observadas nas *qaraba*.

O desenvolvimento da filosofia natural na civilização islâmica ao final da idade áurea, por volta do século 12, foi relativamente limitado. Os *falasifa* não encontraram um apoio continuado das classes governantes. Além disso, não existia nesta civilização uma instituição dedicada a formar um corpo contínuo de pensadores, como foi o caso da universidade na Europa cristã latina. De fato, enquanto o interesse pela filosofia clássica diminua no mundo islâmico, ocorreu um aumento correspondente deste na Europa, reestruturada após o declínio do Império Romano. A herança principal do estudo dos



seres vivos do islã medieval está relacionada aos estudos médicos e farmacológicos. Por exemplo, os comentários mais influentes dos textos de Galeno foram realizados por Avicena (Ibn Sina) em seu *Cânone da Medicina*, uma obra de referência para estudos médicos ao longo de todo período medieval. Na interpretação da biodiversidade, entretanto, poucos intelectuais expressaram opiniões mais sofisticadas que al-Jahiz. Além deste, é válido mencionar a visão não-fixista da biodiversidade encontrada no famoso *Muqaddimah*, o primeiro tratado sobre uma teoria geral da história escrito em 1377 por Ibn-Khaldun.

Enquanto isso, na Europa latina medieval, as reformas educacionais promovidas por Carlos Magno, rei dos francos e coroado como imperador romano no dia de Natal de 800, foram relevantes para criar um ambiente intelectual institucional precursor das universidades. Carlos Magno ordenou que monastérios e catedrais católicas abrigassem escolas para alfabetizar e educar. Algumas dessas escolas se desenvolveram em instituições educacionais importantes, que abrigavam professores cuja fama chegava a toda a Europa, incentivando que estudantes de diversas origens estudassem em regiões mais distantes. O latim era usado como língua franca. De forma geral, a receptividade à filosofia greco-romana e, particularmente a análise lógica e racional, foi muito alta nessas instituições. Além disso, alguns desses pensadores, notavelmente Adelardo de Bath, defendiam uma metodologia puramente naturalística para questões naturais, onde a Natureza seria um sistema fechado auto explanatório. O naturalismo metodológico viria ser uma das principais características da abordagem científica.

Entretanto, embora o interesse pela filosofia natural fosse crescente, poucos textos estavam disponíveis para estudo na Europa latina após o declínio do Império Romano. Para a filosofia natural, por exemplo, nenhuma obra biológica de Aristóteles estava disponível para tradução para o latim. As principais obras da antiguidade clássica estavam no Bizâncio, o Império Romano do Oriente, onde o grego era a principal língua dos pensadores. No Ocidente latino, nas escolas monásticas e catedráticas estudava-se a cosmogonia exposta no *Timeu* de Platão (a única obra de Platão conhecida pelos latinos), uma introdução ao *Categorias* de Aristóteles feita por Porfírio (o *Isagoge*), e a enciclopédia de Isidoro de Sevilha, que continha algumas entradas sobre os seres vivos (o *Etimologias*).

Com o nascimento das primeiras universidades no mundo latino, muitas originadas a partir de escolas catedráticas e monásticas, o interesse pelo conhecimento e pela filosofia natural cresceram significativamente. No início dos anos 1200, duas ordens monásticas, os dominicanos e os franciscanos foram criadas. Estas ordens estariam envolvidas com o processo de tradução dos livros



da antiguidade clássica para o latim. Muitos desses livros estavam disponíveis apenas em árabe, incluindo o comentário de filósofos do mundo islâmico, notavelmente Ibn-Sina (Avicena) e Ibn-Rushd (Averróes). A partir do século 13, portanto, os latinos paulatinamente iriam não apenas conhecer o corpo filosófico greco-romano, mas também a sua interpretação feita pelos *falasifa*. É neste período que Aristóteles tornar-se-ia a principal autoridade filosófica para os latinos, de forma semelhante ao que acontecera na civilização islâmica, onde ele era conhecido honrosamente como Primeiro Professor.

A tradução da obra biológica de Aristóteles ocorreu no mínimo duas vezes. A primeira tradução foi do *Kitab al-Hayawan*, realizada no século 12 a partir do árabe por Miguel Escoto a pedido do Sacro Imperador Romano Frederico de Hohenstaufen (Frederico II), do qual era médico. Frederico governava seu império da Sicília e tinha contato frequente com estudiosos árabes. A tradução de Escoto para o latim provavelmente deu-se na seguinte sequência: grego - siriano - árabe - latim. Uma segunda tradução para o latim, feita por Guilherme de Moerbeke, foi realizada no século 13 sob encomenda dos dominicanos. A tradução de Moerbeke foi feita diretamente do grego e, conseqüentemente, apresentava uma qualidade superior. Esta tradução foi denominada *De Animalibus*, incluindo *PA*, *HA* e *GA*. Os dominicanos solicitaram que *De Animalibus* fosse comentado pelo monge Alberto da Saxônia, que receberia a alcunha de 'Magno' por seu conhecimento enciclopédico e posteriormente seria canonizado como "santo padroeiro dos cientistas" no século 20.

Os comentários de Alberto Magno ao corpo biológico de Aristóteles constituem um dos pontos mais altos do estudo da biodiversidade na Idade Média, somente sendo rivalizado pelo magnífico tratado sobre a biologia das aves escrito por Frederico II (*De Arte Venandi cum Avibus*). Em ambos, existe afirmação do método experimental ao validarem a experiência como fonte válida do conhecimento natural, ao invés simplesmente da lógica dedutiva de argumentos abstratos. Alberto Magno também fez uma reavaliação crítica da diversidade representada nos bestiários, demonstrando insatisfação com a apresentação de animais fantásticos, inexistentes para Alberto, juntamente com a diversidade zoológica. Além disso, ele também procurou explicações naturais para a variação dentro das espécies. O ambiente intelectual ao final do período medieval era favorável à filosofia natural. Tomás de Aquino, aluno de Alberto Magno, reafirma o naturalismo racional cristão. Embora a causa primária da Natureza seja o Deus criador, as causas naturais secundárias, ou seja, o funcionamento do "livro da Natureza", deveriam ser investigadas através do naturalismo metodológico. Para Aquino essa seria a única forma de se definir concretamente os milagres.



No período medieval também se assistiu o desenvolvimento de uma questão que teve consequências para o estudo da biodiversidade. O denominado *problema dos universais* teve sua origem justamente num dos livros disponíveis na Europa latina no início do período medieval – o *Isagoge*, os comentários de Porfírio ao *Categorias* de Aristóteles. Em síntese, Porfírio se pergunta sobre a existência e corporeidade dos universais, que são características compartilhadas num grupo de indivíduos particulares (espécies lógicas). Por exemplo, dois humanos, João e José, são humanos, pois possuem o universal "humanidade". Porfírio questiona primeiramente se este universal, a humanidade, efetivamente existe (é real) ou é apenas um produto de nosso pensamento. Posteriormente, ele deseja saber se, caso o universal humanidade exista, se é corpóreo ou incorpóreo. Por fim, se é incorpóreo, eles existiriam independentemente de João e José?

Esses questionamentos de Porfírio motivaram longas disputas filosóficas que se desdobraram, ao fim da Idade Média, em dois extremos: o realismo e o nominalismo. Para os nominalistas, como o franciscano Guilherme de Ocam, a resposta para a primeira pergunta de Porfírio é que os universais são apenas *nomes*, produtos do pensamento expressos pela linguagem. Os realistas, por outro lado, admitem a existência dos universais e variam na resposta sobre sua corporeidade.

Para o estudo da biodiversidade, o problema dos universais foi relevante, pois, neste período, ainda não existia a conceituação formal da espécie biológica. O termo "espécie", para o pensador medieval (e até mesmo até o século 17), era entendido como uma entidade lógica: um particular que pode ser agrupado numa categoria lógica superior (o "gênero" lógico). Desta forma, "cadeira" e "mesa" são espécies no gênero "móvel". Da forma, "João" e "José" são espécies do gênero "humano". Neste momento, o estudo da biodiversidade era ainda compreendido dentro de preceitos puramente lógicos, sem mecanismos e processos responsáveis por sua origem.

Humanismo, Renascimento e o expansionismo europeu

No auge da filosofia escolástica a Europa viveu um período de relativa paz e prosperidade. Os grandes centros urbanos, muitos deles próximos às universidades, começaram a se estruturar. A Igreja Católica Romana atingiu um nível de organização transnacional e estava culturalmente e burocraticamente enovelada com a vida dos diversos reinos que se consolidaram na Europa. Esta organização sócio-econômica estável seria profundamente abalada por crises subsequentes nos anos



de 1300 que catalisariam as transformações que levaram período renascentista. Conforme expusemos nos capítulos sobre a biologia medieval, é incorreto caracterizar a Idade Média como um período de vácuo intelectual. De fato, encontramos na Europa medieval as fundações do desenvolvimento do espírito inquisitivo e racional existentes nas ciências modernas. É provável, no entanto, que o modelo intelectual incubado na idade média tenha atingido o seu limite. De fato, a rígida estrutura da argumentação escolástica seria objeto de críticas recorrentes pelos intelectuais renascentistas. Muito possivelmente, o movimento humanista que ocorreria no final do século 14 foi fomentado tanto pelo esgotamento do modelo escolástico como pelas sucessivas crises que abalariam o homem europeu neste período de transição.

As crises do século 14 foram profundas, pois atingiram alicerces sociais e espirituais. Primeiramente, nas primeiras décadas do século, a Europa enfrentou graves problemas de produção e abastecimento, gerando grande escassez de alimentos. A expansão dos centros urbanos resultou numa superpopulação e o crescimento das áreas de produção de alimento estava limitada pela qualidade dos solos e por técnicas agrícolas rudimentares. O sistema alternado de culturas ainda não havia sido criado e as ferramentas usadas no campo eram fundamentalmente as mesmas usadas no Império Romano. Os problemas com a matriz produtiva foram, entretanto, incomparáveis às consequências nefastas de uma das maiores epidemias já registradas na história humana – a Peste Negra. A infecção causada pela bactéria *Yersinia pestis* era frequentemente letal e atingiu principalmente jovens e adultos. A bactéria está presente no trato digestório de pulgas hematófagas de roedores. A epidemia possivelmente chegou à Europa em 1347 por rotas marítimas, através de navios mercantes genoveses que ancoravam em cidades no litoral do Mar Negro que recebiam mercadorias das Rotas da Seda, particularmente a cidade de Kaffa (atual Fedósia), na Criméia. Em menos de cinco anos, a epidemia tinha alcançado todo o continente europeu dizimando cerca de 40% de sua população. A extensão da epidemia foi significativa, muitas cidades tiveram simplesmente toda a sua população acometida pela peste. Essa catástrofe criaria na mente homem europeu um profundo pessimismo acerca da realidade de seu tempo. Além disto, a égide religiosa da Europa começaria a ser destituída. A expansão da Igreja Romana necessitou a criação de um considerável organismo burocrático. O número de funcionários diretamente ligados à Igreja era maior que qualquer outro estado do período medieval tardio. Essa estrutura fez que a autoridade da Igreja Romana entrasse em conflito direto com interesses políticos locais e, como qualquer grande organização transnacional, ficou cada vez mais difícil controlar a qualidade daqueles diretamente responsáveis pela interação com os fiéis – os padres. A formação dos padres era deficiente, principalmente em regiões rurais, e não era incomum



que estes sequer dominassem o latim. Somado a isso, episódios de corrupção subsequentes assolavam a Igreja Romana, fazendo que sua autoridade espiritual fosse questionada.

O clímax da crise da Igreja ocorreu quando o monarca francês, Filipe IV, o Justo, começou a intervir diretamente nos assuntos de Roma. A monarquia francesa sempre fora um tradicional aliado de Roma, mas Filipe IV desejava expandir sua esfera de influência, além de domínio territorial. No início do século 14, em 1307, ele foi o artífice da extinção e massacre da Ordem dos Cavaleiros Templários e, posteriormente, entrou em conflito direto com o Papa Bonifácio VIII, resultando no seu sequestro e transferência da corte papal para a cidade francesa de Avignon durante boa parte do século - um período conhecido como “cativeiro babilônico” do papado. Somado aos problemas de destituição da autoridade espiritual e epidemias, a crise do sistema de produção desencadeou diversas revoltas camponesas. E, como se não faltassem problemas suficientes, os reinos da Inglaterra e França entrariam num conflito bélico que perduraria quase um século, a Guerra dos 100 Anos, por razões de desacordos sobre a sucessão do trono francês em 1337.

O movimento humanista

Diante desses percalços, não é surpreendente que uma atitude de pessimismo com o seu próprio tempo surgisse entre os intelectuais do século 14. Para esses pensadores, principalmente os italianos, aquele era um período de corrupção da herança clássica. Nas palavras do florentino Francesco Petrarca, após a queda de Roma, a Europa havia entrado na “Idade das Trevas”. Os intelectuais olhavam com saudosismo para a aurora de Roma, para o requinte e beleza das obras latinas Cícero e Virgílio. Em síntese, a avaliação geral era que as coisas antigas eram superiores a tudo que fora produzido no período medieval. Portanto, uma reestruturação completa das bases do conhecimento era necessária. Não havia mais espaço para a velha e desgastada abordagem escolástica. Nascia o movimento humanista. Os intelectuais humanistas, em sua revolta com o escolasticismo, iniciaram a busca pelos originais das obras gregas e latinas, pois consideravam que as traduções estavam corrompidas por “barbarismos”.

A busca pelas obras originais, assim como a valorização do conhecimento produzido numa suposta época áurea da civilização, fez que os humanistas se interessassem pelo estudo histórico das línguas, em particular o hebraico. A descoberta de textos dos filósofos neoplatônicos do século 4º fez que os humanistas acreditassem que estes pensadores tinham acesso à verdadeira teologia, ao conhecimento prístino do cristianismo, corrompido pela Igreja Romana. Coletivamente, esses intelectuais se viam como resgatadores da verdadeira essência da revelação divina, passada para Moisés e posteriormente



corrompida pelo catolicismo romano. O centro intelectual do movimento humanista foi inicialmente a Itália, principalmente Florença. Os humanistas encontraram respaldo financeiro de famílias poderosas da política italiana, esses grandes patrões culturais possivelmente também acreditavam na busca da verdadeira essência do cristianismo. O exemplo mais relevante é da família Médici. O patriarca Cosimo de Médici era um bibliófilo colecionador obcecado pelas obras gregas, grande parte delas obtidas de bibliotecas bizantinas. Ele contratou tradutores para ter acesso ao conteúdo desses livros, dos quais o mais famoso foi Marsilio Ficino. Cosimo, assim como Ficino, tinha particular interesse nas obras de Platão. Entretanto, foram os textos atribuídos ao suposto sacerdote Hermes Trismegisto que chamaram mais atenção dos intelectuais renascentistas. Um conjunto de livros denominado de *Corpo Hermético* foi traduzido por Ficino.

Os renascentistas acreditavam que o *Corpo Hermético* era um texto mais antigo que a própria Bíblia. Hermes teria passado seu conhecimento, recebido de Deus, a Moisés. Esse conhecimento foi posteriormente adquirido por Platão e, mais tarde, por Jesus de Nazaré, e tratava-se da *prisca theologia*, o conhecimento divino primário, que seria compartilhado por todas as religiões. Na verdade, o conjunto de textos do corpo hermético é de autoria desconhecida e muito provavelmente foi escrito em Alexandria, quando o Egito já estava sob domínio dos romanos. É admirável como esse pensamento influenciou consideravelmente os intelectuais medievais e claramente legitimavam o ataque que estes coordenaram contra a escolástica católica. Era como se o homem renascentista tivesse se libertado das correntes filosóficas da Igreja e agora ele próprio, ajudado financeiramente por seus patrões, acessaria o conhecimento divino. Esta mudança conceitual teria desdobramentos no nascimento da história natural renascentista, pois Adão dera nome às coisas naturais e Salomão, rei dos judeus, também era um exímio conhecedor dos objetos naturais.

Para o conhecimento natural, incluindo o estudo da biodiversidade, a transição do período medieval para o moderno presenciou mudanças além do humanismo que se desdobrariam na revolução das ciências do século 17. O início da impressão de livros em meados dos anos 1400 e a Reforma Protestante no início de 1500 são particularmente importantes. Entretanto, para o estudo da biodiversidade, nada foi tão impactante quanto as grandes navegações. Não é exagero afirmar que, pela primeira vez, o homem europeu foi intelectualmente confrontado com o problema da diversidade biológica.

A impressão de material bibliográfico possibilitou não apenas o acesso ao conhecimento por um número maior de pessoas, mas aumentou também o número de autores de livros. Livros seriam



editados fora do domínio da Igreja romana, com recursos financeiros de monarcas, nobres ou ricos comerciantes. Desta forma, o pensador renascentista era mais independente. Para o historiador Jacob Burckhardt, observamos a criação da ideia moderna do indivíduo e da liberdade de expressão. Organizações sociais dedicadas ao conhecimento não ligadas à Igreja floresceram. Com a expansão comercial europeia, um significativo rearranjo social ocorreu, onde os agentes sociais capazes de fomentar as ciências e as artes agora eram muito mais numerosos e, conseqüentemente, com interesses mais amplos. Esta nova organização das relações sociais iria fomentar a criação de sociedades independentes, onde seus membros compartilhariam interesses comuns. Era o embrião das sociedades científicas.

A liberdade intelectual nesta fase de transição atingiria um nível ainda mais alto com a Reforma Protestante. O sentimento de acesso direto às revelações do cristianismo causadas pelo hermetismo seriam ainda mais exacerbadas com a ruptura da autoridade sobre a interpretação do texto bíblico. Primariamente, essa ruptura evidentemente iniciaria a interpretação literal das Escrituras, com a destituição do simbolismo medieval. O acesso aos textos bíblicos, que agora eram editados fora do domínio da Igreja, poderia ser feito pelo homem comum, sem a mediação de um sacerdote católico. Além disso, o cristianismo ocidental se deparou com a possibilidade de ser analisado comparativamente. Afinal, se existem outras formas de cristianismo, qual delas é a que leva a mensagem correta? Questionamentos como este teriam desdobramentos no surgimento da crítica bíblica. Para o entendimento da biodiversidade, o início da destituição da zoologia simbólica medieval foi um passo importante para o nascimento do discurso moderno sobre a diversidade dos seres vivos. Ao final do século 17, a linguagem figurativa dos bestiários seria substituída por uma narrativa menos antropocêntrica e mais objetiva.

A magia renascentista, a alquimia e a simbologia animal

Uma análise daqueles interessados no conhecimento natural entre os anos de 1300 e 1700 encontrará uma diversidade considerável de personagens que dificilmente podem ser comparados com a figura do cientista contemporâneo. Talvez essa seja uma das mais importantes lições que a história das ciências nos passa. Neste sentido, é curioso observar, ao final do período medieval, um crescimento significativo de estudiosos dedicado à magia. Talvez motivados pelas catástrofes do século 14 e seu impacto negativo na psicologia coletiva, estudantes egressos das universidades medievais buscariam uma nova abordagem radicalmente diferente para o estudo das coisas naturais. Ainda imersos no



universo dos significados simbólicos do cristianismo, estes estudiosos aspiravam o domínio dos processos da Natureza através do estabelecimento de relações entre objetos naturais e, frequentemente, astros ou entidades sobrenaturais. Essas relações de similaridade são denominadas de simpatias. Um dos exemplos mais conspícuos é a simpatia entre a flor do girassol e o Sol, ou entre algumas plantas com as partes do corpo humano. Desta forma, para curar uma dor de cabeça, procurava-se por uma planta que apresentasse similaridade com esta parte do corpo. Influenciados pelo hermeticismo, esses magos renascentistas muitas vezes faziam paralelos entre a transformação do indivíduo com a suposta transmutação dos metais para obtenção do ouro. Este conjunto de práticas com componentes empíricos e esotéricos caracterizava a alquimia renascentista. Não era coincidência que o ouro fosse representado pelo símbolo do Sol nos textos alquímicos.

A popularidade da magia como abordagem para a investigação dos fenômenos naturais é fundamentalmente sincrônica à ascensão do movimento humanista. De fato, a magia renascentista teve seu desenvolvimento inicial nas mesmas cidades italianas onde o humanismo era mais forte. Muitas das figuras centrais neste período de transição e que influenciaram a revolta ao escolasticismo também escreveram obras de teologia e magia. Citamos, novamente, Marsilio Ficino, o tradutor do *Corpo Hermético*. Possivelmente, um dos principais precursores da fusão entre a filosofia natural e a mágica tenha sido o florentino Pico della Mirandola, cuja nova abordagem à filosofia natural foi considerada herética pela Igreja, assim como a de Giordano Bruno. O fervor dessa ousadia intelectual italiana acabaria influenciando pensadores germânicos, como Cornelius Agrippa e Paracelsus, e ingleses, em especial John Dee. O caso de Paracelsus é emblemático para às ciências biológicas, pois aspirou uma ruptura não apenas com a medicina medieval, mas com toda a prática médica herdada da antiguidade e da civilização islâmica. Talvez ninguém tenha sido tão iconoclasta quanto Paracelso e, para olhos contemporâneos, figuras contrárias ao estabelecimento tendem a ser superestimadas em termos intelectuais. Entretanto, Paracelso certamente foi um dos primeiros a realçar a relevância do entendimento da ação de substâncias químicas no tratamento de doenças. O grau em que este pensador se encontrava a frente do conhecimento herbalista não é claro, pois, assim como outros magos renascentistas, não é trivial a separação entre mito e realidade nas narrativas de suas biografias.

O uso de animais como emblemas

A tradição da zoologia simbólica, cristã ou não, foi uma das mais duradouras no estudo da biodiversidade animal. Contextualizada na literatura hexameral, e concretizada em Apiano, no



Physiologus e nos bestiários medievais, a semiose e hermenêutica dos animais manteve sua popularidade no período renascentista. Um novo gênero, denominado emblema, demonstra que, ainda na influência do movimento humanista, a utilização de animais para simbolizar virtudes e vícios humanos seria continuada. Os emblemas consistiam de figuras associadas a adágios, muitas vezes com significação obscura, que objetivavam instruir o leitor sobre algum princípio moral. Ao contrário dos bestiários, a literatura emblemática invertia a apresentação didática das virtudes e vícios. Estes eram apresentados inicialmente e o uso dos animais era complementar. O livro de emblemas mais popular foi o *Emblematum libellus* (1534) de Andrea Alciati. Ilustrado com figuras de xilogravura, dos 113 emblemas, 35 contém referências diretas a animais.

Os livros de emblemas apontam que, nesta fase do estudo da biodiversidade, ainda havia uma leitura figurativa da mesma. Cabe aqui a uma reflexão sobre a avaliação do historiador B. E. Perry sobre este tipo de literatura – “o *Physiologus* foi sozinho responsável por bloquear a luz luminosa da ciência aristotélica por cerca de mil anos”. Nas décadas finais deste tipo de entendimento da biodiversidade, essa afirmação soa exagerada. Afinal, a história natural de Plínio, que é anterior à zoologia simbólica cristã, já se destacava por sua diferença comparada à zoologia aristotélica. Desta forma, quando o *Physiologus* foi escrito, a teoria biológica de Aristóteles já havia sido em grande parte esquecida. As razões disto não são claras. De fato, com exceção de Teofrasto, os filósofos subsequentes do Liceu aparentemente não se dedicaram ao estudo dos seres vivos. Entretanto, a ausência de registros desses filósofos pode nos dar uma avaliação enviesada. Até mesmo Strato de Lâmpsaco, que comandou o Lyceu após a morte de Teofrasto e aparentemente tinha grande interesse em ciências naturais, negligenciou o estudo da biodiversidade. Desta forma, a ascensão do simbolismo zoológico, apesar de fazer parte da história do pensamento cristão europeu, certamente não é uma derivação necessária do cristianismo.

A concepção da história natural como disciplina

Esse é o início de uma fase importante para o pensamento sobre a biodiversidade. Gradualmente, verifica-se uma mudança relevante na forma de representar e organizar o conhecimento sobre os seres vivos. O período conhece um aumento do interesse por história natural. Em 1469, a obra de Plínio, o Velho, é impressa e disponibilizada para um público muito maior. Os novos livros oriundos do Império Bizantino motivaram uma nova tradução do corpo biológico aristotélico, realizada por Theodoro Gaza sob financiamento do Papa Nicolau V. Os bestiários medievais paulatinamente desaparecem, mas utilização simbólica da diversidade animal ainda está presente nos livros de



emblemas (*emblemata*) e também nas novas histórias naturais escritas, que passariam a constituir um novo gênero literário.

História Animalium (1551-1558) de Conrad Gessner é a primeira importante história natural publicada após a impressão dos livros. Nesta obra, é notável a preocupação do autor com uma maior objetividade na representação dos animais. A história dos animais de Gessner é um exemplo da transformação que estava ocorrendo na disciplina, pois contém tanto elementos filológicos e simbólicos, que enxergam os animais como objetos a serem descritos, como também informações relacionadas à biologia dos mesmos, num estilo semelhante à história dos animais de Aristóteles. A representação objetiva através de figuras foi inicialmente popularizada nos herbários. Em *Herbarium Vivae Eicones* de 1530-36, Otto Brunfels se vangloriava por suas figuras desenhadas a partir de plantas vivas. A tradição foi seguida por outros botânicos como Leonhart Fuchs e Hieronymus Bock. Embora, no século 16, ainda tenhamos uma preocupação filológica e simbólica com a diversidade, também verificamos o aparecimento de tratados que abandonam esta tradição humanista de validar o conhecimento na antiguidade clássica. Pierre Belon e Guillaume Rondelet são exemplos desta nova forma de escrever sobre a biodiversidade.

Em grande parte, o abandono do discurso simbólico e filológico acompanhou a descoberta da enorme diversidade de plantas e animais vindos das "Índias" orientais e ocidentais. Afinal, as novas espécies não possuem qualquer relato no mundo antigo. Motivados primariamente por interesses comerciais, naturalistas foram financiados pelas coroas europeias para explorar a biodiversidade das terras incógnitas. Invariavelmente, as representações pictóricas ganharam enorme importância e validação. A objetividade era necessária para o posterior reconhecimento e utilização econômica de plantas e animais. A avalanche de novas espécies que chegavam à Europa trouxe consigo o problema de armazenagem e organização da mesma. As primeiras coleções e, posteriormente museus, de história natural são criados. O problema da organização era mais complexo. Um dos primeiros a se debruçar sobre o problema foi Carolus Clusius que trabalhou com espécimes oriundos do Novo Mundo. No Brasil, os holandeses, estabelecidos no nordeste do país, financiaram expedições que resultaram na primeira história natural brasileira. Embora relatos da diversidade brasileira fossem encontrados na literatura dos viajantes do século 16, *Historia Naturalis Brasiliae* (1648) de Piso e Margrave seria uma das principais obras de referência para a biodiversidade dos neotrópicos.



O século da Revolução Científica

Introdução ao século 17

Os anos que vão de 1601 até 1700 foram marcados por uma série de descobertas que modificariam consideravelmente a visão que o homem possui da natureza e, além disso, de seu próprio posicionamento no mundo natural. Comumente, o século 17 é lembrado por caracterizar o auge do período da Revolução Científica, principalmente com a publicação dos trabalhos de Newton e a concretização da abordagem mecanicista cartesiana. Em biologia, frequentemente lemos sobre a descoberta do mundo microscópico e da fisiologia cartesiana de William Harvey e Giovanni Borelli. Estes avanços podem não ter uma relação direta com o desenvolvimento do pensamento evolutivo, entretanto, neste mesmo século ocorreram transformações intelectuais que certamente prepararam o cenário para a retomada das questões fundamentais da teoria da biologia no século seguinte. Podemos então dizer que o século 17 marca o início da redescoberta de alguns dos problemas biológicos fundamentais, já caracterizados por Aristóteles. Por outro lado, o avanço da filosofia mecanicista se apresentou como um grande impedimento à consideração das ideias aristotélicas referentes à biologia. Os ataques que a física de Aristóteles sofreu serviram para desqualificar toda a ciência aristotélica. Dessa forma, o desenvolvimento de uma teoria da biologia foi retardado, pois embora a física de Aristóteles seja de fato distinta da física de Galileu e Newton, a biologia aristotélica apresentava problemas centrais que foram ignorados. Ao invés disso, a filosofia mecanicista motivou, como forma de resposta contrária, o desenvolvimento da teologia natural, que serviria como grave impedimento ao desenvolvimento do pensamento evolutivo até o século 19.

Talvez as principais características gerais das ciências nos anos de 1600 sejam a filosofia mecanicista e a filosofia da ciência de Francis Bacon. Em ambos os casos, essas correntes filosóficas retomavam filosofias antigas diferentes de Aristóteles e se contrapunham à escolástica, onde a influência aristotélica foi considerável. Estritamente falando, a interpretação mecanicista da natureza remonta ao século 5 AEC, nos escritos de Demócrito de Abdera. Ao contrário de outros filósofos Pré-Socráticos, Demócrito não buscou o componente último da natureza em nenhum dos elementos naturais – água, fogo, ar ou terra. Demócrito propôs a existência de partículas mais elementares e indivisíveis, os átomos. O movimento desses átomos seria então responsável por toda a manifestação natural. Desta forma que todas as ocorrências naturais seriam epifenômenos resultantes da interação dos átomos. Demócrito exerceu grande influência em outros filósofos helênicos, notavelmente Epicuro, cuja filosofia tornou-se muito popular na época pós-aristotélica. A física de Demócrito foi



bem recebida por Epicuro, pois este filósofo propôs um sistema ético que eliminou a influência de qualquer divindade das atividades humanas, incluindo como perspectiva final da existência. Portanto, se apenas a matéria, os átomos, em movimento poderiam explicar o funcionamento da natureza, os deuses seriam automaticamente eliminados. Dessa forma, duas características centrais podem ser enumeradas na filosofia de Demócrito, (1) a divisibilidade da matéria e (2) a suficiência explanatória destas partículas, os átomos, através de seu movimento e interação. Não podemos deixar de nos surpreender como a ciência moderna está intimamente associada a esses preceitos fundamentais de Demócrito. Foi no século 17, que esta influência voltou a ser claramente percebida.

A física de Demócrito, que assumiu a inteira suficiência dos átomos como as partículas fundamentais da natureza, é diferenciada de toda a abordagem analítica que seria desenvolvida por Platão e Aristóteles. Notavelmente, a teoria das formas de Platão não poderia ser sintetizada com uma noção contrária ao idealismo. No século 17, entretanto, apesar do forte ressurgimento da tradição pré-Socrática do atomismo, também percebemos uma influência platônica. Esta influência ocorre principalmente através da crescente matematização que as ciências sofreram, particularmente as ciências físicas. Isso é evidente na importância dada à geometrização na definição de leis naturais. O demiurgo platônico, na figura do grande geômetra, voltou a ser responsável pela criação das leis eternas deste universo mecânico que os físicos estavam desvendando. A ideia de um deus como um artífice das leis eternas influenciou profundamente cientistas como Newton. De certa forma, esses pesquisadores achavam que a física era uma via muito mais nobre para entender a obra divina que a filosofia escolástica. Uma das razões desta relação possivelmente está associadas a uma equivalência que foi feita entre a lei matemática e as formas platônica e aristotélica.

Além do mecanicismo, a lógica da pesquisa científica também foi modificada consideravelmente. Na ciência antiga, incluindo a ciência do período medieval, o estudo científico de uma disciplina era fundamentado no sistema lógico de Aristóteles, conforme exposto nos livros que compõem o *Órganon* ou na coleção de particularidades sobre a natureza, com indução tinha primazia. Em ambos os casos, o experimentalismo era significativamente ausente. O escrutínio de uma teoria estava muito mais realizado no plano lógico do que em sua adequação à realidade. Evidentemente, o experimentalismo não era completamente ignorado. Entretanto, como experimento é realizado necessariamente num caso particular, pelo silogismo aristotélico, não haveria como *deduzir* os princípios gerais ou universais de qualquer propriedade através dos mesmos. O estabelecimento de uma propriedade geral através de evidências particulares é uma derivação *indutiva*. Diferentemente dedução, formalizada nos *Analíticos* aristotélicos, a lógica indutiva não possuía o mesmo rigor. Foi



justamente este problema que Francis Bacon se debruçou, principalmente em seu *Novum Organum*, um livro em que o título evidencia uma crítica ao *Órganon* de Aristóteles.

Na lógica baconiana, a indução deveria ser feita através da identificação de mudanças correlatas na natureza. Ou seja, em situações onde uma certa condição x resulta em y . O cientista deverá então buscar o maior número de instâncias positivas e negativas sobre a relação entre x e y . As instâncias positivas são aquelas onde a mudança correlata ocorre as negativas aquelas em que, na ausência de x , y também não acontece. Após coleta de casos isolados, uma etapa de experimentação deverá ser realizada. Esta lógica deve funcionar inclusive para uma descrição quantitativa do grau de relação entre x e y . Assim, a matematização torna-se necessária para o estabelecimento concreto da proposição a ser analisada. A lógica baconiana, com sua ênfase na experimentação para estudar a indução dos casos particulares para afirmações universais influenciou significativamente a filosofia da ciência após o século 17.

Cabe analisarmos aqui as consequências desta nova filosofia para as ciências biológicas, principalmente para o pensamento evolutivo. A biologia evolutiva, como qualquer outra ciência histórica, não pode ser caracterizada como uma ciência baconiana, pois a experimentações são impossíveis de seres realizadas em fenômenos que são fundamentalmente contingentes. Neste sentido, as ciências que apresentaram o maior desenvolvimento intelectual no século 17 foram as ciências físicas e as disciplinas da biologia que mais se adequavam à lógica mecanicista. Portanto, é compreensível que a descoberta do funcionamento do coração e da circulação sanguínea, feito por Harvey, seja elencada como um dos grandes avanços da biologia neste século. Sem dúvida alguma, essa nova biologia funcional apresentou um avanço considerável quando comparada à especulação teórica da biologia que se desenvolveu após a antiguidade. De fato, o mecanicismo e o reducionismo ainda são muito bem sucedidos nas diversas disciplinas funcionais da biologia. Um simples comparação da fisiologia humana conforme entendida por Claudio Galeno ou Avicena com os estudos de Harvey demonstra as diferenças drásticas entre essas abordagens. As obras de Galeno e Avicena parecem consideravelmente estranhas para olhos contemporâneos, enquanto *De Motu Cordis* (1628) já possui características encontradas na pesquisa científica contemporânea.

A filosofia mecanicista, fundada em pilares anti-aristotélicos, atuaria como um grave impedimento ao desenvolvimento a uma teoria da biologia, principalmente na exploração dos princípios associados à hereditariedade e ao desenvolvimento dos animais. Afinal, uma máquina não pode ser reproduzir e se desenvolver. O mecanicismo, portanto, criou um problema para a biologia, pois equivalência entre



os seres vivos e uma máquina, os autômatos de Descartes, deixava evidente os limites do reducionismo cartesiano. A solução para este impasse não foi satisfatoriamente estudada pelos cientistas do século 17.

O auge da biologia cartesiana e seu problema fundamental

Duas obras principais marcam o auge da análise mecanicista dos seres vivos nos anos de 1600. A primeira, evidentemente, foi *De Motu Cordis* de William Harvey publicada em 1628 e a segunda foram os dois volumes de *De Motu Animalium* (1680) de Giovanni Borelli. Em Harvey, encontramos uma caracterização da circulação sistêmica, com medições do volume de sangue bombeado pelo coração. Seguindo a tradição anatômica de Vesalius, Harvey é detalhista em suas ilustrações e preciso em sua linguagem descritiva. A importância da experimentação é clara *De Motu Cordis*. Harvey realizou diversas vivisseções em animais para verificar a dinâmica do coração enquanto em funcionamento. A obra de Borelli segue a mesma tradição de Harvey. Pode ser considerado, na verdade, de um grande tratado de biomecânica animal. Diferentemente de Harvey, entretanto, Borelli apresenta uma abordagem muito interessante quando se propõe a fazer uma análise de biomecânica comparada dos animais. Neste sentido, *De Motu Animalium* é uma obra de biologia comparada, embora não haja evidentemente qualquer menção à origem das similaridades biomecânicas.

Nos referimos anteriormente sobre o problema da biologia mecanicista cartesiana, com a interpretação dos seres vivos como autômatos. Na tentativa de solucionar o problemas de reprodução e geração, houve a necessidade de incorporar um agente externo às partes mecânicas, um termo caracterizado como *ghost in the machine* em língua inglesa. A consequência disto é um evidente *dualismo* entre mente (não-mecânico) e corpo (mecânico) que cria graves impedimentos ao desenvolvimento de um pensamento evolutivo. Afinal, como ocorreria a interação entre o “fantasma” e as partes mecânicas? Imediatamente uma força vital, uma entelúquia, deve ser admitida. Ademais, como poderia o fantasma do teatro cartesiano evoluir ao longo do tempo?

O segundo grande problema de uma biologia cartesiana está associada diretamente ao processo de reprodução. Se não se reproduzem ou se desenvolvem, devemos admitir que a reprodução ocorre através da passagem de corpos físicos completamente formados entre as gerações. Neste contexto, a descoberta do espermatozoide por Van Leeuwenhoek em 1677 e do óvulo por De Graaf em 1672 trouxeram a tona a ideia de que essas células poderiam conter um miniatura dos corpo do indivíduo que seria concebido. Essa miniatura recebeu o nome de *homúnculo*. Assim, o desenvolvimento



embrionário seria apenas um desdobramento deste ser já pré-formado. O problema do desenvolvimento iniciaria um grande debate em biologia que se estenderia ao longo de todo o século 18. Os cientistas que defenderam a hipótese pré-formationista estavam tradicionalmente inseridos no domínio da filosofia reducionista de Descartes.

A descoberta do mundo microscópico e o problema da geração

Uma das mais marcantes mudanças de perspectiva sobre a diversidade biológica certamente foi a descoberta da vida microscópica. E o século 17 é marcado pelo avanço das técnicas de microscopia que permitiram o acesso à diversidade microbiológica e à microestrutura dos seres vivos. As técnicas de construção de microscópios foram significativamente aprimoradas por cientistas holandeses. De fato, nos Países Baixos localizavam-se os principais centros intelectuais da Europa neste momento. É relevante ressaltar que foi também no século 17 que os holandeses colonizaram a região nordeste do Brasil e, nesta fase, esta região conheceu um considerável avanço cultural. O primeiro compêndio de história natural brasileira, o *Historia Naturalis Brasiliae* (1648), foi escrito pelo holandês Willem Pies, usando as observações do naturalista alemão Georg Marggraf, financiado por Maurício de Nassau.

Entre as obras mais relevantes desta fase, devemos destacar certamente *Micrographia* (1665) de Robert Hooke, em que o autor descreve pela primeira vez a estrutura celular num corte de cortiça. Outras obras relevantes foram os estudos de microestrutura dos insetos realizado por Jan Swammerdan em *Historia Insectorum Generalis* (1669) e os diversos trabalhos anatômicos de Marcello Malpighi. Já mencionamos que a microscopia possibilitou a descoberta das células reprodutivas, fomentando a discussão sobre o problema da geração e desenvolvimento. As observações da microestrutura dos insetos de Swammerdan e Malpighi mostraram, entretanto, que os estágios embrionários iniciais do desenvolvimento destes animais não se assemelhava em nada com a forma adulta. Isso era uma evidencia contrária à lógica de “bonecas russas” que os pré-formationistas tinham que admitir para explicar o desenvolvimento. A hipótese alternativa à pré- formação para o desenvolvimento do embrião ficou conhecida como *epigênese*.

Além disso, outra contribuição para a elucidação do problema da geração veio dos experimentos do italiano Francesco Redi. Como a biologia reprodutiva e o desenvolvimento eram ainda pouco compreendidos, a *geração espontânea* dos seres vivos era considerada possível. De fato, veremos que a geração espontânea seria usada recorrentemente no século seguinte para explicar a origem dos seres vivos. Em 1668, Redi mostrou que larvas de moscas apenas se desenvolviam de locais onde os



ovos dos mesmos animais haviam sido depositados. Ao final do século 17, o estudo de Redi, assim como os trabalhos dos diversos anatomistas, estabeleceram as bases para as futuras investigações sobre o problema da geração e do desenvolvimento no século seguinte. Neste sentido, o século 17 e a herança da Revolução Científica não foram inócuas para o desenvolvimento do pensamento evolutivo, pois não haveria como a biologia evolutiva florescer sem uma proposição de uma teoria da biologia. As particularidades das ciências biológicas em comparação com as ciências físicas já eram evidenciada neste momento pela limitação da análise reducionista nos seres vivos.

A estruturação da teologia natural inglesa

Embora uma parte considerável da filosofia patrística e escolástica tenha se dedicado à questões metafísicas associadas à teoria do conhecimento, o objetivo último destes filósofos ainda era o entendimento da natureza de θεός, deus. Assim, por exemplo, a filosofia escolástica, em última instância, é teologia. Notemos que se o objetivo da metafísica, conforme exposto por Aristóteles, é o estudo da natureza do Ser (Ser *qua* Ser) e este Ser é equivalente ao Um divino, toda metafísica é, estritamente falando, teologia. Assim sendo, a análise dos fenômenos da natureza usando esta linha interpretativa terá como objetivo observar no mundo natural evidências que comprovem a existência de Deus e também para o entendimento do problema do Mal, duas das questões mais básicas da teologia. No século 17, o universo mecanicista que estava sendo descrito pelos físicos progressivamente trouxe o problema de qual seria o papel de Deus neste universo.

A acomodação dos desígnios divinos neste cenário ocorreu de formas diferentes, entretanto *foi feita*. Portanto, é incorreto achar que o período da Revolução Científica está de alguma forma associado ao surgimento de uma filosofia ateuista. Mesmo filósofos críticos como Francis Bacon tinham como objetivo muito mais um ataque à religião institucionalizada que ao conceito de Deus. O florescimento de correntes filosóficas ateuistas é mais característico do século 18. Assim, a primeira forma de incorporação dos desígnios divinos foi a equivalência do Deus metafísico com a noção de grande geometra. Nesta interpretação, as leis da natureza se caracterizavam como manifestações da mente divina, de forma equivalente a atuação da *forma* de Aristóteles na *matéria*. Seria o conceito de divino utilizado por Isaac Newton e Robert Boyle, ambos ligados à recém criada *Royal Society* em 1660.

A segunda linha de incorporação teológica foi através da tentativa de evidenciar diretamente a existência ou o desígnio de Deus através dos fenômenos naturais. Neste caso, em toda a natureza existiriam finalidades divinas. Os seres vivos foram particularmente úteis neste sentido, pois a diversidade dos sistemas vivos seria tomada como uma manifestação da obra do Criador. O título do



livro de John Ray *The wisdom of God manifested in the works of the creation* (1691) evidencia o objetivo central dessa lógica de pesquisa denominada *teologia natural*. Evidentemente, a teologia natural não pode ser considerada um avanço no desenvolvimento do pensamento evolutivo. De fato, John Ray foi um dos maiores defensores da ideia de que as espécies são entidades fixas e, conseqüentemente, seria impossível desenvolver qualquer raciocínio transformacionista neste cenário.

Entretanto, a história está repleta de surpresas. Um estudante de história da biologia não pode deixar de ficar impressionado ao saber que Charles Darwin foi educado em Cambridge para seguir carreira clerical e que seu livro de cabeceira nesta época era justamente *Natural Theology or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity* (1802) de William Paley. Analisaremos a obra de Paley futuramente, mas por enquanto basta constataremos que ela se enquadra completamente nos pressupostos da teologia natural do século 17. Muitos naturalistas no século 18 e 19 foram também influenciados pela teologia natural e, de certa forma, o surgimento das ideias evolucionistas serviram como anti-tese para diversas das teses principais da teologia natural.

De forma geral, portanto, a teologia natural surge como uma contraposição ao atomismo dos mecanicistas. Se apenas átomos e movimento são suficientes para explicar as leis da natureza, como explicar a existência da diversidade dos seres vivos? E como explicar suas estruturas intrinsecamente associadas e adaptadas ao funcionamento em diversos ambientes. Essas manifestações evidenciavam a ação de algo maior. Assim, existe um *grande plano* na natureza, evidenciado pela obra do Criador. A similaridade entre os organismos, dessa forma, não seria obra da pura mecânica das partículas, mas sim uma evidência deste grande plano. Se existe um grande plano, portanto, *uma classificação natural dos organismos é possível*. Esta noção consiste num contraste agudo com a tradição da história natural medieval, que oferecia uma listagem de seres sem uma ordenação evidente, incluindo criaturas mitológicas. Existiria, portanto, uma linha intelectual de John Ray a Carl Lineu, cujo sistema de classificação hierárquico consiste num componente importante para o desenvolvimento das teorias evolutivas no século 19.

A história da Terra e o significado dos fósseis

O interesse pela história da Terra e pela natureza dos fósseis conheceu um grande progresso no século 17. Possivelmente estas questões surgiram no contexto das novas teorias de mudanças sociais expressas nas obras de filósofos como John Locke e Thomas Hobbes. Ambos se dedicaram a teorizar sobre como as sociedades deveriam ser organizadas, propondo hipóteses sobre a evolução de



sociedades a partir do estado primitivo. Igualmente, visões críticas sobre o passado da humanidade, incluindo análises históricas da narrativa bíblica tornaram-se cada vez mais comuns. O grande filósofo Benedito Spinoza foi um dos pais da análise crítica da Bíblia. Além das novas ideias filosóficas sobre as sociedades humanas, o conhecimento da diversidade dos primatas antropóides obviamente causou algum impacto nos pensadores europeus. Já no final do século, Edward Tyson realizou um estudo anatômico comparativo entre o chimpanzé e outros primatas, incluindo humanos, e concluiu que o chimpanzé possuía um número maior de características compartilhada com o homem do que com outros primatas antropóide. O estudo de Tyson foi publicado em *Anatomy of a Pygmie Compared with that of a Monkey, an Ape, and a Man* (1699).

O sucesso do modelo mecânico do universo e a nova perspectiva histórica possivelmente motivaram uma investigação sobre a história da Terra. Um dos primeiros trabalhos neste sentido foi *Telluris Theoria Sacra* (1681), a teoria sagrada da Terra, de Thomas Burnet. Neste livro o autor expõe uma cosmogonia planetária levando baseada na narrativa do Gênesis. Em 1696, William Whiston, em *A New Theory of the Earth* continuou a tradição interpretativa da geologia da Terra baseada nos acontecimentos bíblicos. Whiston, diferentemente de Burnet, tentou acomodar a cronologia dos acontecimentos bíblicos com a ação de cometas na dinâmica do planeta. Ambos os livros foram bem recebidos pela comunidade científica e filosófica no momento, incluindo Isaac Newton, Robert Boyle e John Locke. Isso constata que é um mito considerar os anos da Revolução Científica como exemplos da ruptura entre a ciência e a religião. A afirmação parcialmente correta quando consideramos a institucionalização da religião, entretanto a acessão do materialismo filosófico ocorreria apenas no século seguinte.

Além da história da Terra, a natureza dos fósseis também foi um tema relevante ao longo deste século. Os fósseis evidentemente nos intrigam desde tempos remotos, já foi sugerido que muitos dos seres mitológicos das diversas culturas tenham se originado através de tentativa de explicar os achados fósseis. Assim, dragões e outras grandes bestas seriam mitos confeccionados após a descoberta de fósseis de animais gigantes. É também possível que mitos sobre raças de gigantes também sejam oriundos de histórias elaboradas a partir de achados fósseis. No início do século 17, portanto, não existia uma contextualização científica da natureza dos fósseis e muitos acreditavam que essas estruturas evidenciavam a ação de uma força vital nas rochas ou que tinham origem extraterrena. Por exemplo, em sua *História Natural*, Plínio afirma que os fósseis eram pedras com origem lunar. Dessa forma, a noção de que os fósseis eram remanescentes de seres vivos não estava claramente estabelecida.



Na segunda metade do século 17, o italiano Nicolas Steno e Robert Hooke publicaram estudos que versaram sobre a origem biológica dos fósseis. Em *Discourse of Earthquakes* (1668), Hooke sugere a possibilidade da ocorrência de extinção de espécies não associadas ao dilúvio bíblico. Já em sua *Micrographia*, Hooke analisou um subfóssil de uma planta e também constatou as mesmas estruturas celulares que verificara nos organismos viventes. A natureza biológica dos fósseis também foi defendida por Steno em seu *Prodromus* (1669), no qual ele se impressiona com a similaridade dos dentes de tubarão que ele próprio havia dissecado com algumas pedras peculiares, denominadas de *glossopetrae* (línguas de pedra) na época, coletadas em várias regiões da Itália. Essas pedras, na verdade, consistiam de dentes de tubarão fossilizados. Além dos trabalhos de Steno e Hooke, também é relevante ressaltar a ousada proposta de Gottfried Leibniz em estabelecer uma teoria geral para o planeta Terra, discursando inclusive sobre a natureza dos fósseis. Escrito originalmente por volta de 1690, *Protogaea* é uma tentativa de estabelecer a nova ciência da “geografia natural”. Leibniz faz uma analogia entre a ação de fenômenos naturais e as reações que ocorrem em laboratórios de química. Ele também defende que fósseis são, de fato, remanescentes de seres vivos, citando os achados de Steno.

A compreensão das espécies biológicas

O século 17 também é marcado por uma mudança significativa a cerca de como as espécies biológicas são estudadas. Durante o período medieval até o início da era moderna não existia uma definição formal de espécies biológicas. Existia sim definições lógicas de espécie. Quase toda a discussão sobre este tema durante a idade média foi, portanto, pautada em cima de como indivíduos lógicos podem ser categorizados em espécies. Neste sentido, a espécie era frequentemente interpretada como a *forma* aristotélica que atuava sobre a matéria. Esta forma estabelecia uma *diferença* em relação ao *gênero* aristotélico. O fato de as ciências biológicas usarem os mesmos temas aplicados pelos lógicos ou metafísicos possivelmente gerou uma grande confusão sobre o problema da espécie. Alguns autores contemporâneos, como Mary Winsor e John Wilkins, defendem que, embora de fato as espécies lógicas tenham sido confundidas com as espécies biológicas ao longo do desenvolvimento da história natural medieval, geralmente os naturalistas aplicavam conceitos particulares quando estudavam espécies biológicas. Na fase do Renascimento e da Reforma, essa distinção foi ampliada.

Existe um consenso de que John Ray tenha sido o primeiro naturalista que formalmente estabeleceu um conceito de espécie. Embora naturalistas antes dele tenham usado na prática conceitos de espécies que eram diferentes da tradição lógica escolástica, foi Ray que especificamente formulou o primeiro conceito estritamente biológico de espécie. Em *Historia Plantarum Generalis* (1686), Ray afirma



After long and considerable investigation, no surer criterion for determining species has occurred to me than the distinguishing features that perpetuate themselves in propagation from seed. Thus, no matter what variations occur in the individuals or the species, if they spring from the seed of one and the same plant, they are accidental variations and not such as to distinguish a species.

Está relativamente evidente que Ray sabia que a reprodução era, de alguma forma, essencial para o entendimento do que é a espécie biológica. Desta forma, ele diferenciou as características que estão presentes em todos os indivíduos de plantas, que são propagados pela semente, daquelas que ocorrem apenas em um indivíduo, sendo estas propagadas pela semente deste mesmo indivíduo. Este conceito de espécies associado ao processo de geração, foi denominado por John Wilkins como *conceito geracional* de espécie. Esse foi o conceito mais comum entre os naturalistas até o século 19 e, desta forma, não havia, segundo esse autor, uma equivalência direta entre as espécies lógicas e as espécies biológicas. Assim, a hipótese de Ernst Mayr de que até a revolução darwiniana somente o *conceito tipológico* platônico era usado pelos naturalistas seria incorreta.

Consequentemente, a associação da espécie biológica com o problema da geração foi feito desde o século 17. Sabemos hoje que essas duas questões são fundamentais para a biologia evolutiva. Portanto, é no século 17 que a biologia moderna efetivamente nasce. Esse foi o período em que os desenvolvimentos tecnológicos e filosóficos permitiram a percepção da necessidade de uma teoria da biologia, em contraposição direta com a nova abordagem mecanicista das ciências físicas. O desenvolvimento de uma definição particular para as espécies biológicas, fora do domínio da lógica pura – usada para classificar objetos não vivos – evidencia esta ruptura. Se, de fato, os naturalistas não compreendessem as idiosincrasias da biologia, não haveria motivação para o desenvolvimento de uma definição própria, que incluísse o problema da geração.

Filosofia natural e ideias sobre a biodiversidade e evolução no século 18

Historiadores não são unânimes na caracterização do *Zeitgeist* científico do século 18. O início do século vivenciou ainda os últimos anos da Revolução Científica, enquanto ao longo dos anos seguintes, muitos sugerem que ocorreu um período de consolidação, onde o vigor criativo não pode ser comparado ao que ocorreu no século 17. Essa caracterização talvez seja verdade para a física, uma



vez que o século 18 foi o século em que a física newtoniana se expandiu e tornou-se a abordagem clássica dessa ciência. Em biologia, entretanto, essa caracterização não parece encontrar um respaldo empírico, pois foi no século 18 que efetivamente a biologia se tornou uma ciência autônoma, com problemas claramente definidos e particulares. Dentre esses, podemos destacar a classificação biológica, o desenvolvimento, a hereditariedade, a origem da vida e a evolução biológica. Este, portanto, não foi um século de consolidação para a biologia e muito menos para o pensamento evolutivo.

Uma outra caracterização geral sobre o século do Iluminismo defende que a tradição científica neste período, sua *épistémè*, pode ser definida pela tentativa de encontrar uma ordem na natureza. Ordem esta que evidenciaria o funcionamento íntimo do mundo natural. Este conceito foi defendido por Michael Foucault em *As Palavras e as Coisas* (1966). As ciências biológicas talvez ofereçam algum respaldo para a hipótese de Foucault, pois foi neste século que os sistemas de classificação, notavelmente o sistema natural de Lineu, tornara-se foco de intenso debate. Mas seria incorreto afirmar que toda empreitada dos naturalistas neste século seja neste sentido. O interesse por questões sobre, por exemplo, a origem da vida, talvez estejam mais ligadas ao crescente materialismo que guiou pesquisa científica deste então. No século 17, o materialismo não era um tema evidente nos textos científicos com algumas exceções. Ou seja, não existia um comprometimento dos pesquisadores com a análise de hipóteses que desconsiderassem a ação última ou direta de uma inteligência superior. Existiu, de fato, uma corrente filosófica anti-clerical, destituindo a autoridade da religião institucionalizada. Já na época do Iluminismo, é evidente a necessidade de proposição de hipóteses e sistemas que fossem completamente naturais, sem a intervenção ou desejo de uma inteligência máxima. Entretanto, seria um erro admitir que a pesquisa científica não tenha ainda sido influenciada pela visão de mundo judaico-cristã.

De fato, encontraremos que as hipóteses científicas mais duramente materialistas foram geralmente defendidas por filósofos políticos e não por naturalistas ou filósofos que se dedicavam exclusivamente às ciências. Assim, uma quantidade considerável de textos e hipóteses materialistas desse período, feitas especialmente por filósofos franceses, tinha pouco respaldo empírico. Isso é evidente, por exemplo, nos textos do enciclopedista Denis Diderot, no teórico social Marquês de Condorcet e, evidentemente, no Barão d'Holbach, que era não apenas um materialista, mas um proponente público do ateísmo. Um dos principais problemas científicos do materialismo francês do século 18 é que os pensadores achavam que o surgimento de sistemas vivos completamente adaptados era algo que recorrentemente emanava da matéria não viva, uma forma extrema de abiogênese que



flertava com o *hilozoísmo*. Neste sentido, eles se aproximavam dos filósofos pré-socráticos e não ofereciam uma explicação científica de como isso poderia acontecer. De maneira geral, além das teorias pré-socráticas, o século 18 é marcado pela continuidade do projeto atomista-epicurista nas ciências através do herança cartesiana reducionista. Embora o materialismo exacerbado dos pensadores franceses pareça ingênuo, ele possivelmente colaborou com a consolidação da necessidade encontrar uma explicação não sobrenatural para a origem dos seres vivos. Já no final do século 18, naturalistas franceses já pensavam em soluções para esse problema, notavelmente Lamarck.

As teorias de evolução das sociedades que haviam sido inicialmente propostas no século anterior por Hobbes e Locke ganharam dimensão significativamente maior no século 18. A noção de um estado natural dos seres humanos influenciou Jean Jacques Rousseau na sua hipótese do nobre selvagem, que vivia em paz com a natureza antes do surgimento das civilizações. Essa é uma ideia popular até os tempos contemporâneos. O conceito de que as sociedades humanas apresentam uma marcha para o progresso também foi efetivamente iniciado no século 18. Esta noção era fundamentada na lógica que as sociedades europeias encontravam-se num estado evolutivamente superior de desenvolvimento em comparação com outras sociedades. O economista escocês Adam Smith e o filósofo, também escocês, Adam Ferguson seriam um dos mais importantes idealizadores deste pensamento que seria enormemente influente no século seguinte. Ferguson, inclusive, chegou a fazer uma analogia entre o desenvolvimento das sociedades humanas e o desenvolvimento embrionário. É relevante lembrar que a ideia de progresso das sociedades foi, por muito tempo, considerada invertida. Ao final do período medieval e mesmo durante o início da era moderna, muitos acreditavam que o auge da civilização humana tinha ocorrido no período clássico greco-romana. A ideologia progressista que se iniciou no século 18 foi usada para interpretar a história humana e recorrentemente aplicada para justificar a expansão imperialista europeia, notavelmente da Inglaterra, França e Holanda. Foi no século 18 que muitos dos domínios coloniais de Portugal e Espanha efetivamente passaram para o controle da Grã-Bretanha, França e Holanda. Neste século, a Grã-Bretanha já possuía seu extenso domínio marítimo que caracterizaria o Império Britânico. Obviamente, o domínio global de países que também se consolidaram como potências científicas fomentou enormemente a história natural, pois naturalistas agora realizavam expedições sob o aval destes estados.



Visão geral do estudo dos seres vivos no século 18

Não é simples estabelecer fases bem definidas para o desenvolvimento da biologia no século 18. Uma forma arbitrária de fazer essa divisão é estudar o desenvolvimento do pensamento evolutivo na primeira e segunda metade do século. Neste sentido, a primeira metade do século 18, é classicamente lembrada pelo estabelecimento do sistema de classificação de Lineu e ascensão da história natural iluminista francesa através de La Matrie, De Maillet, Maupertuis e Diderot. Até 1750, também temos a consolidação científica e institucionalização da história natural na França, notavelmente através da influência de Buffon. Fora da França, o problema da geração dos seres vivos, iniciado no século anterior, continuou a ser investigado. A disputa entre as hipóteses de epigênese e pré-formação é evidenciada nos estudos de Caspar Wolff e Von Haller.

Na segunda metade do século 18, o número de trabalhos de história natural ganham uma dimensão nunca antes observada na história desta disciplina. A quantidade de expedições científicas conduzidas por exploradores ingleses e germânicos aumenta exponencialmente o conhecimento sobre a biologia e a geologia de outras regiões do globo. O acervo científico dos museus de história natural aumentam significativamente e o número de naturalistas profissionais também cresce. Certamente podemos caracterizar esta fase como o início de um período de grande expansão do conhecimento sobre o mundo natural. Foi também neste período que correntes filosóficas idealistas apareceram como alternativa à filosofia materialista francesa, principalmente através de pensadores germânicos como Fichte, Schelling e Hegel. O retorno do idealismo influenciaria definitivamente a biologia germânica e uma geração de naturalistas como Kilmeyer, Oken e Goethe, que atuariam como precursores da embriologia comparada na transição entre os séculos 18 e 19, com os trabalhos de Meckel, Serres e, finalmente, Von Baer. Essa escola de pensamento biológico, tradicionalmente denominada de *Naturphilosophie* teria uma grande influência na ascensão do evolucionismo no século 19.

Os anos de 1750-1800 também presenciaram a consolidação da antropologia biológica, com a discussão explícita sobre a origem da variação morfológica das populações humanas e com estudos comparativos da morfologia humana com a dos grandes primatas. Naturalistas como Camper, Blumenbach e Cuvier publicariam estudos nesta área. Por fim, na segunda metade do século 18 ocorreram desenvolvimentos que transformariam definitivamente a visão do tempo geológico. Notavelmente através dos estudos do escocês James Hutton, o tempo geológico ganhou uma dimensão muito maior do que outrora. Foi a afirmação do conceito do tempo profundo (o *deep time*). Além disso, neste momento do desenvolvimento intelectual ocidental, já era evidente que a Terra e o universo possuíam uma história completamente independente dos seres humanos.



A biologia iluminista francesa

Não existe uma definição formal da extensão da era do iluminismo, as estimativas variam dentro do intervalo de 1650-1800, embora o intervalo de cem anos entre 1650 e 1750 seja o período mais comumente estabelecido. Neste período uma série de obras foram publicadas por pensadores franceses que tratavam de questões de história natural. Particularmente, estas publicações traziam perguntas diretamente associadas ao pensamento evolutivo, pois tratavam do problema da geração de matéria viva a partir de matéria não viva, da natureza da hereditariedade, da geração e, possivelmente, da possibilidade de transformação das espécies biológicas. Essas obras, entretanto, não possuem a formalidade encontrada em muitas das obras do século anterior, como o *Principia* de Newton ou *De Motu Cordis* de Harvey. Classicamente, esses pensadores iluministas faziam comentários a cerca de temas relevantes para o estabelecimento de uma teoria da biologia em meio a uma obra com objetivos diversificados. Portanto, não existem tratados formais sobre geração ou hereditariedade escrito pelos pensadores iluministas franceses. Dessa forma, como o conteúdo biológico era eventual e não consistia no objetivo central do texto, esses trechos são muitas vezes de interpretação ambígua e não há consenso entre os historiadores da biologia sobre seu real significado.

De forma geral, a abordagem feita dos problemas biológicos por esses pensadores franceses é semelhante à abordagem feita pelos filósofos pré-socráticos ou pelo epicurismo. São digressões teóricas ou filosóficas sem o uso de um método científico ou objeto de estudo bem definido. Entusiasmados com o sucesso da física newtoniana e da extensão do conceito de *força*, muitos desses pensadores admitiram que, assim como a gravidade, existiria uma força no mundo natural capaz de transformar matéria não viva em seres vivos. Embora pouco formal, seria um erro considerar que esse corpo de conhecimento, mesmo sendo filosófico, não tenha influenciado os biólogos do século 18, pois o alcance intelectual do iluminismo francês foi substancial. Assim, é relevante que conheçamos o conteúdo central deste discurso. É relevante ressaltar que muitos elencam alguns desses pensadores como precursores de Darwin, entretanto alguma cautela deve ser usada nestas análises.

Uma das primeiras obras iluministas francesas que discorre sobre história natural é o *Telliamed* de Benoit de Maillet, escrito de 1722-1732 e publicado postumamente em 1748. Ao contrário do padrão da literatura iluminista sobre biologia, *Telliamed*, De Maillet invertido, é uma obra um pouco mais formal, embora não em comparação com as obras do século anterior. Neste livro, De Maillet oferece uma visão histórica da história natural. Ele atesta a natureza biológica dos fósseis, incluindo a



possibilidade de extinção, e defende a necessidade de uma análise não-bíblica da história do planeta, considerando a mudança do nível dos oceanos em tempos remotos como uma explicação para a presença fósseis de animais marinhos no alto de montanhas. No ano de 1748 também foi publicado *L'homme Machine*, o homem máquina, de La Mettrie, onde o autor expôs uma crítica ao dualismo mente-corpo, o *ghost in the machine*, de Descartes. La Mettrie defende a tese de que a alma cartesiana seria apenas um subproduto do funcionamento do sistema nervoso.

Talvez a obra que mais tenha atraído a atenção dos historiadores da biologia dentro do conjunto dos autores iluministas franceses tenha sido a *Venus Physique* (1745) de Pierre Louis Maupertuis. Neste livro, Maupertuis analisa o problema da variação intraespecífica das populações humanas, analisando especialmente o caso de um negro albino. Também há uma discussão sobre o problema da geração. A obra analisa essencialmente as perguntas fundamentais aristotélicas que ficaram bastante ignoradas por cerca de dois milênios. Maupertuis tem sido um dos principais nomes na lista dos precursores de Darwin de muitos historiadores. Ele teria inclusive sugerido o conceito de seleção natural em sua *Vênus Física*. É relevante transcrever aqui o trecho do livro que é identificado como sendo uma antecipação do conceito de seleção natural.

Ne pourrait-on pas dire que, dans la combinaison fortuite des productions de la nature, comme il n'y avait que celles où se trouvaient certain rapport de convenance qui puissent subsister, il n'est pas merveilleux que cette convenance se trouve dans toutes les espèces qui existent actuellement? Le hasard, dirait-on, avait produit une multitude innombrable d'individus; un petit nombre se trouvait construit de manière que les parties de l'animal pouvaient satisfaire à ses besoins; dans un autre infiniment plus grand, il n'y avait ni convenance, ni ordre: tous ces derniers ont péri; des animaux sans bouche ne pouvaient pas vivre, d'autres qui manquaient d'organes pour la génération ne pouvaient se perpétuer... les espèces que nous voyons aujourd'hui ne sont que la plus petite partie de ce qu'un destin aveugle avait produit.

Entretanto, contemporaneamente é comum considerar Maupertuis como um precursor dos estudos de hereditariedade, um dos primeiros geneticistas, conforme caracterizou Ernst Mayr. Talvez ele pertença a uma tradição mais associada ao epicurismo ou à física pré-socrática de Empédocles. Mais isso é improvável, pois a observação dos mutantes feitas pelo autor é uma das primeiras ocorrências neste sentido. Um consenso não foi alcançado sobre a real intensão do autor na *Vênus Física*. Caso, de fato, Maupertuis tenha exposto o conceito de seleção natural, teríamos uma antecipação desta ideia em aproximadamente cem anos. De qualquer forma, é evidente que Maupertuis era um pensador biológico ousado.



Por fim, é relevante mencionar que o enciclopedista Denis Diderot, em sua *Lettre sur les Aveugles* (1749), carta aos cegos, descreveu mecanismo semelhante à seleção natural. Historiadores, entretanto, consideram que nesta obra o enciclopedista na verdade expôs um argumento contra a tradição da teologia natural de interpretar a diversidade dos seres vivos como uma evidência de um criador sobrenatural. Neste sentido, Diderot deve ser incluído no conjunto geral da tradição intelectual do iluminismo francês, que teve relevância significativa para o posterior desenvolvimento da biologia.

O sistema de Lineu e a história natural de Buffon

Em 1735, a primeira edição do *Systema Naturae* de Lineu foi publicado. Seguindo a tradição de John Ray, em que as espécies biológicas possuem uma definição particular e que apenas certas características morfológicas presentes em todos os indivíduos da espécie são relevantes para a taxonomia, Lineu estabeleceu um sistema progressivamente inclusivo de classificação, considerando, no caso das plantas, principalmente as características dos órgãos reprodutivos conforme sugerido pelo botânico alemão Rudolf Camerarius. Curiosamente, embora a filosofia aristotélica tenha sido sistematicamente desacreditada durante os séculos 16-18, principalmente por sua forte associação à escolástica e ao tomismo, Lineus apresenta uma clara preocupação em adequar seu sistema a um sistema lógico bem definido. Percebamos que a classificação dicotômica de Platão foi criticada por Aristóteles ao propor que um número indeterminado de espécies são diferenciados do gênero através de diferenças presentes na forma. Este princípio pode ser aplicado a qualquer nível hierárquico sem restrições necessariamente binárias. Assim sendo, o sistema natural de Lineu é mais associado à tradição escolástica que a *épistémé* da revolução científica associada ao newtonismo ou mecanicismo.

Dessa forma, podemos entender claramente as críticas ferozes que Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon, fez ao sistema lineano na primeira metade do século 18. Diferentemente de Lineu, Buffon acreditava estar seguindo a tradição científica traçada por Newton. Da mesma forma que a física newtoniana foi bem sucedida para descrever o movimento dos planetas, Buffon desejava inicialmente incorporar esta mesma estratégia ao estudo da história natural. Como a física da revolução científica foi explicitamente oposta à física aristotélica, qualquer semelhança com a tradição escolástica em biologia foi considerada ruim por Buffon. Para Buffon, o sistema de Lineu era fruto de sua imaginação e não correspondia ou explicava a realidade dos sistemas vivos. Ao iniciar a redação do volumoso *Histoire Naturelle*, que teve seu primeiro volume publicado em 1749, Buffon tinha a



intenção de explorar todos os domínios da história natural, sempre preocupado em compreender os processos que geraram os padrões observados na natureza.

As obras de Buffon tiveram uma importância significativa para toda a biologia europeia nos séculos 18 e 19. De forma geral, Buffon tinha a intenção de fornecer uma versão materialista para história da Terra e do universo, incluindo os seres vivos. Desta forma, ele se insere na tradição, comum a partir de então, de obras que contam uma história geral materialista do universo. Ao discursar sobre a origem das espécies, Buffon primeiramente mostra que entende espécie como uma unidade populacional mantida coesa por meio de reprodução através do tempo. Desta forma, embora o conceito de espécies de Buffon incorpore elementos do conceitos de espécie associados ao processo de geração, existe uma contextualização claramente associada ao conceito moderno de espécie. Ao longo dos 36 volumes da obra, escritos de 1749 a 1804 (os últimos volumes são póstumos), Buffon considera alguns processos que poderiam originar espécies. Já em 1766 Buffon não considera o sistema natural de Lineu completamente inútil e utiliza alguns dos táxons lineanos como elementos que correspondem à realidade. Essa mudança é muito relevante, pois consiste de uma das primeiras tentativas de estabelecimento de uma *vera causa* para o sistema de Lineu. Assim, Buffon considera que as espécies lineanas surgem a partir de um processo de degeneração de uma espécie ancestral do mesmo gênero. Neste processo de degeneração, que ocorreria diferentemente em várias regiões geográficas, o ambiente teria uma importância fundamental na modificação do estoque ancestral. Portanto, Buffon reconhece no ambiente um papel causativo para a origem das espécies.

Infelizmente, Buffon não manteve uma consistência em suas ideias ao longo das várias edições de sua *História Natural*, e ao mesmo tempo em que ele se apresenta como um pensador biológico extremamente moderno, também demonstra dúvidas sobre suas próprias propostas. Alguns historiadores consideram que Buffon possuiu uma teoria evolutiva completa, que não foi claramente exposta por temer represálias do establishment francês. De fato, vemos em Buffon alguns elementos centrais para o desenvolvimento pensamento evolutivo, notavelmente, a relevância do espaço e do ambiente no processo de diferenciação específica. De certa forma, as ideias de Buffon parecem anteceder principalmente Lamarck, seu pupilo, mas também Darwin, pelo reconhecimento da espécie como uma unidade populacional.



Problemas associados à geração e ao desenvolvimento

No século 17, o projeto cartesiano de ciência teve desdobramentos imediatos no problema da geração. Com a descoberta das células reprodutivas, o teatro cartesiano implicava que, se os animais são meras máquinas, as células reprodutivas devem conter uma versão em miniatura das máquinas adultas, a pré-formação. Já neste mesmo século, biólogos disputaram esta hipótese, principalmente através da observação direta do desenvolvimento animal, de forma que os diversos órgãos se diferenciavam de um conjunto homogêneo celular, a epigênese. As observações experimentais do século 17 deveriam ter eliminado a viabilidade da hipótese pré-formacionista. A hipótese epigenética, entretanto, necessitava por outro lado explicar como que um conjunto celular não diferenciado se transformava em órgãos plenamente diferenciados. Neste sentido, a solução imediata foi assumir a existência de alguma força vital que guiaria o processo do desenvolvimento. Portanto, na natureza, além das forças descobertas por Newton, existiria também uma força vital responsável pela transformação de matéria não viva em matéria viva e também pelo desenvolvimento embrionário. Esta força vital, que se assemelharia à eletricidade, foi considerada válida por muitos anos, por exemplo, amplamente utilizada por autores para justificar processos de abiogênese. Para muitos, a existência desta força implicaria em problemas semelhantes aos encontrados no teatro cartesiano, pois como esta força saberia, a priori, como “fazer” um novo indivíduo humano por exemplo.

Ademais, a descoberta do processo de partenogênese dos afídeos por Charles Bonnet em 1740 foi tomado como uma evidência do processo de pré-formação, pois não haveria necessidade de união das células sexuais para o desenvolvimento de um novo indivíduo. Em contrapartida, neste mesmo período, a hipótese de epigênese foi suportada pela descoberta do pólipo de *Hydra* por Abraham Trembley. Esta foi uma descoberta que causou grande agitação na comunidade científica pois, além do animal apresentar uma admirável capacidade de regeneração, ele foi considerada um meio-termo na escala natural entre as plantas e os animais. A grande capacidade de regeneração deixou evidente que células não diferenciadas poderiam restaurar um animal inteiro. Sobre a possibilidade da *Hydra* ser um elo perdido na grande cadeia dos seres entre as plantas e os animais, possibilitou que naturalistas como o próprio Charles Bonnet conseguissem finalmente completar toda uma cadeia sucessiva, dos microrganismos até o homem, de aumento do grau de complexidade no mundo natural. Esta escada de complexidade de Bonnet teria uma grande influência na teoria evolutiva de Lamarck.

A existência de uma cadeia contínua de complexidade dos seres vivos também impactou o pensamento evolutivo, pois, embora a grande cadeia dos seres seja um conceito incorreto, a transformação de seres simples aos mais complexos era considerada agora possível. Neste sentido,



uma quantidade grande das teorias pré-evolutivas francesas do século 18, usavam amplamente da capacidade geradora de microrganismos simples na natureza, principalmente nos mares. A abiogênese ficou muito associada à hipótese da epigênese, pois ela igualmente necessitava da ação de forças vitais atuando em uma matéria não diferenciada. De forma geral, no século 18, o problema da geração dos seres vivos e de seu desenvolvimento tomou uma ampla proporção e gerou enormes avanços em experimentais em biologia. Um dos grandes nomes envolvidos com o desenvolvimento da embriologia experimental neste século foi Caspar Wolff, um dos maiores defensores da hipótese da epigênese que, a partir de análises experimentais, descreveu a formação embrionária dos tecidos. Wolff foi incisivamente criticado pelo biólogo suíço Albrecht von Haller, cuja defesa do pré-formacionismo teve possivelmente motivações religiosas.

Embora a hipótese pré-formacionista seja associada ao mecanicismo do século 17, esta relação pode ter sido resultado da influência da crítica de Malebranche em 1674 à teoria da geração corpuscular de Descartes. Lembremos também que William Harvey, um dos expoentes da biologia mecanicista, também defendeu a hipótese da epigênese através de suas observações sobre o desenvolvimento do embrião de galinha. Tanto Harvey como Descartes, entretanto, discordavam sobre a participação das células reprodutivas no processo de geração. É possível que a persistência do pré-formacionismo no século 18 seja, além da influência do *emboîtement* de Malebranche, uma consequência da necessidade de participação divina na criação da primeira semente de cada espécie.

Expedições científicas

A história natural passou por uma transformação considerável ao longo do século 18. No início deste século, não havia sequer um sistema de classificação dos seres vivos, já na segunda metade do século, o sistema de Lineu seria amplamente usado pelos naturalistas e ajudaria enormemente na expansão e organização dos conhecimentos botânico e zoológico. O crescimento da história natural foi consequência do aumento significativo de viagens científicas exploratórias ao longo do globo. Particularmente financiados pelas coroas Britânica, Francesa, Espanhola e Russa, navios seguiram em viagens de circunavegação que tinham por objetivo, além da coleta de material zoológico, botânico e etnográfico, fornecer mapas mais acurados dos continentes. Especialmente associados a descoberta de uma passagem para o Pacífico através do norte do Atlântico, que evitaria a travessia dos oceanos Atlântico e Índico para alcançar a Oceania. Essas expedições já foram organizadas com objetivo explícito de fornecer material para grandes coleções profissionais de história natural. As



expedições francesas enviaram seus espécimes para o Jardin du Roi, dirigido por Buffon, e as expedições britânicas enviavam seu material inicialmente para o Chelsea Physic Garden e, principalmente a partir de 1772, para o Kew Gardens, sob o comando de Joseph Banks. Até mesmo Lineu organizou uma equipe de pesquisadores para coletar material com intuito de formar uma coleção para a coroa Sueca.

Historiadores da biologia concordam que a importância de Joseph Banks para a história natural foi significativa, possivelmente nenhum botânico teve acesso a tanto material como ele, nem mesmo Lineu. No final do século 18, Banks recebia todo o material coletado pelo Império Britânico em formação e ele transformaria o jardim real em Kew na mais importante instituição de pesquisa botânica do mundo. Banks fez parte de uma das maiores expedições científicas já organizadas, a viagem exploratória das terras do sul (*terra australis*) pelo *HMS Endeavor* comandado pelo Capitão James Cook, que explorou os mares da Austrália e Nova Zelândia de 1768 a 1771. Além de material botânico e zoológico, as observações dos naturalistas a bordo tiveram repercussões em diversas áreas. Por exemplo, o próprio James Cook percebeu que os nativos do Taiti e os maoris da Nova Zelândia conseguiam se comunicar embora falassem línguas distintas. Cook, assim como outros pesquisadores, notaram que existia uma associação temporal e espacial na diferenciação das línguas a partir de uma língua comum.

Observações etnológicas de antropologia cultural foram recebidas pelo público europeu com muito entusiasmo e curiosidade. Afinal, ao longo dos cem anos de 1701 a 1801, a diversidade de cultural e étnica das diversas populações humanas ao redor do globo foi conhecida e invariavelmente contrastada com a realidade dos europeus. Inicialmente, este contraste motivou uma mistificação idílica desses povos, caracterizados como “nobres selvagens” por iluministas como Rousseau. Entretanto, já no final do século, os europeus haviam desenvolvido teorias científicas para explicar a diversidade populacional humana numa lógica que caracterizava a civilização europeia e a raça caucasiana como superior.

Ao final do século 18, a Espanha lideraria as outras nações na quantidade de recursos investidos em expedições de botânica, principalmente nas Américas e o francês La Pérouse seria o principal explorador científico a trabalhar para o governo francês até desaparecer repentinamente em 1788 na Austrália. A caracterização da fauna e da flora ao redor do planeta realizada por esses exploradores e naturalistas seria fundamental para o entendimento da distribuição geográfica das espécies e táxons e também a variação existente ao longo da distribuição espacial das espécies. No século seguinte,



naturalistas já planejavam suas expedições com perguntas mais elaboradas sobre a distribuição das espécies na Terra. O germânico Alexander von Humboldt, que viajou pela América do Sul de 1799 a 1804, pode ser caracterizado como um cientista na fase de transição de uma história natural exploratória puramente descritiva para uma fase mais investigativa. Além disso, o contato com ilhas paradisíacas e a constatação da transformação que a atividade humana era capaz de provocar no meio ambiente fez que a noção de escassez e limitação ambiental fosse claramente vivenciado pelos pesquisadores europeus. Desta forma, a natureza não seria mais imaginada como uma fonte de recursos inesgotáveis para a exploração humana.

A extensão do tempo geológico, extinção e fósseis

Ao final do século 18, a geologia tornou-se uma ciência autônoma e essa transformação ocorreu num ambiente intelectual em que o processo histórico que originou o universo e a Terra não eram mais ignorados, além de já ser evidente que o homem não participara de toda a história do cosmos. Teorias sobre a natureza do tempo geológico então tornaram-se comuns. Além de Buffon e outros naturalistas, o filósofo Immanuel Kant e Johann G. Herder também escreveram sobre hipóteses históricas para o universo. Geralmente, esses processos históricos possuíam como uma das características principais a de serem *fechados no futuro*. Isso significa que, assim como a narrativa abraâmica da história do mundo, existiria um ponto final onde a história irá desembocar, o apocalipse. Desta forma, são idéias que possuem um grau considerável de teleologia ou finalismo. Percebamos que o processo evolutivo biológico é, ao contrário, *aberto no futuro*, pois não podemos prever a conformação das espécies biológicas nos próximos milhões de anos. É relevante ressaltar aqui que, neste sentido, a seta do tempo na evolução biológica ainda é linear e unidirecional, de maneira oposta ao usualmente encontrado em cosmogonias orientais. Embora o tempo seja linear, o processo de transformação não é finalista.

Mas a verdadeira natureza processual da biologia evolutiva somente seria esclarecida no século seguinte. No século 18, a transformação mais significativa foi cronológica, associada à extensão do tempo geológico. Ao final deste século, os geólogos possuíam interpretações aparentemente conflitantes em relação a história da Terra, particularmente em relação à formação das rochas. Um corrente teórica defendia que alterações no nível dos mares seria o principal fator responsável pela formação das rochas, através de processos semelhantes à sedimentação no fundo dos oceanos. Essa hipótese foi denominada de *neptunismo* e teve no geólogo alemão Abraham Werner seu principal



proponente. A hipótese conflitante, denominada de *vulcanismo* ou *plutonismo*, que consideravam a atuação de terremotos e vulcões como sendo majoritárias no processo de formação da crosta terrestre. Estritamente falando, nenhuma das duas hipóteses estava completamente incorreta, mas ocorreu um considerável conflito intelectual neste momento na disputa pelas evidências. Na transição dos séculos 18 e 19, o neptunismo seria desacreditado por ficar muito associado às diversas tentativas de incluir o dilúvio bíblico em seu corpo explanatório. O neptunismo estaria intimamente associado ao desenvolvimento da hipótese do *catastrofismo*, que teria em Georges Cuvier um dos seus principais proponentes. Para os catastrofistas, eventos não recorrentes, principalmente associados à grandes dilúvios e glaciações poderiam majoritariamente explicar a constituição da crosta terrestre.

O vulcanismo teve influencia no geólogo escocês James Hutton, que seria posteriormente considerado o pai da geologia moderna. Diferentemente dos catastrofistas, Hutton iniciou uma abordagem teórica em geologia que ecoaria em todas as ciências históricas, o *uniformitarismo*. Para Hutton, o entendimento dos processos geradores da geomorfologia deveriam ser baseados nos micro processos observados rotineiramente, por exemplo, a erosão gradual das rochas. A erosão das rochas e uma determinada área levaria, após um tempo, a um processo de sedimentação em outro local. Assim, a dinâmica dos processos geológicos seria cíclica e demandaria um tempo infinitamente maior do que aquele calculado através da narrativa bíblica. De fato, Hutton concluiu em 1788 que, ao analisar a dinâmica dos processos geológicos “*The result, therefore, of our present enquiry is, that we find no vestige of a beginning,—no prospect of an end*”. O tempo geológico seria, portanto, estendido a valores incalculáveis, enterrados profundamente no passado. Era a consolidação do *deep time*. Embora Hutton seja o pai da geologia, sua visão de tempo é profundamente diferente da contemporânea, pois a seta do tempo de Hutton não possui direção e tem extensão infinita.

Nas últimas décadas do século 18, a extinção de espécies biológicas já era considerada amplamente pelos cientistas. Neste sentido, o eminente Georges Cuvier foi um dos principais articuladores intelectuais da realidade e recorrência de processos de extinção. Cuvier não apenas havia desenvolvido novos métodos de análise para a anatomia comparada (na verdade, muitos creditam a ele a criação desta disciplina), mas utilizou estes métodos para entender a diversidade dos fósseis. Ele reconheceu, por exemplo, que a fauna fóssil encontrada ao redor de Paris não apenas era diferente da fauna vivente, mas que *essa diferença aumentava conforme a idade dos estratos*. Cuvier foi, portanto, um dos primeiros a perceber que existe uma associação entre os fósseis e os estratos geológicos. Esse fato também fora notado pelo geólogo inglês William Smith, que faria o primeiro mapa geológico das Ilhas Britânicas e faria contribuições significativas para a ciência da estratigrafia.



Antropologia e evolução do homem

O fato de que a humanidade possuía uma história distinta daquela narrada nos mitos abraâmicos já era evidente por volta de 1790. O problema da formação das diversas populações humanas seria ativamente estudado. Além disso, as semelhanças morfológicas entre humanos e os grandes primatas eram agudas demais para serem ignoradas. Lembremos que um estudo comparativo entre humanos e chimpanzés já havia sido publicado em 1699 por Edward Tyson. Na primeira metade do século 18, Lineu classificou os humanos junto com outros grandes primatas no táxon *Anthropomorpha*. Em 1774, James Burnett, interessado em estudar a evolução das línguas, conjecturou que os grandes primatas poderia representar uma forma primitiva de humanidade. A observação de Burnett evidencia que, de alguma forma, ao final dos anos de 1700, *as semelhanças morfológicas entre as espécies biológicas já haviam sido temporalizadas*, ou seja, eram consideradas, de alguma forma, como resultantes de um processo histórico (possivelmente análogo ao processo de desenvolvimento).

Conforme dissemos, tentativas de entender o processo de formação das populações humanas foram comuns neste fim de século. Inicialmente, Maupertius, em seu estudo sobre um albino negro em *Vênus Física*, sugeriu que um processo semelhante poderia ser responsável pela diferenciação das populações humanas, especialmente através da atuação do meio ambiente. As ideias de Maupertuis surpreendentemente sofisticadas. O anatomista holandês Petrus Camper, numa tentativa de explicar a variação intraespecífica dos humanos, assumiu que a variação morfológica das populações humana seria resultado de um processo de degeneração das raças a partir da raça caucasiana. Através de medidas tomadas em diversos crânios, Camper estabeleceu que o ângulo formado entre o osso nasal e a fronte deveria ser usado para medir o grau de degeneração. Esse um ângulo mede o grau de prognatismo de um crânio e é mais acentuado nos grandes primatas não humanos. Não surpreendentemente, Camper conjecturou que populações humanas que apresentavam algum prognatismo craniano deveriam ser mais degeneradas que a raça caucasiana. O mais curioso é que o padrão caucasiano de Camper foi obtido através de medidas obtidas de estátuas da antiguidade clássica, como a *Vênus de Milo*.

A hipótese da degeneração para explicar a variação intraespecífica dos humanos também foi admitida pelo anatomista alemão Johann Blumenbach, cujos estudos craniométricos estabeleceram uma divisão das populações humanas em cinco raças (caucasiana, mongol, malaia, etíope e americana) e influenciaram toda uma tradição de pesquisa associada ao racismo científico no século seguinte.



Neste mesmo período, o táxon lineano *Anthropomorpha* foi destituído em *Bimania* (humanos) e *Quadrимania* (primatas não-humanos).

O nascimento da biologia idealista alemã – a *Naturphilosophie*

Alguns dos desdobramentos intelectuais oriundos das ideias iluministas não foram bem recebidos por alguns pensadores, principalmente de tradição germânica. Particularmente, o materialismo, o empiricismo britânico, notavelmente em John Locke e David Hume, e em especial as críticas de Immanuel Kant. Na segunda metade do século, um grupo de filósofos germânicos, encabeçados por Johann Fichte e Friederich Schelling e, posteriormente, Georg Hegel, iniciaram um movimento intelectual que seria caracterizado como idealismo alemão. Esses pensadores se revoltaram contra a hipótese filosófica de que não haveria nenhuma evidência das idealizações da mente humana na realidade tangível, ou seja, que todo o conhecimento era, em última análise, moldado apenas pela experiência ao longo da vida. Fichte, inclusive, propôs que o ideal forneceria os fatores determinantes da análise do real. Na verdade, a revolta filosófica dos idealistas germânicos é a reedição do velho conflito entre o platonismo e o externalismo em relação à origem do conhecimento. Não é em vão que filósofo e matemático inglês A.N. Whitehead tenha afirmado que “*The safest general characterization of the European philosophical tradition is that it consists of a series of footnotes to Plato*”. O idealismo alemão foi um dos motores da corrente cultural do Romantismo no início na transição dos séculos 18 e 19. Assim sendo, a biologia alemã deste período é comumente denominada também de biologia romântica.

A repercussão do idealismo alemão na biologia foi principalmente capitaneado por Schelling e o poeta Goethe. No geral, os idealistas alemães estavam interessados nas causas internas associadas à morfologia, um termo que foi, inclusive, cunhado pelo próprio Goethe. A conjectura do poeta Goethe sobre as diversas partes do corpo das plantas consistirem de modificações de uma folha, que seria a unidade da forma vegetal, influenciou consideravelmente os biólogos alemães. Assim, da mesma forma que Goethe hipotetizou a sua *Urpflanze* – o arquétipo de todas as plantas, morfologistas germânicos procuraram a unidade da forma em outras linhagens. No início do século seguinte, ficariam definidas portanto duas abordagens de pesquisa em relação à forma. A tradição internalista, influenciada pela escola alemã, teria em Kiehmeyer, Oken e, posteriormente, Von Baer, seus maiores nomes. Estes naturalistas estavam interessados em entender a *unidade da forma*, um conceito que remeteria ou às limitações/tendências no desenvolvimento ou então à análise dos *Bauplane* e



arquétipos dos grandes grupos. Por outro lado, a tradição externalista, estaria intimamente associado às limitações funcionais que existem na morfologia. Mais ainda, a análise externalista tem na adaptação como um dos seus focos principais. A anatomia comparada de Georges Cuvier era, em grande parte, funcionalista, pois ele estabeleceu a relação entre as partes do corpo de diversos grupos animais. Assim, Cuvier foi bem sucedido em fazer reconstruções da morfologia de animais extintos através da análise das partes fossilizadas. Se um animal possui uma dentição de um carnívoro, é improvável que ele possua o corpo de um pastador. O externalismo funcional também é evidente em Lamarck e, evidentemente, em Darwin.

É relevante ressaltar neste momento que a biologia idealista alemã, com sua primazia na análise internalista da forma, nascida como um movimento contrário ao empiricismo e à filosofia de Immanuel Kant, tinha uma dívida intelectual com Kant. Em sua análise da estrutura das ciências, Kant demonstrou que era impossível que os seres vivos fossem resultado apenas de causas eficientes aristotélicas. De alguma forma, diferentemente das ciências físicas, as causas finais (a teleologia) eram evidentes nos seres vivos. Kant conclui, portanto, que a biologia nunca seria uma ciência como a física. Em sua famosa afirmação na *Crítica do Julgamento*, Kant duvida que algum dia exista um Newton capaz de explicar uma simples folha de grama. Curiosamente, o “Newton da biologia”, Charles Darwin, nasceria cerca de uma década depois. Ao explicar a adaptação e o desenho dos seres vivos apenas por causas eficientes, Darwin inseriu a biologia na tradição científica newtoniana que Kant se referiu. A biologia idealista alemã, entretanto, buscou uma saída completamente diferente daquela que seria explorada por Darwin. Ao invés de considerar a física a ciência natural primordial, os cientistas alemães do fim do século 18 resolveram elencar a biologia como a ciência natural primordial. Assim, a teleologia kantiana passaria a ser não um problema, mas uma via de conhecimento que pautaria todo o estudo da natureza.

Ao fazê-lo, os naturalistas alemães invariavelmente consideraram os sistemas vivos como dotados de características especiais, que de alguma forma conduziam o desenvolvimento individual e da linhagem. Defensores da hipótese epigenética do desenvolvimento como Wolff e Blumenbach admitiam que necessidade da existência de alguma força organizadora do material homogêneo do embrião. Essa força vital seria também utilizada no final do século 18 para explicar os experimentos de eletricidade biológica realizados pelo italiano Luigi Galvani, que conjecturou sobre a existência de uma eletricidade animal responsável pelo movimento dos músculos. A noção de que os seres vivos de alguma maneira possuíam algum tipo de força, nos moldes das forças newtonianas, ainda desconhecida e que seria capaz de organizar e deixar vivo os organismos, alcançou discussões não



técnicas, sendo popularizado na obra *Frankenstein* de Mary Shelley, publicada no início do século seguinte (1818).

A Grande Cadeia dos Seres, o início da carreira de Lamarck e Erasmus Darwin

Ao longo do século 18, historiadores concordam que a Grande Cadeia dos Seres (GCS) foi temporalizada. Ou seja, a escala linear de complexidade dos minerais até o homem ganhou uma seta do tempo. E o auge desta forma de analisar a diversidade dos seres vivos foi a teoria evolutiva de Lamarck, elaborada na conclusão do século 18. Desta forma, existe uma linha intelectual na biologia francesa do século 18, unindo a contextualização final da GCS por Charles Bonnet em *Contemplation de la nature* (1764-1765), as teorias de degeneração geográfica de Buffon e a análise funcional da morfologia de Cuvier. Lamarck é o epitômo da biologia evolutiva francesa deste século e sua influência no pensamento evolutivo será percebida até o início do século 20. É evidente que Lamarck estava inserido no *Zeitgeist* do pensamento biológico europeu de fim de século, de forma que algumas de suas hipóteses sobre o processo evolutivo seriam independentemente sumarizadas pelo médico inglês Erasmus Darwin, avô de Charles, em sua *Zoonomia, or The Laws of Organic Life* (1792).

Em geral, o que é evidente no pensamento evolutivo no fim do século 18, com a temporalização da escala natural, é sem dúvida a íntima associação entre o processo de desenvolvimento embrionário de um indivíduo, algo que evidentemente encerra um componente teleológico óbvio, e o desenvolvimento da história da Vida, desde de sua geração espontânea do mundo mineral até o homem. Este desenvolvimento deve ser entendido literalmente como o desdobramento de um plano prescrito para alcançar o apogeu da natureza, a espécie humana. Conforme mencionado, portanto, o processo histórico de transformação da diversidade da vida ao longo do tempo seria guiado por uma força maior finalista que levaria toda a diversidade até um ponto final. Este processo, portanto, é fechado no tempo.

A GCS, entretanto, começou a ser questionada na segunda metade do século 18. Alguns pesquisadores duvidavam das leis de Leibniz sobre a continuidade e a plenitude da natureza, ou seja, tudo o que pode existir, existe. Assim, segundo esse raciocínio leibniziano, não existiriam intervalos no mundo natural a até mesmo a existência da espécies biológicas seria questionada por naturalistas como Jean-Baptiste Robinet (*De la nature*, 1761-1768). A escala natural se enquadrava dentro desses princípios gerais estabelecidos no século 17 por Leibniz, mas Cuvier, após análise da estrutura do corpo dos metazoários, propôs que haveriam quatro grandes tipos, ou *embranchements*, de



organização animal – Radiata, Articulata, Vertebrata e Mollusca – com impossibilidade de existência de estruturas intermediárias entre esses quatro divisões. Assim, Cuvier, embora não fosse um transmutacionista, teria contribuído para destituição da CGS.

Uma análise de *Zoonomia* de Erasmus Darwin é didática no entendimento do estado da arte da biologia neste fim de século. Analisemos um dos trechos do volume 1 do livro (parte XXXIX, *Of Generation*), que é comumente lembrado por seu conteúdo transformacionista.

From thus meditating on the great similarity of the structure of the warm-blooded animals, and at the same time of the great changes they undergo both before and after their nativity; and by considering in how minute a portion of time many of the changes of animals above described have been produced; would it be too bold to imagine, that in the great length of time, since the earth began to exist, perhaps millions of ages before the commencement of the history of mankind, would it be too bold to imagine, that all warm-blooded animals have arisen from one living filament, which THE GREAT FIRST CAUSE endued with animality, with the power of acquiring new parts, attended with new propensities, directed by irritations, sensations, volitions, and associations; and thus possessing the faculty of continuing to improve by its own inherent activity, and of delivering down those improvements by generation to its posterity, world without end!

Nesse trecho, E. Darwin extrapola as mudanças observadas nos indivíduos de uma espécie no momento do nascimento para uma escala de tempo maior. Então, se questiona se não seria razoável admitir que toda a diversidade dos animais endotérmicos não poderia ser oriunda um filamento no qual uma grande causa teria aferido “animalidade”. Depois, admite um processo progressista de melhora ao longo das gerações. É óbvio, portanto, que em 1792 E. Darwin já concebia uma explicação evolutiva para os seres vivos. Entretanto, a conjectura de Erasmus ainda incorporava forças dotadas de um finalismo latente, que seriam responsáveis pelo “poder de adquirir novas partes”. A causa eficiente, neste caso, é ainda uma causa teleológica aristotélica. Uma parte considerável de *Zoonomia* é dedicada à classificação das patologias humanas usando as categorias taxonômicas lineares. É possível, portanto, que E. Darwin não tivesse ponderado sobre a estrutura hierárquica única dos seres vivos, oriunda de um processo de ramificação. De fato, neste mesmo capítulo (*Of Generation*), ele considera uma origem evolutiva distinta para os animais peilotérmicos. É provável, portanto, que Erasmus acreditasse que a GCS não poderia ser contínua conforme concebida por Bonnet. Por consistir numa mistura entre pensamentos hegemônicos do seu século, como a tradição classificatória e o conceito de força vital, junto a mudanças intelectuais do século seguinte, como a destituição da



CGS, *Zoonomia* pode ser caracterizada como uma obra de transição numa análise baseada na interpretação de Michel Foucault em *As Palavras e as Coisas*.

O longo século 19

O desenvolvimento da biologia evolutiva no século 19 foi tão significativo que a maioria dos livros dedicados à história desta disciplina incorpora uma extensa análise das transformações que ocorreram neste século. Mais que isso, muitos consideram que a biologia evolutiva efetivamente *surgiu* neste período, especificamente após a publicação do *Origem das Espécies* em 1859. Como esta época consiste no período da origem e desenvolvimento inicial do pensamento darwinista, a quantidade de referências disponíveis é grande, especialmente se considerarmos que Darwin era um pesquisador meticuloso, de forma que, através da análise de suas anotações e correspondências, podemos entender em detalhes o desenvolvimento de seu pensamento. Para a biologia evolutiva, o vulto de Darwin é evidentemente enorme e essa dimensão é, sem dúvida, meritória. Assim, é comum que a história da biologia evolutiva no século 19 seja comumente escrita em paralelo com a biografia de Charles Darwin, cuja extensão de vida, de 1809 a 1882, se sobrepõe com boa parte do século. Iremos evitar esse paralelismo neste texto.

Assim como o século 18, não existe uma divisão universalmente aceita sobre a história da biologia neste século. Entretanto, devido ao marco evidente do ano de 1859, é natural que muitas análises se concentrem na periodização de antes e depois da publicação do *Origem*. Essa periodização talvez seja razoável, pois o impacto do livro foi grande e em pouco tempo a evolução das espécies biológicas seria um assunto amplamente discutido por pesquisadores das diversas disciplinas da biologia. Claro que, na mesma intensidade da recepção positiva, o livro também instigou críticas. Entretanto, é correto afirmar que na segunda metade do século 19, a evolução biológica era um tema já entendido como científico e poucos biólogos ignoraram o processo evolutivo em suas linhas de pesquisa.

Ao longo do século 19, também é evidente que a atividade científica passa por uma transformação sociológica. A figura do naturalista filósofo auto financiado foi gradativamente substituída pela figura do cientista profissional, contratado por instituições de pesquisa e ensino. O esquema contemporâneo do professor universitário responsável por lecionar e pesquisar foi primariamente desenvolvido nas instituições alemãs, que copiaram a experiência bem sucedida das escolas de mineralogia germânicas. Em 1830, o primeiro curso de pós-graduação também foi criado na Alemanha. A institucionalização dos cientistas fomentou a criação de associações científicas que iam muito além



de um clube para debates filosóficos, elas tinham claramente o interesse de divulgar ciência e atrair investimento e recursos para a pesquisa científica. Assim, em 1831 a *British Association for the Advancement of Science* foi fundada e, em 1848, a *American Association for the Advancement of Science* fora criada. Definitivamente, os anos de 1801 a 1900 presenciaram a destituição da ciência romântica de Goethe e a tradição do “*naturalist gentlemen*” para uma ciência institucional com pesquisadores assalariados. Evidentemente, essa transição não foi abrupta, muito menos tranquila. As aspirações da crescente classe média por cargos importantes na academia, antes ocupados por tradição familiar oligárquica, geraram conflitos. Como exemplo desta fase de transição, basta compararmos a formação e atuação científica de Charles Darwin e Thomas Huxley. Darwin talvez faça parte da última geração dos *naturalist gentlemen*, enquanto Huxley pode ser caracterizado como pertencente a uma das primeiras gerações de biólogos profissionais da Inglaterra.

A institucionalização da ciência e concomitante criação de grandes laboratórios nas instituições de ensino possivelmente estão associadas à crescente valorização do experimentalismo ao longo do século 19. A fisiologia e a bioquímica tiveram uma grande expansão ao longo deste período. Além disso, os desenvolvimentos tecnológicos permitiram estudos mais detalhados da ultraestrutura animal e vegetal. A teoria celular e a análise histoquímica de seus componentes iniciaria a revelar toda a complexidade da biologia das células que encadearia, logo no início do século seguinte, na teoria cromossômica da herança de Sutton e Boveri. O apogeu da biologia experimental foi motivado, entre outras coisas, pela forte revolta contra a presença do vitalismo em biologia. No início do século, o francês Claude Bernard estabeleceu as bases desta nova fisiologia e, com a síntese laboratorial de compostos orgânicos iniciada por Friedrich Wöhler em 1828, a necessidade de uma força vital para explicar as reações químicas que ocorriam nos sistemas vivos foi posta em dúvida. Nesse sentido, resquícios do vitalismo ainda existiam em embriologia e hereditariedade. Paulatinamente, essa participação foi reduzindo e dando origem à embriologia fisiológica e à genética no final do século.

Historiadores da ciência também admitem que foi no século 19 que importantes transformações ocorreram na estrutura das leis científicas. A tradição da revolução científica, de descrição mecânica do universo, concebia as leis científicas de forma determinista. Assim, ao desvendar essas leis precisas da natureza, o cientista estaria descrevendo os princípios fundamentais usados por um demiurgo platônico. Não é coincidência que Newton tenha sido exaltado, antes de mais nada, como um grande geômetra. A mecânica newtoniana é uma mecânica determinista, de descrição precisa sobre a relação entre variáveis. O grande matemático francês Pierre Laplace havia afirmado que a mecânica de Newton possibilitaria prever todo o futuro do universo caso conhecêssemos o momento



de todas partículas num determinado instante. Na segunda metade do século 19, entretanto, descobertas abalariam a crença no estrito determinismo newtoniano. Uma das mais relevantes foi a demonstração em 1887 por Poincaré de que o cálculo da órbita de três corpos resultaria num sistema caótico. O sonho de Laplace, já falecido neste momento, ganharia seu primeiro demônio. Além de determinista, a mecânica newtoniana é reversível, ou seja, a variável tempo nas equações pode perfeitamente ser negativa. Essas equações descrevem fenômenos naturais que, caso capturados por uma foto num dado instante, não permitem que o observador determine a direção da seta do tempo. Entretanto, o universo é repleto de fenômenos que evidentemente possuem um sentido temporal, pois são irreversíveis. A explosão de uma bomba é irreversível, assim como a formação de uma estrela ou o evolução de sistemas de planetas. Desta forma, uma nova lógica de pesquisa científica, não newtoniana, seria necessária para descrever esses fenômenos. É neste contexto que Ludwig Boltzmann, entre outros, iniciam uma revolução na estrutura das leis físicas ao propor a interpretação estatística de fenômenos. Era o nascimento da mecânica estatística, uma disciplina que interpretaria os macro fenômenos através da descrição probabilística dos estados microscópicos.

A mecânica estatística se desenvolveu intimamente associada à termodinâmica. Estas duas disciplinas possuem uma dimensão temporal bem definida. O tempo nelas não é irreversível. Assim, elas se aproximam muito mais à descrição fenomenológica encontrada em biologia evolutiva. Devemos ressaltar que Boltzmann admirava profundamente a obra de Darwin e que considerava que estava aplicando uma abordagem evolucionista na descrição dos fenômenos físicos. A definição que Boltzmann deu à entropia, uma medida de desordem do sistema, como a condição em que o sistema apresenta seus micro estados em grau máximo de desordem teria uma íntima associação com os sistemas vivos. O ponto de maior entropia seria simplesmente o ponto onde não haveria informação útil no sistema, sendo o macro estado resultante da composição mais provável de micro estados quando não há energia útil. Ao pingar uma gota de tinta em um copo de água, o macro estado mais provável é aquele em que a tinta está homogeneamente espalhada na água. Esse é o estado com maior desordem em termos de micro estado, pois as partículas de tinta estão se movimentando randomicamente no sistema. Não há formação útil, portanto. Para tirar o sistema deste estado, e consequentemente aumentar o grau de informação deste sistema, é necessário inserir energia.

Ao final do século 19 as ciências físicas ganhariam assim uma lógica estatística e cronológica que consistiria numa transformação na forma de descrever os fenômenos naturais. Neste sentido, é comum afirmar que Charles Darwin é um cientista de transição, pois ele é um dos últimos a seguir a tradição newtoniana de descrição do sistema através da ação de uma causa eficiente, no qual a



ausência resulta numa condição inercial, e também um dos primeiros a incorporar o pensamento estatístico em leis naturais.

Correntes filosóficas no início do século

Ao longo deste texto, repetidamente fizemos uma alusão ao pensamento filosófico existente em cada um dos períodos na tentativa de mostrar que a atividade científica não se desenvolve isoladamente dos outros domínios intelectuais. No século 19 isso é particularmente verdade. No início deste século, o idealismo alemão de Fichte e Schelling foram plenamente incorporados na morfologia idealista alemã. Curiosamente, esta linha de pesquisa teria influência restrita em países onde a filosofia idealista seria criticada. O exemplo mais óbvio são as Ilhas Britânicas. Segundo a tradição materialista e empirista de Locke e Smith, Jeremy Bentham e, posteriormente, John Stuart Mill continuariam a caracterizar a filosofia britânica como proeminentemente anti-idealista. Nesta, a liberdade individual seria o objetivo último de qualquer sistema filosófico. Por outro lado, no idealismo germânico observa-se uma importância maior do estado na filosofia moral e social. Hegel e Schelling caracterizavam a história como uma série de estágios cujo desenvolvimento estava fora do controle do indivíduo. Desta forma, temos no início do século uma cisão entre uma filosofia materialista britânica e o idealismo germânico. O filósofo da ciência Karl Popper sugeriu que o idealismo alemão de Hegel e Herder, associado a uma interpretação historiográfica que minimiza a importância do indivíduo, influenciariam profundamente Marx e, posteriormente, serviriam como fundamento filosófico para muitos regimes autoritários onde o estado, e não o indivíduo, é o objetivo último da filosofia moral.

Deve ser lembrado que o início do século 19 foi um período profundamente marcado pelas pela herança da Revolução Francesa e das guerras napoleônicas. Instabilidade política existia nos países que compunham o antigo Sacro Império Romano, particularmente os estados germânicos e as aspirações da nova classe intelectual, oriunda em parte da revolução industrial, tentaria eliminar os últimos bastiões oligárquicos europeus. Por outro lado, o período assistiu a consolidação do Império Britânico, Russo e Japonês, além da ampliação do domínio colonial francês no sudeste asiático. Desta forma, numa esperança de vencer os males e o trauma causados pela Revolução Francesa, intelectuais teorizaram sobre a evolução das sociedades e, mais que isso, sobre o *controle da evolução social*. A ciência da sociologia seria concebida neste *milieu*. Essas teorias de evolução das sociedades, embora



não fossem novas, pois no século anterior já estavam caracterizadas em Adam Smith e Johann Herder, passaram a incorporar cada vez mais o *progressismo* como uma de suas principais características.

Historiadores são unânimes em admitir que este progressismo das ciências sociais teve uma influência significativa no pensamento evolutivo. Auguste Comte, o pai da sociologia, foi um dos principais idealizadores do progressismo no entendimento das sociedades humanas no século 19, o positivismo. Comte, em sua caracterização das fases do desenvolvimento social, fez uma associação entre o estágio intelectual de uma sociedade com o seu grau geral de desenvolvimento técnico, científico e econômico. Na análise comtiana, seria possível planejar o desenvolvimento social. O adágio na bandeira brasileira, ‘ordem e progresso’, é um resquício do positivismo de Comte e mostra a extensão da importância desta filosofia. Nas Ilhas Britânicas, o positivismo seria transfigurado no *evolucionismo social* de Herbert Spencer e Harriet Martineau. Spencer foi um filósofo de grande popularidade e que teria uma importância considerável na popularização da evolução biológica após 1859. Foi ele quem cunhou a frase “sobrevivência do mais apto” e também foi um dos primeiros proponentes do que seria denominado de darwinismo social, ou seja, a noção de que as sociedades humanas evoluíram e devem continuar evoluindo numa lógica darwinista, onde o mais forte deve prevalecer. O evolucionismo biológico e social de Spencer foi caracteristicamente progressista e, dado que ele, junto a Thomas Huxley, foram os principais divulgadores da evolução biológica para o público leigo, muitos acabaram considerando incorretamente o darwinismo como uma teoria geral do progresso.

A morfologia idealista

Na primeira metade do século 19, muitos morfologistas desenvolviam linhas de pesquisa que objetivavam o estudo da *unidade da forma*. Este é um termo amplo utilizado para caracterizar padrões variados encontrados na análise morfológica comparativa. Por exemplo, Goethe conjecturou que os diversos órgãos vegetais eram modificações da folha que, portanto, consistiria na unidade da forma das plantas. E. Geoffroy St. Hilaire, por outro lado, considerava que os quatro *embranchements* de Cuvier (Radiata, Articulata, Mollusca e Vertebrata) não poderiam ser considerados quatro unidades de forma independentes que destituiriam a grande cadeia dos seres. Geoffroy considerava que Articulata e Vertebrata seriam associados por uma torção no desenvolvimento embrionário e, assim, o gap entre os dois *embranchements* seria desfeito. Nas primeiras décadas deste século, Cuvier e Geoffroy travariam uma disputa intelectual considerável que, fundamentalmente, discorria sobre a



possibilidade ou não da evolução biológica, pois a teoria de Lamarck ainda incorporava elementos do princípio linear da continuidade presente na escala natural. Geoffroy foi o mais importante naturalista francês que aceitou explicitamente a teoria exposta na *Filosofia Zoológica* de Lamarck de 1809.

Na Alemanha, a morfologista idealista teria seu desenvolvimento mais relevante. As primeiras décadas dos anos de 1800 foram o período de consolidação da linha de pesquisa que seria denominada de *Naturphilosophie*. Seguindo a tradição de Goethe do entendimento da unidade da forma, biólogos germânicos se dedicaram intensamente ao estudo da formação do embrião e conjecturaram leis gerais sobre o desenvolvimento da forma. Neste contexto, Carl F. Kielmeyer foi um dos primeiros proponentes do que posteriormente seria denominado de *teoria da recapitulação*, um conjunto amplo de ideias sobre, inicialmente, padrões de desenvolvimento e, posteriormente, sobre a evolução de novas espécies. Kielmeyer sugeriu que existiria um *paralelismo* entre organização da complexidade biológica e o desenvolvimento embrionário animal. Assim, seres mais simples teriam um desenvolvimento mais curto. *Existiria uma associação direta entre a embriologia e a escala natural*. Posteriormente, Johann Meckel e Étienne Serres ampliariam esta ideia geral e consolidariam efetivamente a teoria da recapitulação a partir do estudo de deformidades embrionárias que, em teoria, fariam que o organismo deformado se assemelhasse a uma forma de vida inferior. Na França, Geoffroy St. Hilaire seria um dos promotores destes novos conceitos e incorporaria a influência do ambientes nestas modificações embriológicas fazendo, portanto, uma ponte com o lamarckismo.

Paralelamente, alguns morfologistas germânicos também se dedicaram ao entendimento do padrão interno do desenvolvimento animal. Lorenz Oken, estudando a estrutura das vértebras sugeriu que os ossos cranianos consistiam de vértebras modificadas ao longo do desenvolvimento embrionário. Neste sentido, Oken foi um dos primeiros pesquisadores a reconhecer a chamada *homologia serial* resultante da metamerização do corpo. Portanto, os morfologistas germânicos neste momento estavam preocupados não apenas em compreender as bases embriológicas da diversidade (particularmente da organização expressa na escala natural), mas também em entender os princípios gerais do plano de corpo dos animais, o *Bauplan*. A embriologia idealista germânica associada às ideias transformacionistas de Lamarck e Geoffroy influenciaram consideravelmente alguns biólogos britânicos como Robert Grant, professor de Darwin em Edimburgo, e Richard Owen, um dos principais nomes da ciência inglesa no século 19.



Ao final desta primeira metade de século, o maior nome associado à escola germânica de morfologia foi o embriologista Karl E. von Baer. Ao contrário de Meckel e Kiehmeyer, von Baer questionou a teoria a recapitulação estrita das formas ao longo do desenvolvimento embrionário. Ao invés de propor que formas adultas de espécies inferiores seriam observadas no embrião, von Baer estabeleceu o princípio geral de que o desenvolvimento embrionário era um processo de progressiva especialização, de formas gerais para formas especializadas. A diferenciação morfológica do embrião seria, portanto, um processo de especialização. Além disso, essas formas gerais seriam definidas justamente pelas características presentes em todos os organismos de um grupo. Assim, por exemplo, vértebras surgiriam num embrião de ave antes do desenvolvimento das asas, pois as asas são características específicas das aves quando comparadas aos vertebrados.

Os princípios de von Baer, assim como a tradição da morfologia idealista, teriam influência significativa nas linhas de pesquisa de Richard Owen, um dos maiores nomes da biologia britânica. Owen é historicamente lembrado por ter cunhado o termo homologia e por ter sido um oponente intelectual de Charles Darwin ao não aceitar a evolução das espécies. Entretanto, revisões historiográficas mostram que esta avaliação é uma caricatura da realidade. O filósofo Ron Amundson caracteriza Owen como o último grande representante da tradição da morfologia idealista. Sua formação ocorreu no auge das disputas no Museu de Paris travadas entre Geoffroy e Cuvier e no clímax da *Naturphilosophie*. De certa forma, o trabalho de Owen sintetiza todo o desenvolvimento da morfologia na primeira metade do século 19. Assim como os morfologistas idealistas, o conceito de unidade da forma também permeava suas teorias. Em *Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (1848), Owen objetiva estabelecer qual seria o plano de corpo fundamental dos vertebrados, que ele denominou de arquétipo. Este arquétipo poderia ser relacionado tanto à forma geral não especializada dos vertebrados, segundo a interpretação embrionária de Von Baer, à unidade da forma dos filósofos naturais germânicos ou mesmo às subunidades de homologia serial reconhecidas por Oken. De fato, Owen recorrentemente reconhece a importância da hipótese de Oken sobre os ossos do crânio serem vértebras modificadas.

A síntese da morfologia idealista da primeira metade do século realizada por Richard Owen foi consideravelmente influente e seus trabalhos seriam recorrentemente referenciados por evolucionistas ao longo do século 19, notavelmente Darwin no *Origem das Espécies*. De certa forma, Owen forneceu toda base intelectual para uma morfologia evolutiva em que o arquétipo seria *temporalizado*. Assim, a unidade da forma passaria a representar uma provável morfologia do ancestral.



A Filosofia Zoológica de Lamarck

A publicação da *Philosophie Zoologique* de Lamarck em 1809 foi o resultado de investigações que se iniciaram aproximadamente em 1796, quando Lamarck lecionou um curso aberto à comunidade sobre zoologia de invertebrados no Museu de História Natural de Paris. Assim como Richard Owen foi um cientista de central na síntese da morfologia idealista, pode-se dizer que Jean Baptiste Lamarck também atuara como uma mente unificadora da biologia francesa do final do século 18. A teoria evolutiva de Lamarck é uma tentativa de explicar algumas observações, feitas basicamente por pesquisadores franceses, sobre (i) a distribuição temporal do registro fóssil; (ii) a aparente escala linear de complexidade existente na natureza e, principalmente, (iii) a influência externalista na forma – as adaptações. Neste sentido, Lamarck parece ter sido um investigador não diretamente influenciado pela morfologia idealista germânica. A preocupação com a explicação da influência externalista, ambiental, na forma, o põe como um herdeiro direto da tradição de Georges Cuvier. Outra evidência da influência de Cuvier em Lamarck foi sua preocupação em incorporar na sua teoria evolutiva o padrão estratigráfico do registro fóssil. Não obstante, curiosamente Cuvier seria um dos maiores críticos de Lamarck e um dos principais articuladores do isolamento científico e consequente esquecimento que ele sofreria desde a publicação de seu livro até sua morte em 1829. Nos últimos anos de vida de Jean Baptiste Lamarck ele se encontrava cego e falido, sendo apenas uma sombra moribunda do grande naturalista que foi. Seus livros e anotações tiveram que ser vendidos para financiar seu enterro. Mas como a corte da história é suprema, Lamarck seria profundamente influente não apenas na biologia francesa, notoriamente através de E. Geoffroy St. Hilaire, mas em todo o pensamento biológico do final do século 19 até meados do século 20. Recentemente, seu nome voltou a ser celebrado com a constatação da ubiquidade da herança epigenética.

Tradicionalmente, historiadores definem que a Filosofia Zoológica possui duas grandes linhas de argumentação denominadas de *Le pouvoir de la vie* e *L'influence des circonstances*. A primeira argumentação é feita para explicar os pontos (i) e (ii) do parágrafo anterior, enquanto que a última é uma explicação do ponto (iii). O poder da vida, segundo Lamarck, seria um princípio, que poderia ser uma força, no mesmo estilo da força newtoniana da gravidade, responsável pela transformação de matéria não-viva em matéria viva. Esta transformação ocorreria *recorrentemente* nos mares, ou seja, eventos de geração espontânea seriam frequentes, desde a formação dos mares até o presente momento. Após a formação destes seres simples, uma sequencias de transformações ocorreriam ao longo do tempo geológico. Esta sequencia de transformações seria responsável pelo aumento da



complexidade deste ser simples, até alcançar a forma humana. Desta forma, Lamarck ofereceu uma explicação para um óbvio problema imposto pela temporalização da escala natural: se a grande cadeia dos seres é uma série de transformações no tempo, por que organismos simples ainda são contemporâneos dos mais complexos. Se os mais complexos evoluíram destes, eles deveriam deixar de existir. Para Lamarck isso seria verdade caso os eventos de geração espontânea nos mares não fossem recorrentes. Como são, organismos mais simples são resultado de uma linha de transformação mais recente que os mais complexos. Assim sendo, a linha de transformação da linhagem humana seria a mais antiga. Essa teoria também seria útil para explicar a distribuição estratigráfica da diversidade fóssil, pois também existe uma escala de complexidade relativa nestes estratos e, mais que isso, os seres mais complexos são justamente os mais recentes. A extinção é evidentemente uma possibilidade na teoria de Lamarck. Ela simplesmente significa a interrupção de uma dessas linhas de transformação.

Apesar de engenhosa, a teoria de Lamarck apresentava, evidentemente, vários problemas. Inicialmente, era óbvio que não existia uma explicação sobre a natureza e a forma de atuação desta força transformadora. Além disso, é claro que o processo é finalista e fechado no futuro, pois todas as linhas de transformação resultariam no homem. Como poderia uma força natural não dotada de uma inteligência superior ser capaz de moldar a diversidade com a finalidade de chegar até a forma humana? Também não há na teoria evolutiva de Lamarck qualquer menção à espécie como unidade do processo evolutivo. Essas foram algumas das críticas feitas à Lamarck durante o século 19 por diversos pesquisadores, inclusive Darwin.

Entretanto não foi o argumento do poder da vida o responsável pela longa vida do lamarckismo. Foi, certamente, o argumento da influência das circunstâncias. Lamarck percebeu que a temporalização da escala natural não poderia ser uma explicação para a íntima associação entre forma e função encontrada nos seres vivos. Associação esta que havia sido extensivamente estudada por Cuvier e, utilizada pelo mesmo como uma ferramenta para inferência paleontológica. Além disso, Lamarck foi talvez o primeiro biólogo do século 19 a reconhecer explicitamente a adaptação como um problema biológico genuíno. Ao contrário da tradição materialista iluminista francesa, que considerava a possibilidade da forma ser resultante simplesmente do encontro casual de partículas corpóreas, Lamarck percebeu que não era possível que interações randômicas fossem suficientes para explicar as adaptações. Assumir isso seria dar espaço na biologia para uma crítica oriunda de teologia natural, que usava o desenho dos organismos como uma evidência de seu projeto por uma inteligência



sobrenatural. Portanto, ao aceitara existência deste problema, *Lamarck deu o primeiro passo para destituir o argumento central da teologia natural.*

L'influence des circonstances seria posteriormente denominado vulgarmente como a “lei do uso e desuso” e também de herança dos caracteres adquiridos. Em síntese, para explicar o aperfeiçoamento funcional dos organismos, Lamarck admitiu que a matéria viva poderia interagir com o ambiente de forma hereditária. Através de algum processo desconhecido pelo mesmo, o ambiente atuaria *de forma direcionada* no material hereditário o modificando *para* uma melhor adequação funcional. Novamente, é detectável um componente teleológico forte na teoria lamarckista. O processo de aperfeiçoamento funcional ocorreria de forma auxiliar à sequência de transformação linear da grande cadeia dos seres, guiada pelo poder da vida. Desta forma, a evolução dentro da escala da natureza seriam fundamentalmente associadas à transformações da unidade da forma, enquanto que o processo auxiliar, a influência ambiental, seria responsável pela adequação funcional. Lamarck, portanto, embora primariamente um funcionalista, incorporaria – de forma implícita – o conceito da unidade da forma, fundamental na morfologista idealista do início do século. Não é exagero, portanto, considerar que Lamarck propôs uma teoria consideravelmente unificadora.

Conforme dito, apesar das críticas, o lamarckismo foi bastante influente. Na primeira metade do século 19, nas Ilhas Britânicas, o lamarckismo seria defendido principalmente por jovens anatomistas, originários da classe média, que adotaram as ideias científicas francesas como forma de crítica ao establishment acadêmico britânico, ainda dominado por pesquisadores associados às grandes famílias da realeza. A associação do lamarckismo e, conseqüentemente, o evolucionismo, com o ideário revolucionário era tão intensa na Grã-Bretanha que Robert Chambers, um editor de livros escocês entusiasta do evolucionismo, publicou sua famosa obra *Vestiges of the Natural History of Creation* (1844) de forma anônima. Essa relação entre o evolucionismo e a *malaise* causada pela Revolução Francesa possivelmente atrasou o desenvolvimento da biologia evolutiva nas Ilhas Britânicas. No início deste século, a biologia britânica era essencialmente marcada pela teologia natural.

Teologia natural no século 19

Em 1802, o clérigo inglês William Paley publicou seu *Natural Theology or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity*, onde há uma longa exposição do argumento do desenho dos seres vivos ser uma evidência da existência de um projetista sobrenatural. Na abertura de seu livro, Paley apresenta a famosa história do relojoeiro em que um homem, caminhado por um campo, se



depara com um relógio. Mesmo sem nunca ter visto uma máquina semelhante, os detalhes existentes na máquina assim como a interdependência entre suas diversas partes seria uma evidência contundente de que aquela máquina foi projetada e não criada pela ação despropositada de leis naturais. De forma análoga, os organismos são sistemas interdependentes de subunidades intrincadas, que não poderiam ter sido surgido sem propósito. A *Teologia Natural* de Paley foi um livro muito popular entre acadêmicos britânicos no início do século 19. Em sua autobiografia, Darwin explicitamente diz que esta obra o marcou profundamente quando jovem e foi um dos seus principais livros de referência durante seu bacharelado na Christ's College de Cambridge.

Evidentemente, a teologia natural não oferecia uma resposta científica para o problema da adaptação. De fato, o problema em si sequer existia, já que ele seria uma evidência sobre o projeto de um ser inteligente sobrenatural. É importante lembrar entretanto que, ao contrário da Europa continental, a teologia natural estava em grande parte incorporada na academia britânica. Ou seja, nas primeiras décadas do século 19, *este era o discurso acadêmico oficial*. Assim, é fácil compreender a resistência da academia britânica às teorias evolutivas germânicas e, particularmente, francesas. Por volta de meados do século, a influência da teologia natural reduzira significativamente e cientistas britânicos como Richard Owen e Charles Lyell já consideravam abertamente um processo histórico não-bíblico para explicar a diversidade dos seres vivos.

Lyell e a consolidação do uniformitarismo

Charles Lyell nasceu na Escócia em 1797 e iniciou sua carreira como bacharel em direito antes de conseguir o cargo de professor de geologia na King's College de Londres nos anos de 1830. Sua principal obra, *Principles of Geology*, em três volumes (1830, 1832, 1833) é considerado hoje o maior clássico desta disciplina. Nele, Lyell fez uma exposição detalhada, além de uma defesa definitiva, do método do uniformitarismo de James Hutton. Com aplicações diversas do método do uniformitarismo em exemplos como a formação de vulcões e estratigrafia, ele exerceria enorme influência no jovem Charles Darwin, que leu com voracidade os volumes da obra de Lyell enquanto viajava no *HMS Beagle*.

O uniformitarismo de Lyell implicava, além da utilização de uma metodologia de pesquisa formal para as ciências históricas, na consolidação do tempo profundo em ciências naturais históricas. Lyell estabeleceu os nomes de diversos períodos e eras geológicas ainda usados na escala de tempo geológica oficial, como o Mioceno, Eoceno, Paleozóico e Mesozóico. Antes da metade do século 19,



a escala de tempo geológica já era muito similar à contemporânea. Desta maneira, os cientistas do início deste século já tinham abandonado a noção de que o homem era tão antigo quanto o planeta Terra.

O desenvolvimento intelectual de Darwin e a publicação do *Origem*

Não foi uma surpresa que Charles Darwin se dedicasse ao estudo da história natural na vida adulta. Segundo sua autobiografia, desde criança, Darwin possuía uma paixão por todas as coisas naturais. Era um colecionador ávido, característica praticamente universal daqueles interessados nesta disciplina e cresceu num ambiente intelectualmente estimulante, numa família de tradições claramente liberais. Ao final da adolescência, ele foi enviado à Edimburgo para iniciar seus estudos médicos, entretanto o jovem Darwin não mostraria vocação alguma para a prática médica. Enquanto em Edimburgo, se tornou pupilo de Robert Grant, um anatomista que foi um dos primeiros divulgadores do lamarckismo nas Ilhas Britânicas. Talvez por ser um evolucionista e por ter intensão de investigar as hipóteses de Lamarck sobre o poder da vida, Grant se interessava zoologia de invertebrados marinhos. Curiosamente, Darwin também se dedicaria à zoologia de invertebrados ao retornar da viagem ao *HMS Beagle*, embora nunca mais voltasse a se relacionar com seu primeiro professor. Darwin afirmou que após presenciar uma cirurgia de amputação em um menino, soube definitivamente que não conseguiria dar sequencia aos estudos de médicos. Retornou então à casa dos pais, que ficaram progressivamente preocupados com o futuro do filho, seu irmão mais velho estava prestes a finalizar a formação em medicina, a mesma profissão de Robert Darwin. Como o rapaz se mostrava muito interessado pela natureza e por não existir ainda no Reino Unido nenhum curso formal de história natural nesta época, a família decidiu que Charles daria um bom pastor da igreja anglicana. Assim, ele poderia viver no campo, se dedicar à história natural e ter uma vida respeitável e honrada. Foi então matriculado na Christ's College da Universidade de Cambridge para completar o bacharelado em artes, onde obteria uma formação humanística completa e o prepararia para uma vida pacata numa vila idílica qualquer no interior da Grã-bretanha.

Em Cambridge, Darwin, para variar, continuou a nutrir seus interesses por história natural e estudava as disciplinas de humanidades apenas para cumprir os requisitos mínimos de aprovação. Tornou-se um pupilo inseparável do botânico John Henslow, a ponto de ser chamado de “o homem que caminha com Henslow”. Henslow apresentou Darwin a um círculo de pesquisadores naturalistas com interesse comum em teologia natural. Nesta época, Darwin ficou bastante impressionado com o argumento do



desenho inteligente exposto na *Teologia Natural* de Paley e, de fato, escolheu um livro deste mesmo autor, *Evidências da Cristianismo*, para sua defesa final de tese, no qual ficou muito bem classificado. Embora fosse primariamente interessado em zoologia, Darwin estudava geologia de maneira cada vez mais intensa. Era uma influência óbvia do professor Adam Sedgwick, o geólogo que convidou o recém formado Darwin para uma expedição geológica ao País de Gales. Ao retornar desta expedição, por volta de julho de 1831, Darwin lia uma correspondência que mudaria não apenas a sua vida, mas também as ciências biológicas e todo o pensamento humano.

A carta que recebeu fora escrita pelo Prof. Henslow e continha um convite para participar de uma expedição ao redor do mundo, a bordo do *HMS Beagle*, um brigue da Marinha Real Britânica que faria sua segunda viagem exploratória de circum-navegação. A viagem seria comandada pelo Capitão Robert FitzRoy, um jovem com aproximadamente 25 anos, que havia comandado com sucesso o retorno do *Beagle* à Inglaterra após o terrível suicídio de seu primeiro capitão, Pringle Stokes, na primeira viagem do brigue à América do Sul. Nesta primeira viagem, em 1828, enquanto o navio realizava trabalhos na desolada Terra do Fogo, Stokes caiu em depressão e tentou tirar sua própria vida com um tiro. A tentativa não foi de imediato bem sucedida, mas ele morreria alguns dias depois. Devido ao acontecimento trágico, FitzRoy temia que ele próprio poderia enlouquecer devido ao significativo isolamento. Pelas regras da Marinha Britânica na época, o capitão do navio não poderia manter relações de amizade com seus subordinados. FitzRoy solicitou portanto a companhia de algum cavalheiro, com nível de educação equivalente ao seu, para acompanhá-lo durante as refeições e na hora do chá. O candidato deveria se auto financiar e poderia realizar coletas e experimentos científicos por conta própria, sem necessidade de enviar os espécimes coletados para as instituições repositórias oficiais, ou seja, o material coletado seria de sua propriedade. O convite foi feito inicialmente à Henslow, que ficou bastante tentado a aceitá-lo, mas este temia que sua esposa, com filhos pequenos, não suportaria sua ausência por tantos anos. O candidato ideal deveria ser solteiro. Henslow logo pensou no seu companheiro de caminhadas em Cambridge – Darwin.

O convite era simplesmente irrecusável e Charles, sem condições de se auto sustentar, precisava obviamente do apoio financeiro de sua família. O velho Robert Darwin foi contrário em princípio, mas acabou aceitando após a mediação de seu cunhado, Josiah Wedgwood. Em setembro de 1831, Darwin comunicou formalmente que aceitaria o convite. O *HMS Beagle* zarparia de Plymouth no final deste mesmo ano e ele tinha pouquíssimo tempo para organizar sua viagem. A decisão não foi fácil para Darwin, pois ele estava enamorado da jovem Fanny Owen, que admirava em Darwin justamente sua paixão por história natural e o acompanhava amorosamente em todas as suas incursões



para coletar coleópteros. Entretanto a história natural falou mais alto neste momento e Darwin fez o possível para finalizar a organização de sua longa viagem em tempo. Ele tinha apenas poucos dias e então pediu auxílio de especialistas da Zoological Society of London e do British Museum sobre o armazenamento e conservação dos espécimes coletados. Comprou duas pistolas e um rifle, afinal, estava prestes a desbravar territórios desconhecidos. No final de setembro de 1831 fez sua última visita aos familiares antes da partida. No final de novembro, o brigue já se encontrava no ancoradouro, pronto para zarpar.

Entretanto, por questões técnicas e meteorológicas, a partida somente aconteceria em 27 de dezembro de 1831. Durante este tempo, Darwin finalizava a preparação de todo seu material científico no pequeno aposento que possuía no navio. Também iniciou a leitura do livro que o impressionaria deveras, o primeiro volume dos *Princípios de Geologia* de Lyell, que acabara de ser contratado como professor de geologia do King's College de Londres. O livro foi um presente de FitzRoy e Darwin reconheceu imediatamente a superioridade científica da abordagem uniformitarista de Lyell.

Os primeiros dias da viagem no *HMS Beagle* não foram fáceis. Darwin tinha severas crises de enjoo em alto mar e, apenas dez dias após deixar Plymouth, ele recebera a notícia de que Fanny Owen havia ficado noiva de um outro homem. Mas o tempo cura todos os males e, nos mares, seu efeito é possivelmente mais acelerado. Já nas ilhas Canárias, Darwin avidamente registrou uma série de anotações sobre as formações geológicas deste arquipélago vulcânico. A travessia do Atlântico durou cerca de um mês e no final de fevereiro de 1832 eles aportaram em Salvador. Já nesta primeira fase da viagem, o cirurgião do navio, Robert McCormick, mostrava insatisfação crescente com o fato de Darwin ter privilégios na coleta de espécimes zoológicas e botânicas. Nos navios exploratórios da Marinha Real, o cirurgião no navio era oficialmente o naturalista responsável. A presença de Darwin apresentava um óbvio conflito às suas aspirações científicas. Para piorar, a relação entre FitzRoy e Darwin era ótima e o próprio capitão o deu a alcunha de “o filósofo a bordo”. Era uma afronta que McCormick não aceitaria. Em abril, o Beagle chegaria ao Rio de Janeiro e McCormick romperia definitivamente com FitzRoy, abandonando a missão e retornando à Inglaterra. O cirurgião assistente, um jovem sem grandes pretensões científicas, assumiria os deveres médicos dos marinheiros. Darwin era agora não apenas o filósofo, mas o naturalista oficial do navio.

O jovem Darwin ficou na região fluminense por aproximadamente três meses, pois FitzRoy resolveu retornar à Salvador para conferir algumas das medições tomadas anteriormente. No início de julho, o navio zarpou para Montevideo. Durante aproximadamente dois anos, o Beagle fez medições de em



toda a costa leste do sul da América do Sul e Darwin teve um tempo considerável para explorar esta região. Foi nesta fase que ele descobriu diversos fósseis de mamíferos que seriam posteriormente analisados no British Museum por Richard Owen. Logo de início, Darwin notou que a diversidade dos fósseis que ele encontrava tinha alguma relação com a fauna vivente da América do Sul, ao contrário de sugestões prévias. De alguma maneira, portanto, as distribuições geográfica e temporal dos fósseis não era randômica. O *HMS Beagle* dobrou o estreito de Magalhães em junho de 1834. Após mapear a costa chilena e peruana por cerca de um ano, o navio chegou às Ilhas Galápagos em setembro de 1835. Neste arquipélago, Darwin foi exposto a influência do espaço, incluindo variações de ambiente, na diversidade biológica. Como era um geólogo competente, ele sabia que essas ilhas tinham origem vulcânica, da mesma forma que as Canárias. Entretanto, apesar da semelhança na composição geológica, era habitada por organismos completamente diferentes. Qual era a sentido de um criador inteligente povoar ilhas tão semelhantes com organismos tão diferentes? Mais que isso, a composição da biota das ilhas se assemelhava aquela que havia registrado na costa oeste da América do Sul. As idiosincrasias da biota em cada uma das ilhas era tão marcante que os nativos conseguiam identificar de qual das diversas ilhotas cada casco de tartaruga era originário. Coletou diversos indivíduos de pássaros do gênero *Mimus*, os famosos tentilhões, e percebeu as diferenças existentes entre os animais embora não tivesse tido o cuidado de registrar de qual das ilhas cada espécime havia sido coletada.

Cerca de um mês depois, em outubro de 1835, o *HMS Beagle* tomou a rota do Oceano Pacífico para chegar ao Taiti. Os quase quatro anos de exploração da América do Sul tinham como objetivo obter mapas mais acurados de sua costa e descobrir uma possível rota mais curta para à Oceania, tanto por terra ou por mar. A Grã-Bretanha possuía uma quantidade crescente de investimentos nesta região e, principalmente, na Índia, Sri-Lanka e Bangladesh. No final do século 18, o famoso Capitão Cook havia, sem sucesso, encurtar a rota até esta região pelo norte da América do Norte. O sul da América do Sul era a última tentativa frustrada dos ingleses. FitzRoy e sua equipe não encontraram um atalho pelo cone sul e a passagem pelo estreito de Magalhães ainda seria necessária. O último ano da viagem do Beagle consistiu de viagem pelas ilhas paradisíacas da Polinésia e por encargos burocráticos na Austrália e na África do Sul, regiões com ampla população de origem britânica e sede de diversos negócios do Império Britânico em expansão. Na África do Sul, Darwin conheceu John Herschel, o famoso astrônomo e filósofo da ciência que zombaria futuramente da proposição de que a seleção natural poderia originar ordem na natureza a denominado de “the law of the higgledy-piggledy”. Entretanto, neste momento, o jovem Darwin teve uma ótima impressão sobre Herschel e fez



anotações entusiasmadas em seu diário sobre como ambos estavam impressionados com a argumentação científica dos *Princípios de Geologia* de Lyell.

O *HMS Beagle* aportou em Falmouth, na Cornuália, no extremo sudeste da Inglaterra, em outubro de 1836 e Charles Darwin, cinco anos mais velho e infinitamente mais experiente, retornou à casa de sua família em 4 de outubro de 1836. Darwin, ainda com 27 anos, tinha energia inesgotável para se dedicar à quantidade enorme de trabalho acumulada durante os cinco anos de coleta no *Beagle*. Iniciou seus trabalhos quase que imediatamente. Era muito mais prático que seu trabalho fosse desenvolvido em Londres, o centro intelectual em que lecionava Charles Lyell e onde um grupo de novos cientistas ambiciosos faziam sua carreira, como Richard Owen e Joseph Hooker. Darwin verificou o andamento dos trabalhos que estavam sendo feitos em seu material botânico por Henslow e também com sua coleção ornitológica, que estava sendo descrita por John Gould. Cedeu seus fósseis para o British Museum, onde o agora famoso Richard Owen descreveu e estudou fauna peculiar dos mamíferos extintos da América do Sul. A quantidade de trabalho era intensa e Darwin tornou-se um grande amigo de seu herói intelectual, Lyell. Já estava intimamente envolvido e associado aos grupos intelectuais de Londres, inclusive os não estritamente científicos, onde as discussões filosóficas e políticas eram intensas. Em grande parte, isso era uma influência de seu irmão mais velho Erasmo, que também morava em Londres e estava fascinado com as discussões sobre as consequências políticas malthusianas da nova *Poor Laws*. Erasmo não se cansava de exaltar as qualidades intelectuais da jovem socióloga feminista Harriett Martineau. Curiosamente, apesar de também se encontrar em Londres nessa época, Darwin não mais falava com seu antigo tutor de invertebrados marinhos de Edimburgo, Robert Grant.

Embora Londres fosse um centro intelectual pulsante, Darwin era, antes de qualquer coisa um pensador solitário. E os cinco anos de viagem no *Beagle* o convencera da insuficiência não apenas da narrativa mitológica das escrituras, mas de teorias evolutivas existentes na época. Ele sabia que ainda não existia uma solução crível para o “mistério dos mistérios”, a origem das espécies. Já no ano de 1837, começou a realizar anotações sobre o processo de transmutação em seu caderno, denominado de “B”. A ideia da evolução ramificada, consagrada pela famosa figura *I think*, na página 36 do caderno, ocorreu no segundo semestre deste mesmo ano. No ano seguinte, por volta do final de setembro de 1838, o conceito de seleção natural surgiu enquanto lia *An Essay on the Principle of Population* de Malthus. Ele finalmente possuía uma teoria no qual trabalhar. Mas o excesso de trabalho em Londres começou a afetar a saúde de Darwin, ele acumulava tarefas administrativas em sociedades científicas, pois sua fama como naturalista era crescente. De certa forma, sentia que



precisava de uma vida mais simples, que o permitisse refletir profundamente sobre suas novas ideias sobre a transmutação das espécies. Ao se aproximar dos 30 anos, começou a considerar o casamento. Após uma visita à uma das casas de campo da família de sua mãe, Darwin havia se interessado por sua prima Emma, que tinha aproximadamente a sua idade. Era uma mulher extremamente dedicada e religiosa. A relação entre os dois ficou progressivamente mais íntima e Darwin contou sobre suas ideias científicas. Para sua surpresa, apesar de muito religiosa, Emma o apoiou, embora temesse que não fossem se encontrar no paraíso após a morte.

É famosa a tabela que preparou para ponderar analiticamente sobre se deveria ou não se casar. Preparou uma tabela onde anotou os pontos negativos e positivos do casamento. Entre os positivos, estava ter uma companhia na velhice (“melhor que um cachorro”, em suas próprias palavras) e, entre os negativos, ter menos dinheiro para comprar livros. Possuía, sem dúvida, uma mente meticulosa. No final, decidiu-se por casar e pediu a mão de Emma. Em janeiro de 1839, se casaram numa casa de campo e foram morar em Londres, em Gower Street, onde hoje se encontra a University College London. Em 27 de dezembro deste mesmo ano, no exato dia em que o Beagle deixou Plymouth oito anos antes, o casal Darwin ganharia seu primeiro filho, William. No início de 1841, nasceria Anne Elizabeth, sua primeira e mais adorada filha. Mas a vida na cidade sugava demasiadamente a energia de Darwin e em setembro de 1842 se mudaram para a pacata Kent, no sudoeste de Londres, numa propriedade denominada de Down House.

Na Down House, Darwin passaria o resto de sua vida. Os anos de 1840 foram extremamente produtivos. A saúde de Darwin ainda não estava demasiadamente combalida e ele trabalhava intensamente não apenas em sua teoria, mas também na geologia de suas anotações e na definição das relações de homologia dos Cirripedia; Darwin, como zoológico, sempre se dedicaria ao estudo dos invertebrados marinhos, embora nunca mais mencionasse seu primeiro tutor, Robert Grant. Em 1844, já estava satisfeito o suficiente com o corpo teórico que havia desenvolvido e mencionou suas ideias a Joseph Hooker. Mal sabia Darwin que esta correspondência com Hooker seria fundamental para garantir a prioridade da autoria da teoria da seleção natural.

O ano de 1844 também foi marcado pela publicação anônima de *Vestígios da História Natural da Criação*. Neste livro, o editor escocês Robert Chambers apresentava ao público leigo, as novas teorias sobre o desenvolvimento histórico do universo, do planeta Terra e dos organismos, incluindo o homem. Chambers era um entusiasta desta nova visão da natureza, exposta nos trabalhos dos naturalistas franceses e germânicos. Considerava que era o momento de divulgá-las para o grande



publico britânico. O livro foi um sucesso de vendas e o transmutacionismo estava na ordem do dia e já fazia parte das discussões de profissionais liberais, leigos em biologia. Darwin, obviamente, inicialmente se preocupou ao saber da obra, afinal, teria alguém proposto uma teoria semelhante a sua com antecedência? Mas *Vestígios* apresentava pouco rigor científico. Chambers estabelecia diversas linhas de transformação lamarckista entre ancestrais aquáticos e organismos terrestres, sem apresentar um mecanismo claro de como essas transformações ocorriam. Darwin considerou a obra sem valor pela ausência de um discurso científico formal. Ele estava certo, entretanto, o sucesso editorial de *Vestígios* certamente atuou favoravelmente à receptividade do público leigo e até mesmo o profissional para o evolucionismo. Ao final do século 1880, *Vestígios* tinha vendido mais cópias que o próprio *Origem das Espécies*.

Embora, no geral, a década de 1840 tenha sido muito profícua para Darwin, após 1849, quando tinha cerca de 40 anos, sua condição física já não se encontrava bem. Ele possuía palpitações cardíacas, tremedeiras e enjoos constantes. Procurou tratamentos alternativos a base de hidroterapia, todos sem sucesso. Mas em 1851, sua adorada Anne contraiu escarlatina e veio a falecer aos 10 anos. Foi um golpe duro demais para Darwin. Ele a adorava. Anne tinha uma personalidade introspectiva, assim como ele próprio, e era muito carinhosa com Darwin. Após então, sua saúde se deteriorou ainda mais e sua personalidade tornou-se progressivamente taciturna e entristecida. As notícias ruins dos anos de 1850 ainda não terminariam. Em 1858, Darwin recebeu a correspondência que seria tão decisiva para o desenvolvimento das ciências biológicas como a carta de Henslow de 1831. O autor era um jovem naturalista que já havia se correspondido com Darwin há alguns anos, Alfred Russel Wallace. Na carta, Darwin encontraria uma síntese de toda a teoria que estava meticulosamente desenvolvendo desde 1838. Era o seu fim.

Os estudos de Wallace e a carta de 1858

Alfred Russel Wallace foi um naturalista com formação incomum para o seu tempo. Ele não era de uma família rica e efetivamente teve que trabalhar desde cedo para se sustentar, seu interesse por história natural sempre foi agudo. Com cerca de vinte anos, ficou impressionado quando leu o *Vestígios* de Chambers. Em 1848, com pouquíssimos recursos, ele embarcou numa viagem para a Amazônia com seu amigo, o entomólogo Henry Bates. Wallace obteve recursos para financiar sua viagem na Amazônia vendendo espécimes para colecionadores e museus na Europa. Ao retornar, Wallace perdeu boa parte do material que havia coletado num naufrágio. Em 1852, retornou à



Inglaterra. Mesmo com problemas financeiros, ele finalizou uma quantidade considerável de trabalhos que foram suficientes para que alcançasse reconhecimento científico. Desde o início da carreira, Wallace sempre mostrou uma capacidade grande de enxergar padrões da diversidade biológica no espaço. Sugeriu, por exemplo, que a diversidade de primatas da região amazônica estava intimamente associada aos diversos rios da bacia. Embora ainda tivesse uma quantidade considerável de material científico para ser descrito, ele não poderia se dar o luxo de não trabalhar. Embarcou, então, numa expedição financiada ao arquipélago malaio em 1854. Em 1855, enquanto coletava em Sarawak, Wallace publicou um importante trabalho relacionando as categorias lineanas com o espaço e o tempo. Ele, sem dúvida, já notara que a hierarquia lineana necessitava de uma *vera causa*. Durante uma crise de febre ilha de Ternate na Indonésia, também após ler o *Ensaio* de Malthus, Wallace concebeu independentemente a noção de seleção natural.

A ideia básica foi redigida numa carta, que Wallace endereçou a Darwin solicitando que fosse encaminhada para Charles Lyell, caso Darwin achasse que a ideia era interessante o suficiente. O choque que Darwin teve ao ler a correspondência de Wallace é constatado nas cartas enviadas a Lyell descrevendo o problema. Entretanto, tanto Lyell como Hooker, ambos amigos íntimos de Darwin, neste momento já sabiam abertamente de suas ideias. Mais que isso, o próprio Darwin já havia escrito um resumo de suas ideias para Hooker e outros naturalistas, como o botânico estadunidense Asa Gray. Com toda ética, Darwin sugeriu que Lyell publicasse a carta de Wallace. Mas Lyell achou injusto com Darwin e, junto com Joseph Hooker, agendaram uma comunicação conjunta na Sociedade Lineana em primeiro de julho de 1858. Neste dia, as seguintes correspondências foram lidas para o público:

1. Extracts from a MS. work on Species*, by Mr. Darwin, which was sketched in 1839, and copied in 1844 when the copy was read by Dr. Hooker and its contents afterwards communicated to Sir Charles Lyell. The first Part is devoted to "*The Variation of Organic Beings under Domestication and in their Natural State*;" and the second chapter of that Part, from which we propose to read to the Society the extracts referred to, is headed, "*On the Variation of Organic Beings in a state of Nature; on the Natural Means of Selection; on the Comparison of Domestic Races and true Species.*"

(*) This MS. work was never intended for publication, and therefore was not written with care.— C. D. 1858.

2. An abstract of a private letter addressed to Professor Asa Gray, of Boston, U.S., in October 4 1857, by Mr. Darwin, in which he repeats his views, and which shows that these remained unaltered from 1839 to 1857

3. An Essay by Mr. Wallace, entitled "*On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type.*" This was written at Ternate in February 1858, for the perusal of his friend and correspondent Mr. Darwin, and sent to him with the



expressed wish that it should be forwarded to Sir Charles Lyell, if Mr. Darwin thought it sufficiently novel and interesting. So highly did Mr. Darwin appreciate the value of the views therein set forth, that he proposed, in a letter to Sir Charles Lyell, to obtain Mr. Wallace's consent to allow the Essay to be published as soon as possible. Of this step we highly approved, provided Mr. Darwin did not withhold from the public, as he was strongly inclined to do (in favour of Mr. Wallace), the memoir which he had himself written on the same subject, and which, as before stated, one of us had perused in 1844, and the contents of which we had both of us been privy to for many years. On representing this to Mr. Darwin, he gave us permission to make what use we thought proper of his memoir, &c.; and in adopting our present course, of presenting it to the Linnean Society, we have explained to him that we are not solely considering the relative claims to priority of himself and his friend, but the interests of science generally; for we feel it to be desirable that views founded on a wide deduction from facts, and matured by years of reflection, should constitute at once a goal from which others may start, and that, while the scientific world is waiting for the appearance of Mr. Darwin's complete work, some of the leading results of his labours, as well as those of his able correspondent, should together be laid before the public.

Exegese de *A Origem das Espécies*

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 o 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 contém 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 mistletoe; 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.”

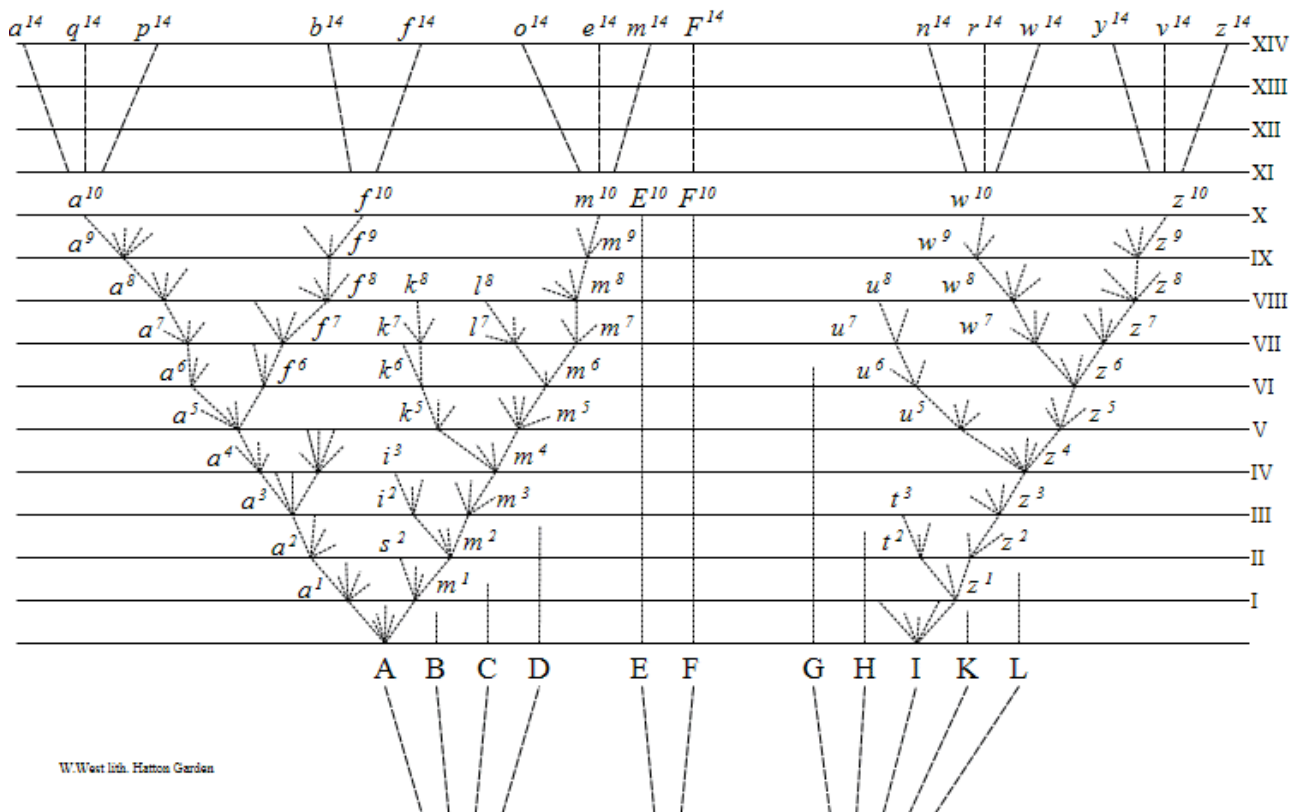
Isso possivelmente ocorreu, pois Darwin entendia que a definição da espécie dada pelo taxonomista era primariamente associada à divergência de caráter. Desta forma, processos que resultavam na uniformidade dos caracteres não poderiam ser a definição da entidade em si, mas sim um processo. Curiosamente, 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."

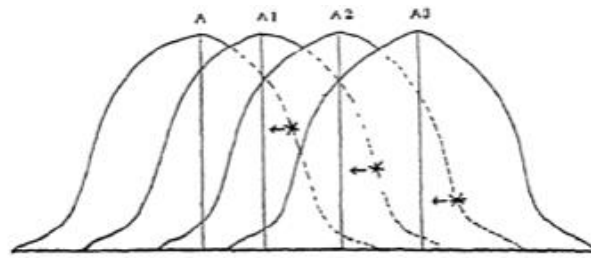
É interessante notar que uma parte significativa do capítulo 5 discute justamente a variação em estruturas que em teoria não deveriam permanecer nas espécies se toda forma fosse aperfeiçoada por seleção natural. Darwin, inclusive, utiliza argumentos prévios de Geoffroy St.Hilaire e Goethe de que a o 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 pro 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 atuam 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



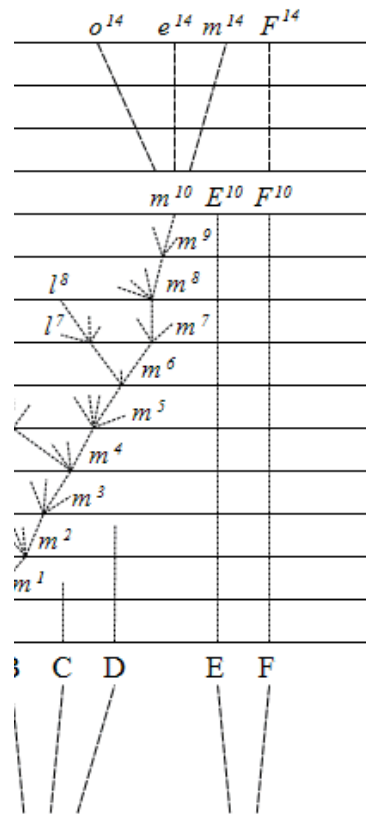
gradually disappear, one after another, first from one spot, then from another, and finally from the world."

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 reaquecimento 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 genealogicamente 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 ± 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."

Varição 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 Haeckel 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.*"

Entre o Origem das Espécies e a Síntese Moderna

Poucas ciências tiveram um desenvolvimento tão intenso ao longo do século 20 como a biologia. Os avanços nas diversas áreas das ciências biológicas influenciaram consideravelmente o pensamento evolutivo. Uma história da biologia evolutiva no século 20, portanto, será necessariamente incompleta. De forma geral, podemos classificar a história do pensamento evolutivo no século 20 em quatro períodos. O primeiro período se estende desde a redescoberta das leis de Mendel até a consolidação do *neodarwinismo* na década de 1930. O segundo período é a síntese evolutiva, que vai de 1937 até aproximadamente 1950. O terceiro período, pós-síntese, é caracterizado pela descoberta da estrutura do DNA, em 1953, e o desenvolvimento da evolução molecular e tentativas de formalização de teorias macroevolutivas. Por fim, o período moderno, após os anos da década de 1980, é marcado pelo avanço sem precedentes das técnicas de biologia molecular, notavelmente a genômica, para o estudo dos processos evolutivos e genética do desenvolvimento. Nesta última fase, os desenvolvimentos teóricos foram frequentemente posteriores ao desenvolvimento das técnicas, o que marca uma grande mudança na contextualização da disciplina.

Para fins didáticos, organizaremos as pesquisas realizadas com os seres vivos na transição do século 19 para o 20 em seis grandes linhas: (1) morfologia evolutiva, (2) embriologia, (3) paleontologia, (4) geografia da vida, (5) química da vida e (6) variação e hereditariedade. O desenvolvimento destas



grandes linhas de pesquisa, originaram tradições de pesquisa ao longo do século 20 que tiveram desenvolvimentos com graus de independência variável, pois, em diversos momentos, houve influência (recíproca ou unidirecional) entre estas tradições. Algumas vezes essa influência foi casual, enquanto em outras foi parte de projetos de unificação das ciências biológicas. Essas tradições trabalharam sobre problemas específicos e muitas vezes exclusivos. Muitos destes ainda continuam abertos no século 21. Para fins cronológicos, a morfologia evolutiva talvez seja a tradição mais antiga, embora seu delineamento independente da embriologia seja efetivamente concretizado apenas com o aparecimento da embriologia mecânica germânica (*Entwicklungsmechanik*) no final do século 19. A paleontologia definiu-se como disciplina em associação íntima com a desenvolvimento da geologia ao longo do século 19. A origem dos estudos da relação em geografia e biodiversidade está intimamente associada à expansão colonial europeia ao longo do século 18. Com o crescimento de coletas sistemáticas de plantas e animais, na transição dos séculos 18-19 já são observadas tentativas de abordar cientificamente a distribuição espacial dos seres vivos. A química dos seres vivos seria uma das disciplinas que mais impactaria não apenas o conceito de vida em si, mas a forma como as ciências biológicas seriam investigadas no século 20 e, por fim, o início da compreensão da origem da variação e sua herança definiria a base material e teórica da biologia evolutiva.

Ascensão e revolta contra a morfologia evolutiva

Desde os tempos antigos, os estudantes dos seres vivos se interessam pela forma dos organismos. Ao longo deste texto, verificamos que isso motivou uma diversidade de escolas de pensamento, até efetivamente virar um objeto determinado de investigação no desenvolvimento da morfologia idealista ao final do século 18. O entendimento da forma na primeira metade do século 19 herdou os preceitos desta escola, através da influência de pesquisadores germânicos e franceses. Um desses preceitos estava relacionado à possibilidade de ordenação hierárquica e linear da diversidade, a grande cadeia dos seres. Nas primeiras décadas do século 19 este princípio foi duramente criticado por Cuvier e, posteriormente, por Richard Owen. Entretanto, a ordenação ramificada da diversidade, através da análise da morfologia, só foi completada após a revolução darwiniana. A partir de então, o estudo da morfologia ganhou um enorme ímpeto, pois, através da análise da forma, seria possível resgatar a história do processo de ramificação gerador da biodiversidade. Esse processo seria representado pictoricamente objetivamente através de árvores de parentesco, as filogenias. Lembremos que a única figura do *Origem* é justamente uma representação deste processo de ramificação.



Neste novo entendimento da história da vida, formas ideais (arquétipos e *bauplan*) da morfologia idealista foram “temporizados”, ou seja, agora eles representariam não mais uma ideia platônica, mas a morfologia dos ancestrais das linhagens. Portanto, biólogos como Karl Gegenbaur e Ernst Haeckel defenderiam que o estudo da forma era uma disciplina genuinamente “darwiniana”, legitimando a abordagem da anatomia comparada. A morfologia idealista se transformaria na morfologia evolutiva. Ao final do século 19, a proposição de hipóteses evolutivas em árvores filogenéticas atingiu enorme popularidade. Os principais problemas filogenéticos intensivamente discutidos foram a árvore da vida, o monofiletismo de Arthropoda, a origem dos vertebrados, a invasão do ambiente terrestre por vertebrados e a origem de Aves e Mammalia. A descoberta de novos fósseis imediatamente alimentava as discussões em andamento. Neste período, o alemão Ernst Haeckel e o inglês Ray Lankester foram os biólogos de maior relevância. Muitos dos termos usados na análise de relações evolutivas foram cunhados neste período, como ‘monofilético’ e ‘homoplasia’.

A aplicação da anatomia comparada para elucidar as relações evolutivas entre os organismos foi uma das motivações para o estudo das alterações da forma ao longo do desenvolvimento embrionário. A morfologia comparada dos embriões foi utilizada para estabelecer relações filogenéticas, principalmente entre linhagens evolutivamente distantes. As técnicas experimentais para o estudo de embriões avançaram significativamente. Paralelamente, alguns pesquisadores, muitos deles com formação em embriologia, manifestaram insatisfação com uma abordagem puramente histórica na análise da forma do embrião. Encabeçados por Wilhelm Roux, um ex-estudante de Haeckel, esses pesquisadores estavam interessados em entender a mecânica do desenvolvimento do embrião (*Entwicklungsmechanik*) ao invés de, em sua concepção, especular sobre relações filogenéticas. Alguns nomes importantes para o desenvolvimento posterior da ciência da genética participaram deste movimento, como William Bateson e Thomas H. Morgan.

Apesar de atrair um número menor de praticantes e ter sua relevância relativamente diminuída com a ascensão de novas ciências como a genética e a bioquímica, no início do século 20, a morfologia evolutiva continuou a contribuir ativamente com as discussões evolutivas. No início do novo século, D’Arcy Thompson estabeleceria as bases da análise geométrica da forma, que influenciaria futuros biólogos de renome como Julian Huxley. Nos EUA, as hipóteses de Alfred Romer sobre a evolução dos vertebrados seriam muito populares, encontrando lugar nos livros didáticos até hoje. O mesmo é verdade sobre os estudos de diversos grupos de invertebrados realizado pelas zoólogas Libbie Hyman (EUA) e Sidnie Manton (Inglaterra).



O papel do embrião no pensamento evolutivo entre os séculos 19-20

O entendimento da relação entre desenvolvimento embrionário e o processo evolutivo passou por uma grande transformação na transição entre os séculos 19 e 20. Lembremos que, inicialmente, o desenvolvimento do embrião era compreendido como um fenômeno que guardaria, de alguma forma, uma “memória” do processo de evolução da biodiversidade. O termo latino *evolutio* é aplicado para descrever o ato de desenrolar de um pergaminho. A história revelada nada mais é do que o desdobramento de algo já existente. No início do século 19, a influência do idealismo alemão ainda era muito evidente no estudo do embrião, através do recapitulacionismo de Meckel e Tiedemann, onde o desenvolvimento embrionário era uma manifestação da *scala naturae*, o que representaria uma lei orgânica. Logo no início do século 19, entretanto, o idealismo da Naturphilosophie sofreu críticas de pesquisadores como Christian Pander, Ernst von Baer e Alexander Kovalevsky. Pander descreveu os folhetos embrionários dos embriões (camadas germinativas) e, posteriormente Kovalevsky defendeu que estes folhetos seriam homólogos em todos os metazoários. Von Baer, por sua vez, discordava do isomorfismo entre o desenvolvimento embrionário e a *scala naturae*, afirmando que o desenvolvimento do embrião é, de fato, um processo de especialização progressiva.

Após a revolução darwiniana, o embrião continuaria a ter um papel importante no entendimento do processo evolutivo. Nesta fase, o principal articulador seria Ernst Haeckel, embora outros pesquisadores também desenvolvessem pesquisas importantes com embriologia, como Fritz Müller e Thomas Huxley. Independentemente do pesquisador, existem algumas características gerais nas teorias do processo evolutivo propostas na fase pós-Darwin. Elas são (i) comprobatórias da evolução, (ii) buscam compreender alguns processos evolutivos através do desenvolvimento do embrião, e (iii) usam o desenvolvimento embrionário para estabelecer relações de parentesco evolutivo (filogenético). O mais prolixo desses pesquisadores foi Haeckel que chegou a afirmar que a *filogenia seria a causa da ontogenia*. Em outras palavras, o desenvolvimento do embrião seria uma representação sequencial da filogenia das espécies, de forma que seria possível observar no embrião a *forma adulta dos ancestrais*.

Nenhuma dessas linhas de pesquisa buscava desvendar as *causas mecânicas* do desenvolvimento embrionário, as suas bases físico-químicas. Assim como a morfologia evolutiva, a utilização da forma do embrião para fim de reconstrução filogenética ficou bastante especulativa. Uma nova geração de pesquisadores, educados ainda na tradição da embriologia evolutiva, buscaram novas linhas de pesquisa que, efetivamente, queriam entender *como* o embrião se desenvolve. Era o movimento da *Entwicklungsmechanik*, a mecânica do desenvolvimento, encabeçado por Wilhelm Roux, um ex-



estudante de Haeckel. Através de experimentos com embriões de anfíbios, Roux hipotetizou que a diferenciação celular ao longo do desenvolvimento embrionário seria possível pela distribuição irregular de substâncias químicas entre as células, a teoria do mosaico. Uma ideia criticada por contemporâneos como Hans Driesch, que através de experimentos com embriões de pepino do mar, questionou a teoria de Roux.

No início do século 20, o estudo do embrião já estava majoritariamente voltado para a mecânica do desenvolvimento, evidenciado o crescente reducionismo das ciências biológicas. Entretanto, para entender o desenvolvimento do embrião, era necessário considerar que os fatores determinantes genéticos (que não eram conhecidos) deveriam interagir com fatores ambientais externos. Por essa razão, os embriologistas propunham frequentemente hipóteses que envolviam alteração de células somáticas (e algumas vezes germinativas) a partir de interação com variáveis ambientais. Neste mesmo momento, a ciência da genética estava sendo consolidada com um favorecimento da chamada “herança dura”, onde o ambiente não seria significativo para entender a herança (principalmente de caracteres discretos). Assim, para muitos geneticistas que advogavam para eliminar o fantasma de Lamarck da biologia, os estudos de desenvolvimento tinham um teor perigosamente lamarckista.

Efetivamente, algumas das principais teorias sobre as bases celulares do desenvolvimento contemplavam algum tipo de modulação da ação dos genes, algo que seria posteriormente denominado de regulação da expressão gênica. Afinal, como poderia o ambiente afetar o funcionamento dos genes? Por volta de 1920, Hans Spemann na Alemanha conjecturava sobre a existência de moléculas ativadoras, enquanto o americano Ross Harrison propôs que existiriam ‘campos’ de atividade dos genes durante o processo de diferenciação celular na embriogênese. Richard Goldschmidt, que futuramente seria bastante criticado pelos arquitetos da Síntese evolutiva devido a sua proposição de processos saltacionistas para a formação de espécies, entendia que agentes enzimáticos poderiam modular a ação dos genes. Em todas as teorias, os fatores externos tinham uma grande relevância. Entretanto, defesas explícitas de processos evolutivos lamarckistas eram incomuns. Um dos casos mais famosos neste sentido foi do embriologista Paul Kammerer que defendia que as características morfológicas entre espécies próximas do sapo parteiro tinham sido causadas pela ação direta do ambiente. Tratava-se de uma ação finalista, pois o aparecimento da característica vantajosa era diretamente associado à resposta de uma necessidade ambiental. Kammerer foi acusado de fraude e, infelizmente, tirou sua própria vida em decorrência das acusações.



Por volta de 1940, já nos anos da Síntese, o papel da embriologia neste processo de unificação foi curiosamente pormenorizado. Nesta fase, o papel de Julian Huxley e Gavin de Beer foi importante. Ambos tinham formação em embriologia, embora Huxley tivesse interesses mais amplos. Eles insistiram numa rígida limitação dos fatores externos no processo evolutivo, pois esses fatores atuariam majoritariamente em células somáticas, mantendo a linhagem germinativa isolada. Desta forma, embora esses fatores tivessem uma atuação significativa no desenvolvimento embrionário, a próxima geração seria formada a partir da linhagem germinativa. Consequentemente, o desenvolvimento não seria algo diretamente relevante para entender a dinâmica evolutiva. Atuaria como uma característica fenotípica qualquer. Era um processo de *individuação*. O desenvolvimento é do indivíduo, mas é a população que evolui. Para muitos, isso significava que o embrião, cuja relevância para entender a evolução das espécies era primária, tornou-se bastante secundário na formulação teórica oriunda da Síntese.

Paleontologia na transição entre os séculos 19-20

Assim como o desenvolvimento embrionário, os fósseis tiveram posição de proeminência na articulação das ideias evolutivas do século 19. No início do século 20, com o desenvolvimento da genética e da bioquímica, realizadas majoritariamente no ambiente universitário que se tornara o principal meio de pesquisa científica, houve um considerável isolamento da comunidade paleontológica, frequentemente localizada em museus e instituições de pesquisa geológica. Esse isolamento fez que, no geral, os paleontólogos não acompanhassem as transformações que ocorriam no entendimento da hereditariedade e a origem da variação. Como consequência, eles optaram por teorias evolutivas que simplesmente não eram bem recebidas por não-paleontólogos. A situação só começaria ser destituída nos anos de 1940, principalmente pelo esforço de paleontólogos como George G. Simpson. Fazemos um breve resumo do estado da arte desta disciplina ao longo do período de transição entre séculos.

A ciência da paleontologia se desenvolveu ao longo do século 19 como um legado de Georges Cuvier, que não apenas consolidou a realidade das extinções, como também sistematizou a estratigrafia utilizando fósseis ao reconhecer a sucessão destes ao longo do tempo. Além de Cuvier, Abraham Werner e William Smith também teriam contribuições significativas para o estabelecimento dos estratos geológicos. A definição das grandes fases da história da vida na Terra também foi feita no século 19, como o Cambriano, Siluriano e Devoniano (Murchinson e Sedgewick) e o Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico (Phillips). Ainda era comum, entretanto, uma interpretação progressista dos organismos existentes nestas fases geológicas, com seres mais antigos considerados “menos



evoluídos” que seres contemporâneos. Esse progressismo era particularmente popular entre pensadores britânicos, notavelmente o filósofo Herbert Spencer que cunharia a frase “sobrevivência do mais apto” para se referir ao processo evolutivo por seleção natural.

A publicação do *Origem* em 1859 teve consequências quase que imediatas no pensamento paleontológico. Richard Owen, um dos principais biólogos britânicos, adotaria uma abordagem evolutiva (embora não darwiniana) na segunda metade do século. Sua adesão ao funcionalismo de Cuvier seria cada vez mais contrabalanceado pela possibilidade de transformação das espécies a partir dos arquétipos que descrevera. No mesmo período, Charles Lyell também rejeitaria o catastrofismo de Cuvier e Thomas Huxley faria críticas ao progressismo de Spencer ao demonstrar a persistência de “formas primitivas” contemporâneas. A procura de fósseis que representariam os elos perdidos da evolução das linhagens também foi um dos principais interesses da comunidade paleontológica nesta segunda metade de século. O *Archegosaurus*, o suposto intermediário entre peixes e tetrápodes foi encontrado em 1847, o *Archaeopteryx* em 1861 na Alemanha, e o *Homo erectus* (denominado então de homem de Java) foi achado por Eugene Dubois na Indonésia em 1891.

A pesquisa paleontológica na transição entre os séculos 19-20 também foi consolidada no Estados Unidos. A América do Norte mostrou-se bastante rica em fósseis, muitos cruciais para o entendimento da evolução de muitas linhagens. Assim como na Europa, os paleontólogos americanos também se interessaram por evolução. A primeira evolução de paleontólogos evolucionistas estadonidenses contaria com Alpheus Hyatt, ex-aluno de Lois Agassiz em Harvard, e Edward Cope, principal rival de Othniel Marsh na famosa “guerra dos ossos”. Embora Cope encontrara numericamente mais fósseis, os achados de Marsh seriam mais interessantes, como a sequência evolutiva dos equídeos e alguns importantes dinossauros (*Apatosaurus* e *Diplodocus*).

Em termos gerais, a paleontologia foi a disciplina que mais ofereceu resistência ao processo darwiniano de evolução por seleção natural. Muitos paleontólogos contribuíram significativamente para o período de eclipse da seleção natural, nos termos descritos pelo historiador Peter Bowler. Uma quantidade considerável de teorias foi proposta no período de 1860 a 1920 para contrapor à seleção natural (mas não à evolução propriamente dita). Essas teorias basicamente podem ser categorizadas em três grandes grupos: neo-lamarckismo, ortogênese e saltacionismo.

Destas, possivelmente o neo-lamarckismo foi a mais popular, principalmente na primeira geração de evolucionistas nos EUA. Nesta nova versão do lamarckismo, embora o componente finalista associado à escala natural linear tenha sido eliminado (*le pouvoir de la vie*), o ambiente, sumarizado



por fatores extrínsecos ao organismo, teria atuação primária no direcionamento da resposta evolutiva. Muitas vezes isso seria dado pela herança de caracteres adquiridos, o componente *la influence des circonstance* de Lamarck. Cope entendia que a evolução dos mamíferos evidenciava o uso de desuso de partes, enquanto Hyatt curiosamente entendi que a herança de caracteres adquiridos iria degenerar a espécie ao longo do tempo, resultando em extinção.

Uma teoria alternativa ao neo-lamarckismo de Cope e Hyatt foi sumarizada por Henry F. Osborn, o principal paleontólogo americano no início do século 20. Osborn participou ativamente da estruturação do Museu Americano de História Natural, em Nova York. Arrecadou fundos para financiar expedições ao redor do mundo para compor as diversas coleções da instituição, hoje uma das maiores do mundo. Ao contrário de Hyatt e Cope, que deram primazia aos fatores extrínsecos no estabelecimento de tendências da evolução da morfologia, Osborn entendia que essas linhas de tendência poderiam ser causadas pelo direcionamento intrínseco das novidades evolutivas. Existiria, portanto, um processo que canalizaria o aparecimento das novidades nas células germinativas. Era a ortogênese. Por exemplo, já era conhecido naquele momento que, ao longo da evolução dos equídeos, existe um aumento médio do tamanho de corpo das espécies encontradas no decorrer dos estratos geológicos. Neo-lamarckistas viam isto como evidência da herança de caracteres adquiridos para a direção de um corpo maior nos cavalos, guiada por imposições ambientais (fatores extrínsecos). Osborn, entretanto, achava que, uma vez que uma espécie maior de cavalo evoluiu, suas células germinativas apenas poderiam gerar novidades direcionadas nesta mesma direção (fatores intrínsecos), causando a tendência de aumento do corpo na evolução de Equidae.

Ambos os processos seriam, em última análise, anti-darwinianos, pois implicavam um direcionamento na origem primária da variação populacional, independente se ela é extrínseca ou intrínseca. Para complicar ainda mais a situação, o processo evolutivo majoritariamente gradual defendido por Darwin também seria alvo de críticas, agora de pesquisadores europeus. Lembremos que o próprio T. Huxley nunca foi confortável com o apego de Darwin à evolução gradual das espécies. Após a década de 1930, além de geneticistas como Richard Goldschmidt, alguns paleontólogos vocalizaram descontentamento com o gradualismo darwiniano. Destes, o mais relevante foi Otto Schindewolf. Ele foi um dos primeiros a tentar uma unificação entre genética e paleontologia. Entretanto, Schindewolf adotou um conceito de mutação genética à la de Vries, naquele momento, já tinha sido abandonado pelos próprios geneticistas. Ao entender as mutações apenas como macro-mutações, ele desenvolveu um conceito de mudança evolutiva saltacionista, similar ao que ocorrera com os próprios mutacionistas o início do século 20.



No início do período da Síntese, existia, portanto, uma grande diversidade de ideias dentro da comunidade paleontológica. A maioria, entretanto, eram opostas ao fio condutor unificador utilizado pelos arquitetos da Síntese, que consistia num desdobramento do neodarwinismo. Infelizmente, os paleontólogos raramente tinham acesso a amostras populacionais, que seriam fundamentais para a unificação das ideias de naturalistas e geneticistas durante a Síntese. Mesmo assim, por volta de 1940, uma nova geração de paleontólogos capitaneou esforços para efetivamente incorporar os novos avanços da genética na paleontologia. Destes, George G. Simpson seria o mais importante.

A geografia da vida: exploradores e padrões no espaço

A distribuição dos seres vivos no espaço sempre chamou a atenção nos interessados por biodiversidade. O fato desta distribuição não ser aleatória evidentemente aguçou a curiosidade sobre fatores que a causaram. Ao longo do século 18, duas hipóteses gerais estavam em voga para explicar este padrão espacial. Uma estava inserida dentro da narrativa abraâmica do dilúvio, em que os animais salvos pela Arca teriam se distribuído pelas regiões geográficas a partir de local pós-diluviano em que foram libertados, supostamente o monte Ararat. A segunda hipótese foi elaborada principalmente por Buffon e envolvia centros de dispersão localizados no norte do planeta. A partir destes centros de dispersão, as espécies sofreriam um processo de transformação (evolução) por degeneração ao alcançarem as regiões ao sul.

A teoria de Buffon, embora ausente das imposições religiosas da narrativa bíblica, ainda era bastante especulativa e carente de evidências empíricas. Entretanto, informações empíricas sobre a distribuição dos seres vivos começaram ser acumuladas na segunda metade do século 18. Durante a chamada “século dos exploradores” (1750-1850), diversas expedições foram financiadas pelas coroas europeias com objetivo de mapear sistematicamente o mundo. Trata-se de uma fase posterior ao período inicial de expansão marítima da Europa, onde existia um considerável amadorismo na coleta de amostras, tanto biológicas quanto geológicas. Embora o fascínio *à la* gabinete de curiosidades renascentistas ainda existisse, o surgimento de grandes instituições científicas para armazenar as amostras, assim como o aumento e pessoas dedicadas ao trabalho de coleta, fez que as coletas no século dos exploradores tivessem uma característica mais científica, possibilitando a elaboração de teorias mais respaldadas pelos dados.

Das grandes expedições, aquelas realizadas pelo capitão inglês James Cook merecem menção, pois foram acompanhadas por naturalistas que efetivamente acessaram à distribuição de animais e plantas em todo o planeta. Joseph Banks, um dos naturalistas que acompanhou Cook, coletou amostras que



possibilitaram a formação do jardim real britânico em Kew. Os Forsters (Johann e Georg) também viajaram com Cook e fizeram importantes coleções. Entretanto, o nome mais importante desta fase é o de Alexander von Humboldt. Influenciado por exploradores como os Forsters, Humboldt iniciou o estudo analítico da diversidade da vida no espaço. Em seu *Essay on the Geography of Plants* (1805), ele descreve cinturões florístico e o famoso *Physical Tableau of the Andes* cria uma forma de representar a diversidade no espaço que influenciaria todos os biogeógrafos e ecólogos a partir do século 19. Vale ressaltar que várias expedições foram realizadas neste período no Brasil Imperial. As mais importantes foram as expedições de Carl von Martius com Johann Spix (1817-1820), que efetivamente circunscreveu o território brasileiro, Augustine Saint-Hilaire (1816-1822) e Henry Bates com Alfred Russel Wallace na Amazônia em 1848.

Podemos afirmar que os botânicos foram os primeiros a realizarem análises sistemática dos padrões da biodiversidade no espaço. Além dos estudos dos Forsters, Humboldt e de Candolle, o inglês Joseph Hooker, que seria fundamental na divulgação das ideias de Darwin, foi o primeiro a sugerir que apenas a dispersão não poderia explicar a distribuição geográfica de todas as plantas. Essa é uma das primeiras formulações do conceito de vicariância. Primeiramente, a dispersão foi o fator mais comumente implicado nas hipóteses sobre as causas da distribuição geográfica. Entendia-se que variáveis climáticas e físicas, além da competição entre os organismos seriam fatores que limitariam os organismos de se dispersarem indefinidamente, resultando numa pressão malthusiana, conforme defendido por naturalistas como Andrew Murray. Os argumentos desta fase demonstram claramente um pensamento que seria depois incorporado no surgimento da ciência da ecologia.

Hoje, entendemos que três grandes princípios básicos precisam ser compreendidos para explicar a distribuição geográfica dos seres vivos: (i) a idade da Terra, (ii) o mecanismo de formação primário da diversidade (especiação) e (iii) a dinâmica das massas continentais. Ao longo do século 19, apenas os dois primeiros itens tiveram algum avanço, a compreensão da dinâmica das massas continentais seria atingida apenas no século 20.

Após os primeiros estudos com plantas, o estudo sistemático da distribuição dos animais começou a ganhar força volta do ano da publicação do *Origem*. Em 1858, Philip Sclater delimitou seis grandes províncias zoogeográficas: Paleártica, Etíope, Indiana, Australiana, Neártica e Neotropical. Em 1878, Wallace publica a principal obra da biogeografia do século 19, *The Geographical Distribution of Animals*, onde alguns importantes princípios da análise espacial da distribuição dos animais é investigado. Entre os quais, (i) a observação de que a distância geográfica não é o único determinante



na composição da fauna e da flora, (ii) dispersão a longas distâncias é possível, (iii) o registro fóssil é fundamental para compreender as distribuições contemporâneas, (iv) disjunções de categorias taxonômicas superiores são mais antigas que as de táxons mais próximos, (v) especiação pode ocorrer por isolamento geográfico, (vi) a competição é um fator relevante na análise da distribuição espacial e (vii) o estudo de ilhas é importante, pois é mais fácil de analisar e prever a distribuição de organismos insulares. Muitos entendem que o livro efetivamente criou a disciplina da biogeografia. Foi por volta desta época que Haeckel também começou a representar as filogenias mapeadas no espaço.

Na transição para o século 20, os estudiosos da distribuição animal tinham três explicações básicas para o surgimento dos padrões espaciais da biodiversidade. Primeiramente, a dispersão ainda seria a hipótese mais comum, muitas vezes evocando a existência de pontes de terra conectando áreas disjuntas conforme defendido por Robert Scharff e outros pesquisadores. Muitos entendiam que a evocação exacerbada de pontes de terra sem evidências fortes tornaria o estudo da biogeografia pouco científico. Entretanto, a alternativa mais óbvia, a vicariância por continentes afundados, era igualmente criticável, pois bastaria conjecturar um continente afundado ao invés de uma ponte de conexão. Uma das hipóteses de Joseph Hooker para explicar o padrão de distribuição de alguns grupos de plantas era a existência de um grande continente no Sul, que teria diversas áreas posteriormente submersas. Por fim, outros chegaram a cogitar que as disjunções na distribuição de grupos de organismos seriam resultado de evolução convergente. Richard Lydekker, por exemplo, sugeriu que os cavalos teriam surgido independentemente na América do Norte e na Eurásia.

Boa parte dessas discussões seria solucionada caso a dinâmica das massas continentais na Terra fossem conhecidas. Embora a observação de que a distribuição dos continentes possivelmente se modificava ao longo do tempo geológico tivesse sido feita em 1858 por Antonio Pellegrini, ela foi basicamente ignorada até a sua reformulação em 1912 por Alfred Wegner, na teoria da deriva continental. Mas a deriva continental demoraria algumas décadas até ser efetivamente explicada pela teoria da tectônica de placas, perto da década de 1970. Enquanto isso, a resolução das disputas entre dispersionistas e vicariantes quase nunca chegava a soluções convincentes para ambos. Um curioso exemplo é o do biólogo italiano, naturalizado venezuelano, León Croizat. Croizat elaborou uma estratégia analítica denominada de panbiogeografia. Nesta, a ocorrência de diversos táxons superiores seria plotada em mapas e as áreas de distribuição disjunta conectadas por linhas. Isso possibilitaria a visualização de padrões de co-ocorrência em linhas de equivalência entre os táxons. Segundo Croizat a explicação para esses padrões de co-ocorrência em táxons independentes não poderia ser dispersão,



pois organismos com biologies diferentes não poderiam dispensar em conjunto. Entretanto, Croizat não aceitou a deriva continental como explicação para suas linhas de co-ocorrência.

Nas primeiras décadas do século 20, houve um aumento no interesse em estudos de variação geográfica intra-específica. Nesta linha de pesquisa, aturam biólogos que teriam grande participação na Síntese moderna. Por exemplo, Ernst Mayr e Bernhard Rensch, ambos ornitólogos, iniciaram suas carreiras trabalhando como taxonomistas interessados em biogeografia. Ambos, entretanto, no início de suas carreiras acreditavam que a seleção natural seria ineficiente em gerar o padrão gradual de variação intra-específica que observavam, admitindo, portanto, a chamada hereditariedade fraca comum nas teorias neo-lamarckistas de início de século. Outros biólogos, como Edward Poulton, ainda aceitavam a seleção natural como a explicação principal para a variação dentro das espécies. Poulton, inclusive, foi um dos primeiros pesquisadores a propor a seleção dependente de frequência e discutir sobre a possibilidade de especiação simpátrica em borboletas.

O desafio de definir o fenômeno da vida no início do século 20

Ao longo de toda nossa breve história do pensamento sobre a biodiversidade, desde o *Peri Psyché* de Aristóteles, sempre houve o pressuposto de que os seres vivos possuíam alguma característica, seja material ou não, que os diferenciava dos objetos inanimados. O próprio Aristóteles entendia que esta diferença era devido à presença de uma psique ou alma (*anima* em latim), enquanto outros pesquisadores sugeririam outras substâncias ou forças, de um *elán* vital até a eletricidade animal de Luigi Galvani no século 18. De qualquer forma, raramente algum pensador sugeriu que a composição básica dos seres vivos era equivalente àquela encontrada nos objetos inanimados. Denomina-se, portanto, de vitalismo, a noção de que a vida é um fenômeno especial, dotada de princípios físico-químicos diferentes daqueles aplicados para entender a matéria não viva.

O desenvolvimento do entendimento da química dos seres vivos ao longo do século 19 e início do século 20 iria mudar consideravelmente a forma como o fenômeno vital era estudado e, já nas primeiras décadas do século 20, uma parcela considerável da comunidade biológica abandonaria as antigas teorias vitalistas em favor de abordagens reducionistas no estudo dos organismos. O princípio básico do reducionismo é a possibilidade de compreensão de um sistema a partir da decomposição deste em subunidades. Após a decomposição, aplica-se os princípios básicos do mecanicismo como regra para a interação entre as subunidades. Em síntese, o todo é igual ao somatório das partes. O reducionismo e o mecanicismo são ambas abordagens materialistas, pois entendem que apenas a matéria observável ou mensurável é suficiente para entender o cosmo.



Entretanto, no estudo dos seres vivos ao longo do século 20, o materialismo mecanicista e reducionista seria questionado por alguns pesquisadores. Nos organismos vivos, frequentemente a decomposição do sistema em subunidades menores não permite o entendimento das propriedades do sistema inteiro. Por exemplo, uma célula neuronal não possui uma parcela da propriedade “consciência”. A consciência é uma propriedade que emerge através da interação de todas as células do sistema nervoso. Desta forma, se a consciência fosse uma propriedade mensurável de tamanho x , com n neurônios, cada neurônio deveria ser x/n consciente para admitirmos o reducionismo completo. A interação entre as células do sistema nervoso é, portanto, não-linear. Alternativamente, biólogos perceberam que interações não lineares nos seres vivos ocorrem muitas vezes devido à organização hierárquica dos sistemas vivos. Além disto, nesta organização, existe um *feedback* entre os níveis hierárquicos, necessitando que estes diversos níveis sejam estudados sincronicamente para o entendimento pleno do sistema total. Trata-se, desta forma, de uma abordagem mais holística, o materialismo holístico.

O caminho para o reducionismo e sua posterior crítica se iniciou na primeira metade do século 19. Podemos identificar três grandes linhas de pesquisa que teriam influência na destituição do vitalismo no final do século. Inicialmente, Matthias Schleiden, Theodor Schwann e Rudolf Virchow elaboraram a chamada teoria celular, a hipótese de que a célula seria a unidade básica da vida. Essa unidade não seria apenas estrutural, mas também seria o fundamento para compreender os princípios básicos dos seres vivos. Além da teoria celular, Hermann Helmholtz, assim como von Baer em embriologia, seria extremamente crítico da filosofia organicista da *Naturphilosophie*, defendendo que os seres vivos deveriam ser estudados através de análise química e física, com quantificação das grandezas analisadas sempre que possível. O *grand finale* das transformações que a investigação do fenômeno da vida sofreria antes de 1850 foi a síntese da molécula de ureia por Friedrich Wöhler em 1828. Era a demonstração de que as substâncias presentes nos seres vivos não precisavam de uma força especial para serem produzidas.

O apelo de Helmholtz por um estudo mais físico-químico dos organismos foi bem recebido e ecoado por uma geração de estudiosos que analisaram o funcionamento dos seres vivos através de quantificação em larga escala. Experimentos do tipo “entrada e saída” foram popularizados. Justus Leibig, colaborador de Wöhler, aplicou seus conhecimentos de química para estudar a nutrição das plantas e, posteriormente fisiologia dos animais. Os experimentos de Leibig influenciaram enormemente o surgimento de áreas da química industrial, como os fertilizantes e a indústria



alimentícia. Outro grande experimentalista de meados do século 19 foi Julius Sachs, que avançou enormemente no entendimento da fisiologia e desenvolvimento vegetal.

Ao final do século, a química da vida já estava completamente casada com a fisiologia. Neste período, os limites do reducionismo clássico começaram a ser vislumbrados. Alguns pesquisadores, como Jacques Loeb, ainda defendiam que o reducionismo era plenamente suficiente para entender o funcionamento dos seres vivos, embora outros já aplicassem abordagens mais sistêmicas às suas investigações, como Ivan Pavlov e Claude Bernard. Na transição para o século 20, a descoberta das enzimas por Eduard Buchner traria claramente novos questionamentos sobre a real possibilidade de redução da biologia à física e química. Buchner observou que as enzimas, ou “fermentos” conforme denominou, funcionavam mesmo fora das células. Entretanto, com velocidade de reação mais lenta. Seria, portanto, a organização celular apenas uma forma de otimizar a ação das enzimas e nada mais? Nas primeiras décadas do século 20, alguns biólogos, como Otto Warburg, achavam que sim. Warburg, que deu grandes contribuições para o entendimento da glicólise, a primeira via bioquímica a ser desvendada, entendia que os seres vivos não tinham efetivamente nada de especial além de uma coleção de enzimas em funcionamento. Outros, como Lawrence Henderson, argumentavam que existia mecanismos de ação *top-down* nos seres vivos que não fariam sentido se compreendidos isoladamente (materialismo holístico). Henderson pesquisou mecanismos que mantêm o equilíbrio de pH no sangue. Ele verificou que a estabilização do pH só era compreendida quando mecanismos de retroalimentação entre níveis hierárquicos distintos atuavam.

Enquanto novas vias bioquímicas iam sendo descobertas e o entendimento do funcionamento e homeostase dos seres vivos compreendido, questões sobre a autonomia da biologia naturalmente brotavam. Embora fossem questões majoritariamente filosóficas, elas tinham desdobramento científico importante, conforme observou o físico Erwin Schrödinger em 1943 durante sua série de palestras com o título “O que é vida?” no Trinity College em Dublin, que posteriormente seriam publicadas num livro homônimo com grande repercussão. As descobertas sobre as bases físicas e químicas da vida foram irrelevantes para o desenvolvimento da Síntese moderna. Entretanto, muitos dos desafios teóricos subsequentes à biologia evolutiva viriam justamente das bases moleculares dos organismos.



O mistério da variação e hereditariedade começa der desvendado

Variação é um tema central em biologia. Apenas após a compreensão de como a variação se dá num grupo de indivíduos e é herdada por seus descendentes que foi possível desvendar as bases mecânicas do processo de transformação das espécies. Para estudantes contemporâneos, o problema da variação parece trivial, mas mesmo hoje não é simples dissociar os componentes genéticos (hereditários) e ambientais que influenciam na variação de muitas características fenotípicas. A altura é um exemplo. Ao final do século 19, o problema da decomposição da variação em seus componentes genéticos e ambientais sequer estava bem definido. E a fonte primária da variação biológica também não era conhecida. O que existia de mudança em direção a um entendimento mais contemporâneo era as noções de que a variação é uma propriedade de um grupo de indivíduos que se reproduzem (população) e que a ação da seleção natural darwiniana requer a existência de variação. Essas noções foram denominadas de ‘pensamento populacional’ por Ernst Mayr e outros evolucionistas. Apenas com a adoção do pensamento populacional é possível pensar a mecânica do processo evolutivo, pois a entidade biológica que evolui é justamente a população (espécie), ao invés do indivíduo (desenvolvimento) ou o tipo (uma abstração idealista).

Para evolucionistas da transição entre os séculos 18-19, como Lamarck e os *Naturphilosophes* germânicos, a variação populacional não era uma preocupação primária. Muitas vezes, sequer era uma preocupação. Darwin, por outro lado, não apenas reconheceu a importância da variação como identificou dois tipos principais – variação discreta, denominadas de *sports*, e variação contínua, que teria maior relevância para a atuação da seleção natural como um processo gradual. Entretanto, como o mecanismo da herança era desconhecido, diversas hipóteses estavam em voga para explicar a razão efetiva de pais e filhos serem semelhantes. Antes dos estudos de Mendel (1866), alguns, como o próprio Darwin, já pensavam que a herança poderia estar associada a elementos corpusculares.

Entretanto, esses elementos (gêmulas) não tinham localização bem definida e muitos sugeriam que as gêmulas eram produzidas por todo o corpo e transferidos para as células germinativas. Isso daria uma base mecânica para a herança de caracteres adquiridos, pois a produção das gêmulas nos diversos órgãos estaria susceptível ao estado destes mesmos órgãos no momento da produção. O maior crítico desta hipótese foi August Weismann, que em sua teoria do germoplasma, resumizada no livro *Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung* (1892), insistiu numa rígida separação entre as células somáticas (soma) e as células germinativas (germoplasma), afirmando que a transferência de informação soma → germoplasma não ocorria, invalidando essa base mecânica para o lamarckismo. Muitos achavam que as ideias de Weismann eram problemáticas, pois como surgiria a variação nas



células germinativas? Para complicar ainda mais o tema, uma parcela significativa dos biólogos entendia que a variação dos caracteres contínuos era inteiramente determinada pelo ambiente, sequer sendo herdada.

Nas primeiras duas décadas do século 20, o entendimento da mecânica da hereditariedade mudou significativamente. Embora após os trabalhos posteriormente caracterizados como “neodarwinismo”, a dinâmica da seleção natural seja descrita como intimamente associada ao mendelismo, a situação no início do século era bem diferente. A razão da disputa estava, em última análise, associada ao esclarecimento de dois problemas fundamentais: (1) a natureza das mutações; e (2) a existência de uma parcela da herança, especialmente de características contínuas, que estaria sujeita a processos lamarckianos. Ambos tinham relação direta com duas algumas das proposições darwinianas sobre a evolução: a eficiência da seleção natural e a evolução gradual.

Com relação à natureza das mutações, uma parcela da confusão era oriunda da falta de uma definição universalmente aceita para o termo. Criado por Hugo de Vries em 1901, o termo mutação foi inicialmente empregado para designar novas formas discretas de variação encontradas nas populações. Era similar às variações denominadas de *sports* no século 19 e exemplificadas por William Bateson em seu *Materials for the Study of Evolution*. Não apenas de Vries e Bateson estavam interessados nesse tipo de variação discreta, mas também Johannsen e Morgan. Posteriormente, Morgan iria reformular o conceito de mutação para algo mais próximo ao entendimento contemporâneo do termo: qualquer modificação herdável no material genético, independente de sua magnitude e efeito. Muitos dos pesquisadores que se dedicavam ao estudo das mutações no início do século 20 entendiam que essas características discretas estavam associadas à herança mendeliana particulada. Os caracteres quantitativos contínuos não estariam associados ao mecanismo da herança mendeliana e, muito possivelmente, respondiam evolutivamente de forma lamarckiana. Isso seria um duplo problema para premissas do darwinismo – além da origem das espécies estar associada às mutações discretas, a variação de características contínuas estava sujeita à herança de caracteres adquiridos por interação ambiental conforme sugerido por Lamarck ao invés da ação de seleção natural.

Apesar da ligação entre a variação de caracteres contínuos e Lamarck ser defendida por muitos pesquisadores, inclusive naturalistas (zoólogos, botânicos e paleontólogos), alguns ainda entendiam que a seleção natural seria a principal força na evolução dessas características quantitativas. Weismann, A. R. Wallace, Pearson e Weldon eram os principais defensores da eficácia da seleção



natural no início do século 20. Weldon e Pearson procuraram mecanismos alternativas ao mendelismo para explicar a herança de caracteres contínuos. Entre estas, estava a lei da correlação entre pais e filhos das características quantitativas. Para resolução desta cisão entre os pesquisadores interessados em hereditariedade e evolução, era necessário que fosse demonstrado que os caracteres contínuos também estão sujeitos ao mecanismo mendeliano. Esta fase da história da biologia é famosa, portanto, pelo debate entre as escolas da biometria (relevância maior à análise de caracteres contínuos e evolução gradual) e mendelista (caracteres discretos são mais relevantes e, frequentemente, evolução não-gradual).

Neste sentido, alguns trabalhos tiveram relevância significativa. Um dos primeiros desenvolvimentos foi a demonstração de que a variação genética não diminui com a reprodução sexual, realizados por William Castle (1903), Hardy (1908) e Weinberg (1908). Em 1909, Johannsen, que cunhou os termos genótipo e fenótipo, mostrou que a variação contínua poderia ser decomposta nos componentes genético e ambiental. Entretanto, talvez o avanço mais importante tenha sido a demonstração de que a herança dos caracteres quantitativos pode ser explicada por mecanismos mendelianos de segregação independente de alelos em vários loci. Esse princípio foi demonstrado inicialmente por Herman Nilsson-Ehle, Edward East e Rollins Emerson entre os anos de 1909 e 1913. Era o início da consolidação da explicação particulada para os caracteres quantitativos. Finalmente, em 1918, Ronald Fisher demonstrou matematicamente que as correlações calculadas pelos biometristas poderiam também ser compreendidas por mecanismos mendelianos de segregação independente em múltiplos loci. Além disso, Fisher apresenta a decomposição da variação genética em seu componente aditivo e de interação gênica, mostrando que a eficácia da seleção natural é diretamente afetada pela quantidade de variação genética aditiva nas populações. Em termos teóricos, por volta de 1920, o problema da hereditariedade estava praticamente solucionado dentro do arcabouço mendeliano. Seria o início do renascimento da seleção natural.

O desenvolvimento da ciência da genética

Os diversos debates sobre os mecanismos da herança e da variação nas populações motivaram a criação de uma subdisciplina dentro das ciências biológicas dedicada a esses problemas fundamentais, a genética. Embora seja comum associar o nascimento da genética às descobertas do monge agostiniano Gregor Mendel, publicadas em 1866, os desenvolvimentos da biometria por Galton e, posteriormente, Pearson e Weldon, foram anteriores à redescoberta dos princípios mendelianos no início do século 20. Além dos avanços da biometria ao final do século 19, os primeiros estudos de William Bateson sobre a variação discreta nas populações naturais também são



anteriores à redescoberta de Mendel. Bateson foi um dos primeiros a usar o termo ‘genética’ como uma disciplina independente, antecedendo a redescoberta mendeliana.

No início do século 20, portanto, pouquíssimos pesquisadores se autodenominavam de ‘geneticistas’. Seus interesses eram majoritariamente voltados para a origem e entendimento da variação nas espécies e sua herança, assim como o tipo de variação que seria mais relevante para a evolução de novas espécies. Dessa forma, os primeiros “geneticistas” eram, no fundo, evolucionistas que defendiam ou não a seleção natural de características graduais como o mecanismo majoritário para a criação da diversidade entre espécies. Esse grupo era consideravelmente diversificado e debates foram travados nos jornais especializados sobre diversos temas relacionados à variação e sua herança. Por exemplo, qual seria a realidade física das partículas mendelianas? Alguns entendiam que, se as partículas mendelianas estavam localizadas nos cromossomos, conforme a hipótese de Sutton e Boveri, então o mendelismo se assemelharia a algumas noções preformacionistas. O jovem Thomas H. Morgan se perguntava se as observações das proporções mendelianas seriam universais ou apenas restritas às plantas. Morgan também não compreendia como a segregação mendeliana poderia explicar a manutenção da proporção sexual macho-fêmea de 1:1 na maioria das espécies.

As descobertas de Morgan, talvez mais do que qualquer outro biólogo no início do século, iriam consolidar e estabelecer as bases da ciência da genética. Entre 1910 e 1915, os resultados que ele e seus estudantes obtiveram na famosa “sala das moscas”, nome de seu laboratório na Universidade de Columbia, Nova York, definiriam os principais caminhos da pesquisa sobre a variação e hereditariedade nas décadas seguintes. Nesta fase, Morgan começou a trabalhar com a mosca da fruta *Drosophila melanogaster* como modelo. Inicialmente, ele pretendia investigar a hipótese Sutton-Boveri sobre a localização das partículas mendelianas nos cromossomos. Ele e seus estudantes, Calvin Bridges, Alfred Sturtevant e Hermann Muller, observaram o aparecimento do mutante *white-eye* nas moscas que criavam. O padrão de herança desta característica sugeria fortemente que a localização física da partícula mutante estava nos cromossomos sexuais, que eles também tinham descoberto. Morgan, inicialmente crítico do mendelismo, passou a ser um dos seus maiores defensores. Ele não apenas estava convencido da realidade física dos “genes” mendelianos, como também conseguia explicar a razão sexual, assim como entendeu que as mutações, ao contrário do que sugeria de Vries, poderiam expressar pequenas modificações fenotípicas. Desta forma, não haveria necessidade de abandonar a ação da seleção natural por alternativas saltacionistas.



Todos os integrantes da “sala das moscas” de Columbia tiveram grande impacto no desenvolvimento da genética e da biologia evolutiva. A publicação de *The Mechanism of Mendelian Heredity* (1915), um livro de autoria compartilhada, sumarizou as impressionantes descobertas de Morgan e seus estudantes neste período. Bridges era considerado um hábil microscopista, enquanto Sturtevant era o “homem dos números” e Muller o “homem das ideias”. Segundo recordações registradas por eles, neste período, o grupo funcionou como um único organismo, todos os resultados eram de todos. Morgan seria agraciado com o Nobel em 1933 e Muller em 1946, por seus experimentos de mutagênese com raios-X. Muller teria um papel significativo no entendimento da taxa em que as mutações surgem nas populações e na frequência destas que são deletérias. Suas conjecturas sobre problemas em biologia evolutiva influenciaram gerações de evolucionistas, conforme veremos a seguir.

Embora os resultados de Morgan e seus alunos tenham impressionado a comunidade científica, algumas vozes críticas não estavam convencidas sobre o mecanismo de ação dos genes. William Castle, da Universidade de Harvard, defendia que os “genes” mendelianos não poderiam ser entidades fixas nos cromossomos, conforme Morgan afirmava, pois as características associadas a esses fatores desapareciam após várias gerações de endocruzamento. Castle sugeriu a existência de “genes modificadores” que iriam influenciar no funcionamento de outros genes. Similarmente, Richard Goldschmidt, também se questionava sobre a função dos “genes” de Morgan. Como eles resultavam nas características fenotípicas? Muitas das críticas ao trabalho de Morgan estavam associadas ao que hoje entendemos como regulação da expressão gênica, uma área que apenas começava e ser vislumbrada na primeira metade do século 20.

A eclipse da seleção natural e seu resgate

Conforme mencionado anteriormente, no período entre o final do século 19 e início do século 20, diversas alternativas a alguns dos componentes do darwinismo foram propostos. Esse período foi denominado por Julian Huxley de ‘eclipse do darwinismo’ em alusão ao crescente descrédito que a seleção natural e a evolução gradual sofreram. Cabe analisarmos aqui as razões destes componentes da teoria de Darwin terem sido desacreditados nesta fase. Inicialmente, ainda no século 19, na ausência do entendimento das leis da hereditariedade, muitos acreditavam que a herança dos caracteres ocorria por simples mistura entre as características parentais. Se isso fosse verdade, ao longo das gerações, a variação das populações iria consequentemente diminuir e, portanto, a matéria prima da seleção



natural iria se extinguir. Essa observação, formulada inicialmente pelo engenheiro Fleeming Jenkin, preocupou Darwin e ocupou uma parte considerável dos seus estudos após o *Origem das Espécies*.

Além do desconhecimento das bases da hereditariedade, acreditava-se que a evolução gradual darwiniana por seleção natural era um processo muito lento e não poderia ser responsável por toda variação geográfica das populações naturais. Para piorar a situação, no início do século 20, os estudos sobre a hereditariedade estavam sendo conduzidos segundo duas lógicas diferentes de pesquisa. A escola da *biometria* se dedicou a herança das características contínuas, enquanto um segundo grupo, os *mendelistas*, estudavam a herança das características discretas. Não estava claro qual dos dois tipos de caracteres era mais relevante para o processo de origem de novas espécies. No campo da paleontologia, linhas de tendência na evolução da morfologia eram frequentemente observadas e não era claro como o mecanismo proposto por Darwin poderia resultar nesse padrão.

Dada esta situação hostil diante de algumas das teorias darwinianas, é curioso verificar que ocorreria um efetivo resgate da seleção natural nas primeiras décadas do século 20. Esse processo ocorreu pela compreensão de vários fatores relacionados à variação e sua herança. Inicialmente, houve a demonstração de que a variação contínua e a discreta possuem a mesma base mendeliana de herança. Muitos ainda achavam que a variação contínua era regida por processos lamarckistas. Também ocorreu a demonstração de que a fonte de variação das espécies era renovada continuamente. Em outras palavras, a variação não ficava estagnada após o processo de seleção natural. As mutações, portanto, eram um processo recorrente. Houve, nas primeiras décadas do século 20, a incorporação do pensamento populacional e estatístico na análise da evolução, permitindo o tratamento quantitativo da eficiência da seleção natural. Além disso, esse tratamento matemático também possibilitou o cálculo da velocidade de ação da seleção. Sem essa quantificação, não havia como saber o tempo necessário para o processo adaptativo ocorrer.

Neodarwinismo e a matematização da biologia evolutiva

Na literatura, o neodarwinismo é comumente caracterizado como a síntese da seleção natural darwiniana com o mecanismo de herança mendeliana. Essa caracterização é correta, embora ela seja simplista por desconsiderar a dimensão científica que isto significou para o pensamento evolutivo. Conforme mencionado, no início do século 20, existiam disputas sobre a relevância do mecanismo mendeliano de herança para explicar a variação dentro das espécies, assim como quais tipos de variação seriam mais significativas para o surgimento das espécies. Ao longo da década de 1910, esses debates começaram a ser resolvidos não apenas por novas evidências empíricas, como as



investigações do grupo de Morgan, mas também por uma nova formulação do problema evolutivo – a introdução de uma abordagem estatística através da abstração da população. Embora o entendimento de Darwin sobre o mecanismo da evolução demandasse um pensamento populacional, o argumento era apenas verbal e lógico. Não havia quantificação. Neste sentido, os biometristas – Galton, Pearson e Weldon –avançaram enormemente nessa quantificação, entretanto o fizeram fora do escopo da genética mendeliana. Por outro lado, os mendelistas estavam retardatários no sentido de quantificar o processo evolutivo, pois muitos aderiam a explicações saltacionistas da origem das espécies. O cenário começou a mudar no ano de 1908, quando dois pesquisadores, G.H. Hardy e W. Weinberg, independentemente usaram o desdobramento das leis de Mendel para resolver uma questão populacional – a frequência de equilíbrio de um genótipo em uma população após algumas gerações. Esta questão tinha sido estudada em 1902 por Udny Yule, que havia deduzido incorretamente o resultado.

Em suas formulações, Hardy e Weinberg utilizaram uma abstração que seria posteriormente fundamental no estabelecimento da análise genética de populações, a panmixia. Populações panmíticas são aquelas em que a chance de formação de pares reprodutivos é idêntica entre todos os indivíduos. Desta forma, a derivação das frequências genóticas e alélicas da geração seguinte é relativamente simples. A dinâmica dos genes em populações panmíticas pode ser aproximada através do conceito de *pool* de gametas: no momento da reprodução todos os indivíduos “disponibilizam” seus gametas num *pool* comum, de onde os genótipos da geração seguinte serão sorteados. Desta forma, a frequência esperada dos genótipos será dada pela simples multiplicação da frequência dos gametas presentes no *pool*.

A partir desta abstração, seria possível quantificar, entre outras coisas, a ação da seleção natural e outros processos evolutivos. Essa foi uma mudança conceitual importante, pois muitos entendiam que somente através do estudo de populações experimentais era possível compreender a dinâmica dos genes ao longo das gerações. No Instituto Bussey, da Universidade de Harvard, William Castle e Edward East desenvolviam estudos em populações artificiais de animais e plantas respectivamente tendo este como um de seus objetivos.

Após o estabelecimento de uma via teórica para o estudo matemático dos genes em populações, era necessário que o problema da dissociação entre a variação de caracteres contínuos e discretos fosse resolvida. Neste sentido, William Bateson foi o primeiro a sugerir que, se uma característica fenotípica fosse causada pela ação de diversos genes mendelianos, possivelmente ela teria uma



distribuição contínua na população. Posteriormente, os botânicos Nilsson-Ehle (1909) e Emerson e East (1913) desenvolveram essa ideia com alguns exemplos. Finalmente, em 1918, o estatístico Ronald A. Fisher, recentemente interessado no problema da interação entre a seleção natural e as leis da hereditariedade, demonstrou matematicamente que características contínuas podem, de fato, ser resultado da ação de vários loci mendelianos e, portanto, não precisavam de uma teoria da hereditariedade diferente do mendelismo, finalizando a disputa entre biometristas e mendelistas. Fisher também desenvolveu uma quantitativa para determinar o grau de endocruzamento (consanguinidade) de uma população. Este método foi utilizado pelo jovem Sewall Wright para analisar as consequências do endocruzamento nas populações artificiais de seu orientador no Instituto Bussey, William Castle. Na Inglaterra, J.B.S. Haldane, contemporâneo de Fisher, começou a publicar os primeiros artigos de uma série que teria dez trabalhos dedicados, entre outras coisas, ao cálculo o tempo necessário para a seleção natural causar diferenças genéticas significativas. Era o início do neodarwinismo, a formalização da união entre o mecanismo evolutivo darwiniano – a seleção natural – e a mecânica mendeliana da hereditariedade

A “santíssima trindade” da genética de populações teórica

Em conjunto, os trabalhos de Ronald Fisher, Sewall Wright e John Haldane fundaram a genética de populações teórica, resgataram a importância da seleção natural através da análise quantitativa usando genética mendeliana. Ao fazê-lo, conseguiram investigar os desdobramentos de outros fenômenos que alteram a composição genética das populações, como a variância amostral associada ao tamanho da população (deriva genética), o fluxo de alelos entre populações (migração), o surgimento de novos alelos (mutação), etc. Esses fenômenos seriam posteriormente denominados de “forças evolutivas” numa alusão às forças estudadas em física.

A capacidade da análise quantitativa feita pelos geneticistas de populações teóricos começou a ser evidenciada com o cálculo da eficiência da seleção natural em aumentar a frequência de uma característica fenotípica vantajosa. Nos anos de 1920, Fisher e Haldane demonstraram que, mesmo com uma pequena vantagem seletiva, a seleção natural conseguia aumentar a frequência de um fenótipo até a sua fixação num número relativamente pequeno de gerações. Assim sendo, a seleção seria uma força suficientemente capaz de explicar as diferenças encontradas dentro das populações e entre as espécies e, portanto, a herança dos caracteres adquiridos não era necessária para acelerar a taxa de evolução de características adaptativas. Embora as demonstrações sobre a dinâmica das forças evolutivas nas populações naturais existissem, elas não alcançaram imediatamente todos os biólogos,



pois foram feitas de forma puramente matemática e ainda existiam poucas aplicações em populações naturais.

Em síntese, as análises matemáticas dos geneticistas teóricos eram baseadas em pressupostos muitas vezes considerados simplistas. Entre estes, os principais seriam: (1) uma correspondência direta entre genótipo e fenótipo; (2) a existência de poucos alelos em um locus – geralmente dois alelos; (3) a investigação da dinâmica da seleção em geralmente um locus apenas; e (4) a estabilidade da pressão seletiva. Desta forma, a análise da dinâmica evolutiva iniciava com os chamados valores relativos de *fitness* (valores adaptativos), simbolizados por w , de cada genótipo. Por exemplo, $AA = w_{AA}$, $Aa = w_{AA} - s$ e $aa = w_{AA} - q$, onde s e q seriam os coeficientes de seleção contra dos genótipos Aa e aa . Os valores adaptativos representam a contribuição dos genótipos para o conjunto de gametas produzidos por uma geração, que serão usados para constituir a geração seguinte. Quanto maior o w de um genótipo, maior será a contribuição relativa. Os coeficientes de seleção quantificam, por outro lado, a diminuição relativa da contribuição de cada genótipo quando comparada com o melhor dos genótipos. Conforme mencionado, embora bastante simplificados, esta modelagem matemática ajudou elucidar de alguns problemas importantes acerca do processo evolutivo.

Dos três principais geneticistas de populações teóricos da primeira metade do século 20, Fisher talvez tenha sido o mais influente. Além de seu estudo de 1918, que unificou a escola da biometria com o mendelismo, ao longo da década de 1920, ele derivou a teoria matemática da seleção natural usada até hoje. Neste sentido, Fisher, mais que qualquer outro pesquisador, foi um dos principais responsáveis pelo renascimento do interesse na seleção natural no século 20. Nas análises de Fisher, frequentemente o tamanho das populações era considerado infinito. Desta forma, o erro estocástico associado à amostragem dos gametas para composição da geração filial era nulo, embora Fisher estivesse ciente de sua influência. De fato, num trabalho de 1922, ele foi o primeiro a investigar como o tamanho das populações influenciaria a variação da frequência genotípica entre as gerações, um tema que seria posteriormente analisado em detalhes por Wright. Esta flutuação estocástica das frequências dos alelos foi denominada de “efeito Hagedoorn” por Fisher e, posteriormente, seria conhecida como *deriva genética*. Curiosamente, Fisher calculou incorretamente a probabilidade de fixação de um alelo neutro por fatores estocásticos, um valor que seria fundamental para o entendimento da ação da deriva genética. O valor derivado por ele, $1/4N$, diminuiria o impacto de fenômenos estocásticos. Wright posteriormente corrigiria essa probabilidade ($1/2N$) e, embora Fisher reconhecesse seu erro, ele não mudaria sua opinião sobre a relevância menor da deriva genética. A seleção natural, para Fisher, era não apenas eficiente, mas também suficiente para explicar todo o



processo de geração da biodiversidade. Em 1930, suas ideias foram resumidas no clássico *The Genetical Theory of Natural Selection*, considerado até hoje a principal obra que concluiu a unificação do mendelismo, darwinismo e biometria.

John B. S. Haldane também se interessou pela quantificação da ação da seleção natural, entretanto em situações menos idealizadas e, portanto, biologicamente mais realistas, do que as elaboradas por Fisher. Numa série de artigos iniciada em 1924 com o título “*A mathematical theory of natural and artificial selection*” e que culminaram no seu livro *The Causes of Evolution* de 1932, Haldane investigou questões que se mostrariam muito relevantes. Por exemplo, em 1927, ele estudou a probabilidade de um novo alelo mutante ser fixado por seleção. As análises de Haldane ajudaram a consolidar a ideia da autossuficiência da seleção natural, particularmente ao mostrar que o tempo (em gerações) necessário para consolidação de novidades evolutivas era pequeno e proporcional a intensidade do coeficiente de seleção. Analisando o famoso caso do melanismo industrial das mariposas de Manchester, Haldane calculou um coeficiente de seleção entre 0,3 e 0,5 contra a forma mais clara. Com esses valores, em poucas gerações, a forma escura seria prevalente.

Ao longo da década de 1930, a escola inglesa ficou progressivamente dominada pela ideia da autossuficiência da seleção, pois fatores além da seleção, principalmente a deriva e a taxa de mutação, eram secundários e, muitas vezes, não mereciam sequer serem considerados na análise. Em 1931, Sewall Wright, que anteriormente estudara os efeitos do endocruzamento, publicou seu artigo “*Evolution in mendelian populations*”, onde ele analisou, entre outros temas, a taxa de decaimento da proporção de heterozigotos numa população pela ação de deriva. O tratamento de Wright é semelhante ao encontrado hoje nos livros textos de evolução e genética de populações. Talvez devido a sua experiência com a seleção artificial e endocruzamento em pequenas populações animais desde a época de estudante sob a orientação de Castle, ele repetidamente defenderia que a eficiência da seleção deveria ser relativizada pelo tamanho da população. Além disso, Wright se interessou pelas consequências do efeito da interação da ação de genes na evolução. Essa era uma complicação frequentemente ignorada nos modelos mais simplistas do processo evolutivo. Wright definia a si próprio como um biólogo funcional. Os desdobramentos das formulações de Wright influenciariam muitos biólogos ao longo do século 20. Ele iniciou a análise da distribuição da variação genética no espaço, a subestrutuação populacional, estabelecendo as analogias entre o índice de endocruzamento e os diversos índices de decaimento da frequência de heterozigotos que criara (F_{IS} , F_{ST} e F_{IT}). Também foi responsável por uma das abstrações e conjectura teórica mais famosas da biologia evolutiva, a paisagem adaptativa e a teoria do *shifting balance*. Wright imaginou uma paisagem



multidimensional em que cada dimensão (eixo) representaria a frequência de um alelo num determinado locus; estes diversos eixos dimensionais seriam comparados contra um eixo de resposta que representaria o valor adaptativo médio de uma população. Um dado ponto nesta paisagem, portanto, representaria a composição de frequências alélicas nos diversos loci de uma população em conjunto com o valor adaptativo médio desta. Ele então estudou como a seleção, a deriva, a mutação e o fluxo gênico atuavam na “movimentação” deste ponto (a população) na paisagem multidimensional, demonstrando como os fenômenos estocásticos associados à subestruturação populacional poderiam atuar de forma contrária à seleção.

Por fim, no início dos anos de 1930, a teoria clássica da genética do processo evolutivo estava plenamente formada pelos esforços de Fisher, Wright e Haldane. Entretanto, conforme o próprio Haldane admitiria, os desenvolvimentos da genética de populações eram matemáticos demais para interessar os biólogos e não suficientemente sofisticados para interessar os matemáticos. Com relação à aceitação pela comunidade biológica, os esforços de Theodosius Dobzhansky foram bastante relevantes.

Populações, naturalistas e o conceito de espécie

Ernst Mayr, um dos articuladores da Síntese moderna, insistiu que a ideia de que a Síntese era equivalente ao neodarwinismo reduzia bastante o papel dos naturalistas no processo de unificação das diversas linhas de pesquisa de biologia evolutiva na década de 1940. Portanto, denominava de “neodarwinismo” os desenvolvimentos dos geneticistas teóricos nos anos de 1920-30, após o fim da disputa entre mendelistas e biometristas. Mayr defendia que a compreensão da variação intra-específica na natureza era a principal contribuição dos naturalistas. Embora a observação de Mayr esteja correta, o estudo da variação intra-específica associada à investigação de sua herança era objeto de análise de um grupo restrito de pesquisadores interessados em populações naturais. Os principais biólogos na primeira metade do século 20 que se dedicaram a esse problema foram o americano Francis Sumner, com seus estudos com o rato *Peromyscus*, os britânicos Edmund B. Ford e Bernard Kettlewell (que estudou as mariposas de Manchester) e os diversos pesquisadores russos influenciados por Sergei Chetverikov do Instituto Koltsov em Moscou, incluindo Timofeef-Ressovsky e Theodosius Dobzhansky. O papel de Chetverikov é relevante pois, em 1926, ele publicou um estudo em russo que antecedeu alguns dos argumentos que seriam utilizados pelos geneticistas teóricos e arquitetos da Síntese. Além das populações naturais, diversos centros de



pesquisa foram estabelecidos dedicados ao estudo de populações artificiais, como institutos agrícolas experimentais e o Instituto Bussey de Harvard.

Lembremos que o título da obra mais famosa de Darwin faz referência ao processo de especiação. Entretanto, muitos entendem que ele foi muito mais eficiente em explicar o processo mecânico responsável pelas adaptações. Efetivamente, o conceito darwiniano de espécie não é claro e, em diversos momentos, ele sugeriu que as espécies não corresponderiam a unidades biológicas reais. Por outro lado, as anotações de Darwin ao final da década de 1830, além do rascunho de 1844, fazem alusão ao papel do isolamento geográfico na formação das espécies. No início do século 20, foi justamente Alfred R. Wallace, co-descobridor do princípio da seleção natural, que defendeu mais claramente como o processo de especiação deveria estar associado a mecanismos de isolamento. Wallace influenciou zoólogos como Edward Poulton e Karl Jordan. Ambos, em 1904 e 1905 respectivamente, já discutiam sobre as espécies aplicando o que viria a ser chamado de ‘conceito biológico’ por Dobzhansky em 1937 e Mayr em 1942. Até Dobzhansky, entretanto, o problema da especiação não foi plenamente contextualizado em termos da nova genética de populações.

Um novo entendimento sobre as mutações e a variação

Além dos desenvolvimentos teóricos, o período anterior a 1930 também foi importante para o aprofundamento do entendimento sobre as mutações. O grupo de pesquisadores associados a Thomas Hunt Morgan foram fundamentais neste sentido, particularmente Sturtevant, Bridges e Muller. Primeiramente, Morgan e seus estudantes mostraram claramente que os fatores estudados pelos mendelistas estavam localizados nos cromossomos, estruturas localizadas no núcleo das células. Isso confirmava as hipóteses de Sutton e Boveri do início do século. Essas ideias seriam sumarizadas em *The Mechanism of Mendelian Heredity* de 1915. Morgan também demonstrou que as mutações poderiam ser responsáveis pelo aparecimento de pequenas variações morfológicas, muitas vezes não detectáveis a olho nu. Usando a ideia da ligação física dos fatores mendelianos nos cromossomos, do *crossing over*, e da expectativa de frequência genótipos na geração filial, Alfred Sturtevant foi capaz de fazer o primeiro mapa genético em 1913.

Entretanto, o mecanismo por trás do aparecimento das mutações nos cromossomos não era muito claro. Em 1927, Herman Muller, ex-aluno de Morgan, demonstrou que raios-X eram capazes de gerar novas mutações. Muller verificou que a maioria dessas mutações detectáveis eram deletérias. Ele também foi um dos primeiros pesquisadores a consolidar a noção de *gene*. Durante seu período de trabalho fora dos EUA, particularmente na URSS, Muller se interessou em efetivamente medir a taxa



espontânea de mutação. Apesar de seus estudos sobre a natureza das mutações, que inclusive lhe renderam o Nobel, Muller era um ardoroso defensor da seleção natural, embora talvez mais como uma força purificadora do que criadora.

Na primeira metade do século 20, houve uma intensa discussão de qual seria a importância das mutações no processo evolutivo. Lembremos que Darwin não possuía uma teoria válida da hereditariedade quando concebeu o mecanismo da seleção natural. Conforme vimos, seu entendimento sobre a variação encontrada nas espécies era limitado, e ele discriminava dois tipos básicos de variação: grandes mudanças morfológicas que ocorriam eventualmente (*sports*) e pequenas alterações morfológicas. Esta última serviria de material para a ação gradual da seleção natural. Darwin também entendia que essas pequenas variações existiriam em abundância nas populações naturais, de forma que a matéria prima para a seleção natural não seria extinta. Além disso, seu aparecimento seria completamente não direcionado. Assim, a seleção atuaria como a força criadora do processo evolutivo. Ela atuaria como um escultor que modela ínfimos grãos de argila, que estariam sempre disponíveis. A insistência de Darwin em desconsiderar aquelas variações com maior diferenciação morfológica seria criticada por cientistas próximos a ele, principalmente Thomas Huxley e seu primo Francis Galton. Mas Darwin não admitia qualquer processo que não fosse totalmente gradual. Vimos que Galton foi um dos primeiros a quantificar a variação contínua das populações (biometria). Entretanto, ele não concordava que esse tipo de variação fosse relevante para o processo de especiação, pois existiria uma tendência das populações a retornar ao valor médio das características na geração dos filhos. Assim, seria necessária uma ruptura desta tendência para o estabelecimento de uma nova média populacional. Os estudos de Weldon e Pearson objetivavam principalmente demonstrar que Galton estava errado neste sentido.

Além de Galton e Huxley, na transição para o século 20, William Bateson seria a principal voz favorável à associação entre a variação descontínua e o processo de especiação. Bateson entendia que novas espécies não poderiam ser formadas pelo processo de “modelagem de grãos de argila” da seleção. As mudanças descontínuas, cuja origem era não direcional, seriam a força motriz da especiação. A seleção seria atuaria muito mais como um filtro de mudanças do que como um agente modelador. Portanto, antes mesmo da redescoberta das leis de Mendel, já existia um debate acalorado sobre qual tipo de variação fenotípica existente nas espécies seria relevante para o processo básico de geração da biodiversidade – a especiação.



Quando as leis de Mendel foram redescobertas, as características estudadas eram aquelas descontínuas e, apresentamos aqui que o conceito original de mutação estava intimamente associado a essas características. Assim, os primeiros geneticistas que estudavam a dinâmica mendeliana da hereditariedade tendiam a enxergar a seleção natural também como um processo de filtragem ao invés de um processo modelador criativo. A direção do processo evolutivo era estabelecida primeiramente pela força da mutação. Essa era fundamentalmente a visão da seleção natural de Hugo de Vries e Thomas Morgan. Ambos frequentemente se referiam aos experimentos com linhagens puras, conforme aqueles realizados por Johannsen, para justificar que a conceito darwiniano de ação da seleção natural em micro-variações populacionais não poderia levar à especiação, pois haveria um limite. Se esta variação fosse esgotada, o processo evolutivo entraria em pausa. Desta forma, quem iniciaria o processo seria a mutação e não a seleção.

Podemos então afirmar que as duas grandes escolas de pesquisa sobre a hereditariedade no início do 20, os biometristas e os mendelistas, não apenas tinham concepções diferentes sobre qual tipo de variação era mais importante para a origem das espécies (contínua ou descontínua), eles também discordavam sobre (i) qual era a força que tinha primazia sobre o processo evolutivo, (ii) o papel das mutações e (iii) a ação da seleção natural. Em síntese, os mendelistas tendiam a achar que a mutação é a força primária iniciadora do processo evolutivo, as mutações de maior efeito seriam mais relevantes que aquelas de menor efeito para a formação de novas espécies, e a seleção natural atuaria principalmente como uma peneira para as mutações (seleção purificadora) que, em última instância, estabeleciam a direção da evolução das espécies. Por outro lado, os biometristas entendiam que a seleção natural seria a força iniciadora da mudança evolutiva, as mutações existiriam naturalmente nas populações e aquelas com efeito fenotípico maior não teriam relevância para a formação de novas espécies, o processo de especiação seria o resultado da atuação da seleção natural sobre uma micro-variação que não se esgotaria. A seleção seria, assim, uma força criativa ao invés de uma peneira.

Lembremos da caracterização de Julian Huxley sobre a ‘eclipse no darwinismo’ no início do século 20. Podemos dizer que esta eclipse consistiu de fato acerca da concepção darwiniana sobre a ação criativa da seleção natural atuante na micro-variação inesgotável existente dentro das espécies. Portanto, o papel de resgate da visão darwiniana realizado pelos fundadores da genética de populações, notavelmente Fisher, foi a derivação de uma base teórica que conciliasse o mendelismo com a ação criativa da seleção. Curiosamente, isso só foi possível como uma redução do poder da mutação dentro do contexto mendeliano. As mutações seriam tratadas como uma grandeza de ação infinitesimal pois, assim como os biometristas, as características morfológicas contínuas seriam as



mais relevantes para o processo evolutivo, e a base mendeliana destas estaria associada a infinitos loci com ação infinitesimal – os grãos de argila necessários à ação modeladora da seleção natural. Esta concepção seria utilizada largamente pelos principais arquitetos da Síntese Moderna – Dobzhansky, Mayr e Simpson. Não surpreende que os geneticistas herdeiros da tradição mendeliana inicial, como Morgan, Muller e até mesmo Goldschmidt não estariam de acordo com o resgate dessa concepção darwiniana feita inicialmente por Fisher e consolidada pela Síntese.

O que foi a Síntese Moderna?

Apesar de ser largamente referenciada, para fins de história da biologia, a Síntese evolutiva moderna tem definição desafiadora. Essa dificuldade se estabelece tanto na cronologia como na estrutura do que foi a Síntese. Segundo a historiadora Betty Smocovitis, apesar dos esforços, nenhum consenso foi alcançado em relação à natureza da Síntese e discordâncias existem mesmo em relação a pontos fundamentais. O nome ‘síntese moderna’ foi cunhado por Julian Huxley em sua obra de 1942 *Evolution: The Modern Synthesis*, que se originou de uma palestra ministrada em 1936 em que resumiu uma concepção atualizada de seleção natural baseada nos estudos pós-Darwin. No primeiro capítulo da obra, intitulado *The Theory of Natural Selection*, Huxley comenta que “atualmente, a biologia está embarcando numa fase de síntese, após um período em que novas disciplinas trabalharam isolamento”. Essa avaliação resumiria o clima geral propenso à unificação de disciplinas existente na comunidade de pesquisadores em biologia. Efetivamente, no período de 1935 a 1950, diversas obras pretensamente unificadoras foram publicadas. Segue uma lista de alguns títulos, que servirão para guiar nossa análise desta fase da história da biologia evolutiva.

- Genetics and the Origin of Species (1937) – T. Dobzhansky
- Evolution of Genetic Systems (1939) – C.D. Darlington
- Organisers & Genes (1940) – C.H. Waddington
- The New Systematics (1940) – J. Huxley (ed.)
- The Material Basis of Evolution (1940) – R. Goldschmidt
- Systematics and the Origin of Species (1942) – E. Mayr
- Tempo and Mode in Evolution (1944) – G.G. Simpson



- Animal Cytology and Evolution (1945) – M. White
- Neuere Probleme der Abstammungslehre (1947) – B. Rensch
- Genetics, Paleontology and Evolution (1949) – Mayr e Simpson (ed)
- Variation and Evolution in Plants (1950) – L. Stebbins

Uma simples análise dos títulos evidencia que o tema condutor da unificação é justamente a evolução. Huxley afirmaria que “a evolução pode clamar ser considerada o problema mais central e importante da biologia”. Esse *Zeitgeist* unificador caracterizaria o movimento da Síntese, levando muitos a considerarem que, por volta de 1950, elaborou-se a estrutura geral da biologia evolutiva moderna.

Conforme mencionado, problemas associados à periodização da Síntese existem. Sua data de início e fim variam consideravelmente entre os autores. As avaliações mais extensas cobrem os anos de 1920 a 1950 (incluindo, portanto, o período que denominamos aqui de “neodarwinismo”), enquanto as mais curtas se restringem ao período de 1940 a 1950. Além da periodização, há discordâncias sobre o conteúdo, principalmente associada à inclusão da unificação de Darwin e Mendel (neodarwinismo). O ponto de acordo entre os autores é que o início do movimento ocorreu no período entre as duas guerras mundiais. Um outro ponto de concordância é que, no período da Síntese, houve uma assimilação por parte dos biólogos de tradição naturalista das novas descobertas da genética sobre a variação e sua herança. De forma geral, a tradição naturalista em biologia é caracterizada por pesquisadores das áreas da história natural – principalmente, sistemática e geografia da vida – que estudam níveis de variação na fronteira do intra para o interespecífico. Ou seja, aqueles biólogos que efetivamente descrevem as espécies biológicas. Por volta de 1940, esse grupo ainda possuía concepções incorretas sobre a hereditariedade e a origem da variação e, conseqüentemente, ainda incorporava princípios lamarckistas como base explanatória para a distribuição da variação fenotípica no espaço.

Entende-se que esta assimilação das descobertas da nova ciência da genética foi possível devido a atuação de “construtores de pontes” – biólogos com ampla experiência em sistemática, mas que acompanhavam os novos estudos dos geneticistas teóricos e experimentais. Entre estes, Sumner, Chetverikov e Ford foram nomes importantes. Entretanto, sem dúvida, o principal desses “construtores de pontes” foi o ucraniano Theodosius Dobzhansky. Dobzhansky, cuja biografia e obra analisaremos em detalhes mais adiante, juntamente com Ernst Mayr, são considerados os principais articuladores da Síntese moderna. Ambos usaram a linguagem técnica e o arcabouço conceitual desenvolvidos pelos geneticistas teóricos para analisar o problema da origem da biodiversidade, ou



seja, o processo de transformação da variação populacional em variação específica. Mayr e Dobzhansky foram responsáveis por uma série de conferências científicas que objetivavam construir a disciplina unificada da biologia evolutiva, sendo a mais relevante delas a conferência de Princeton em 1947. Ao final da década de 1940, foi buscado o seguinte consenso acerca do processo evolutivo:

- 1) A genética mendeliana (transmissional) é suficiente para entender as mudanças evolutivas. Não há, portanto, necessidade de entendimento do mecanismo de ação dos genes (genética fisiológica) para entender o processo evolutivo. Desta forma, o desenvolvimento do embrião é secundário.
- 2) Microevolução = macroevolução. Os processos que atuam nas populações são plenamente suficientes para explicar a diversidade entre os táxons superiores. A variação genética intra-específica é o primeiro passo para a variação entre espécies.
- 3) A seleção natural é o principal fator de mudanças evolutivas. A diferença entre as espécies é resultado do processo majoritariamente adaptativo que ocorre nas populações.
- 4) A principal força criativa do processo evolutivo é a seleção natural. As mutações relevantes para o processo evolutivo possuem ação infinitesimal no fenótipo. Macromutações possuem ação majoritariamente deletéria. Desta forma, quem guia o processo é a seleção natural.
- 5) O único mecanismo de herança relevante para a evolução é o genético. O ambiente é apenas uma peneira da variação criada pela mutação. Ele não tem papel no direcionamento da criação da variação. A herança não genética é inexistente ou irrelevante para fins evolutivos.

Além dos encontros científicos, neste clima geral de unificação da biologia no pós-guerra, Mayr e Dobzhansky também foram responsáveis pela criação da *Society for the Study of Evolution* em 1946 e de seu periódico, *Evolution*, em 1947. Dos diversos títulos listados no quadro acima, quatro foram selecionados como “obras canônicas” da Síntese: *Genetics and the Origin of Species* (Dobzhansky, 1937), *Systematics and the Origin of Species* (Mayr, 1942), *Tempo and Mode in Evolution* (Simpson, 1944) e *Variation and Evolution in Plants* (Stebbins, 1950). O livro de Julian Huxley de 1942 é considerado uma apresentação geral do movimento ao invés de uma investigação detalhada. Essa seleção “canônica” apresenta algumas características que fizeram alguns historiadores e biólogos se questionarem quão realmente unificado foi o movimento.

Primeiramente, os quatro livros foram publicados pela mesma editora, a *Columbia University Press*. Eles consistiam na verdade de resumos das *Jesup Lectures*, que eram palestras convidadas realizadas na Universidade de Columbia. Dobzhansky era professor de Columbia e participava do comitê que



decidia quem deveria ser convidado. Além disso, no período em que foram publicadas, todos os autores, exceto Stebbins, trabalhavam em instituições localizadas na mesma cidade, Nova York. Todos se conheciam e tinham boas relações pessoais. Stebbins, embora trabalhasse na Califórnia, era amigo de longa data de Dobzhansky. Desta forma, o movimento parece menos global do que é geralmente apontado na literatura.

A Síntese de Theodosius Dobzhansky

Theodosius Dobzhansky nasceu na Ucrânia, parte do então Império Russo, em 1900. Em 1924 concluiu seu doutorado pela Universidade de Kiev e em 1927 emigrou para os EUA para trabalhar com Thomas Morgan na Universidade de Columbia, em Nova York. Nos três anos entre a conclusão do doutorado e sua ida para os EUA, ele trabalhou em Leningrado, atual São Petersburgo, com Yuri Filipchenko. Neste período, Dobzhansky realizava visitas constantes ao grupo de Sergei Chetverikov no Instituto Koltsov em Moscou, onde também interagiu com outros geneticistas interessados em evolução, como Timofeef-Ressovsky, Serbrovsky e Dubinin. Dobzhansky trabalhou no grupo de Morgan de 1927 até 1940, inclusive acompanhando Morgan em sua nova posição no Instituto de Tecnologia da Califórnia, onde conheceu Stebbins. Em 1940, aceitou uma posição na Universidade de Columbia, onde trabalhou até 1962, quando assumiu um cargo na Universidade Rockefeller, também em Nova York. Finalmente, em 1971, terminou sua carreira na Universidade da Califórnia.

Os dois mentores, Filipchenko e Morgan, teria um impacto significativo em Dobzhansky. Filipchenko era um dos muitos biólogos do início do século que não achava que as características que diferenciavam os táxons superiores tinham origem mendeliana. Elas possivelmente estariam associadas a fatores citoplasmáticos. Apenas a variação intraespecífica seria causada por genes nos cromossomos e, conseqüentemente, herdada de forma mendeliana. Desta forma, a variação entre as espécies não poderia ser uma consequência dos processos atuantes entre as subpopulações de uma espécie e, portanto, a igualdade entre microevolução e macroevolução não seria possível. Essa seria uma das principais ideias contestadas por Dobzhansky em seu livro de 1937. Nesta obra, ele também defenderia a realidade e a centralidade das espécies biológicas. Esse era, justamente, um ponto de desacordo entre Dobzhansky e Morgan, que era cético sobre a realidade biológica e evolutiva das espécies. Embora começasse sua carreira como um embriologista evolutivo, Morgan progressivamente adotaria uma abordagem reducionista e mecanicista em seus estudos, defendendo que todos os fenômenos biológicos deveriam ser reduzidos à física e química. Assim sendo, entidades



como as espécies biológicas, sem análogos nestas disciplinas, eram possivelmente construções mentais sem respaldo na natureza.

Ao mesmo tempo que Dobzhansky dedicou parte de seus escritos para rebater os pensamentos de seus mentores, ele demonstrou grande admiração pelos estudos de Sewall Wright. Dobzhansky usou largamente os conceitos desenvolvidos por Wright, entre eles a relevância do tamanho populacional no destino das frequências gênicas e a paisagem adaptativa. Efetivamente, ele foi um dos biólogos responsáveis pelo uso da paisagem adaptativa para descrever os conceitos de nicho e espaço morfológico. Assim, por exemplo, na paisagem adaptativa de todas as formas possíveis, existiria um “pico adaptativo” dos carnívoros, um dos quirópteros etc. Essa abstração, embora muito popular, se afastou consideravelmente da ideia original de Wright e foi criticada por ser muito figurativa e pouco explanatória.

Genetics and the Origin of Species, a obra clássica de Dobzhansky que supostamente iniciou o movimento da Síntese moderna, possui dez capítulos e podemos identificar dois grandes argumentos. O primeiro é a definição, para Dobzhansky, do principal problema da evolução biológica: o surgimento da descontinuidade entre as espécies. Como pode um processo de mudança genética contínua levar às descontinuidades entre as espécies? O segundo argumento é que os princípios da genética, conforme estudados experimentalmente em organismos de laboratório ou em populações naturais, são suficientes para explicar a evolução em todos os níveis.

Précis de *Genética e a Origem das Espécies*

No primeiro capítulo, intitulado *Organic Diversity*, é uma exposição dos dois argumentos citados anteriormente. Existem muitas espécies na natureza e isso implica descontinuidade nos seres vivos. O objetivo da teoria evolutiva é explicar a origem desta descontinuidade e, portanto, da biodiversidade. E isso pode ser feito extrapolando os resultados dos estudos experimentais populacionais realizados pelos geneticistas. O segundo capítulo, *Gene Mutation*, é uma apreciação dos trabalhos de Thomas Morgan. Dobzhansky faz um resumo dos estudos realizados no início do século 20 que modificaram o conceito original de mutação de Hugo de Vries. Ele demonstra que as mutações são frequentes e seus efeitos no genótipo geralmente pequenos. Além disso, não existem evidências de que a origem das mutações seja direcionada pelo ambiente. Dobzhansky segue no capítulo seguinte, *Gene Mutation as a Basis for Racial and Specific Differences*, a exemplificar os diversos estudos realizados pela escola russa de genética de populações. As pequenas mutações observadas em laboratório por Morgan também ocorriam nas populações naturais, conforme



constatado por Chetverikov e seus colegas. Além disso, essas mutações encontram-se em frequências diferentes nas diversas raças de uma espécie. Isso fez que Dobzhansky defendesse a importância da análise da geografia dos genes.

No quarto capítulo, *Chromosomal Changes*, ele demonstra que as grandes mutações cromossômicas (translocações, inversões etc.), observadas em laboratório, também segregam nas populações naturais. Dobzhansky discorre sobre a importância da ordem dos genes, defendendo que a ideia de que essas unidades atuam independente do contexto cromossômico em que se localizam é incorreta, pois grandes alterações cromossômicas possuem efeitos fenotípicos significativos. O quinto capítulo, *Variation in Natural Populations*, é uma das partes do texto que evidenciam mais explicitamente a influência de Sewall Wright no pensamento de Dobzhansky naquele momento. O capítulo inicia com a afirmação de que a variância genética observável nas populações é a fonte de toda a evolução. Existe uma continuidade entre a variação encontrada entre as raças das populações e as espécies. Para compreender a distribuição da variação dentro e entre espécies, o tamanho das populações é relevante, pois ele entende que a deriva genética pode atuar na formação de raças. Consequentemente, o processo de diversificação não seria necessariamente guiado por seleção natural.

Selection é o título do sexto capítulo da obra. Apesar do título, na edição de 1937 do livro, Dobzhansky reconhece que a seleção natural não é o único fenômeno atuando na geração da biodiversidade, embora afirme sua primazia. Possivelmente para convencer os leitores da tradição naturalista, ele demonstra a eficiência da seleção natural na fixação de características fenotípicas, seguindo os argumentos desenvolvidos por Fisher e Haldane. Posteriormente, há uma apresentação do equilíbrio entre a seleção natural e a deriva genética, chamando a atenção, mais uma vez, para a relevância do tamanho das populações. No sétimo capítulo, *Polyploidy*, Dobzhansky discorre sobre a importância da poliploidização como um mecanismo de formação de espécies instantâneas, principalmente em plantas. Na sequência, encontramos o capítulo intitulado *Isolating Mechanisms*, em que os mecanismos de isolamento – um termo inventado por Dobzhansky – são analisados em detalhe. É neste capítulo que ele demonstra como as discontinuidades entre as espécies podem ser criadas. Neste sentido, há uma preferência pela especiação associada ao isolamento causado pelo espaço (geográfico), apesar de ele reconhecer a possibilidade de isolamento em simpatria, embora este termo ainda não fosse utilizado. Em *Hybrid Sterility*, o nono capítulo, há uma listagem de casos de esterilidade de híbridos, principalmente por alterações cromossômicas. *Species as Natural Units* é decimo e último capítulo da obra. Dobzhansky convida os geneticistas a estudarem especiação, pois as espécies seriam entidades naturais criadas por mecanismos de isolamento que deveriam ser



estudados pelos geneticistas. Assim, no seu *grand finale*, ele defende que é possível uma síntese entre genética e história natural.

De maneira geral, a estrutura do livro, assim como as linhas de argumentação de Dobzhansky influenciaram profundamente a forma como a biologia evolutiva é apresentada aos estudantes. Essencialmente, mesmo livros contemporâneos da disciplina guardam a essência da apresentação feita por ele em 1937. Além disso, em muitas universidades, os cursos de biologia evolutiva são majoritariamente lecionados por pesquisadores com treinamento em genética, ao invés de história natural.

As outras obras canônicas da Síntese moderna

Na sequência cronológica ao clássico de Dobzhansky, considera-se que *Systematics and the Origin of Species* (1942) de Ernst Mayr seja uma obra seminal para a unificação das ciências biológicas. Conforme apresentamos, Mayr era uma naturalista que, através da Pedra de Rosetta de Dobzhansky, entenderia que sua experiência em taxonomia e biogeografia das aves o permitira iluminar alguns problemas importantes em biodiversidade. Especialmente na compreensão da especiação. Podemos identificar o seguinte argumento central na obra: se a especiação é um processo de transformação gradual, então é possível encontrar na natureza exemplos de cada estágio desse processo. Mayr, usando seu extenso conhecimento de naturalista, conclui que existem evidências abundantes sobre a natureza gradual do processo, pois é possível encontrar pares de espécies irmãs em graus diferentes de diferenciação fenotípica. Além disso, a especiação geográfica seria o tipo mais comum de fator de diversificação nos animais. Devido a ocorrência de gradações fenotípicas desde a diversidade intra-específica até níveis maiores, Mayr concorda com Dobzhansky de que os fenômenos microevolutivos são suficientes para explicar as diferenças macroevolutivas.

Assim como Dobzhansky, ele também argumenta em favor da realidade das espécies biológicas, entendendo, portanto, que a unidade do processo evolutivo são as espécies como entidades populacionais. Ao longo de sua carreira, Mayr iria repetidamente lembrar da relevância de entender espécies como entidades populacionais. *Systematics and the Origin of Species* é a primeira grande revisão sobre o problema da especiação publicada no século 20. Mayr defendia que esta seria uma das principais contribuições dos naturalistas. Existe uma tentativa de estabelecer uma terminologia para a análise do processo de especiação. Termos comumente usados na literatura técnica das ciências biológicas como alopatria, simpatria e espécies crípticas foram elaborados por Mayr. O livro é



finalizado com uma interessante investigação sobre os macropadrões da biodiversidade. Uma análise que, em linhas gerais, se assemelha aos estudos contemporâneos de macroecologia.

Em 1944, o paleontólogo do *American Museum of Natural History* George G. Simpson publicou seu *Tempo and Mode in Evolution*, obra que também seria incluída na lista dos livros canônicos da Síntese moderna. Simpson objetiva responder uma pergunta importante para uma possível unificação da biologia através da biologia evolutiva – os achados da recém ciência da genética são compatíveis com o registro fóssil? Assim como na obra de Mayr, também podemos identificar um argumento central em *Tempo and Mode*: se a microevolução de fato explica a macroevolução, então as taxas de evolução fenotípicas microevolutivas devem ser compatíveis com as macroevolutivas. Embora geneticistas pudessem medir a taxa fenotípica - o acúmulo de diferença fenotípica por unidade de tempo - dentro das espécies, Simpson entendia que apenas a paleontologia poderia oferecer valores da taxa de evolução fenotípica entre linhagens com divergências antigas, pois esta disciplina tem a dimensão do tempo como central em suas análises.

Após analisar diversos casos, majoritariamente em mamíferos, Simpson concluiu que as observações do registro fóssil eram compatíveis com os diversos modelos de divergência genética propostos até aquele momento. Ele também afirma que a diversificação seria um processo majoritariamente adaptativo, ou seja, guiado por seleção natural. As linhas de tendência de evolução fenotípica, uma das observações que motivou o desenvolvimento de hipóteses ortogenéticas, seria resultado da ação de processos adaptativos sequenciais.

Seguindo a linha de Dobzhansky e Mayr, também encontramos em *Tempo and Mode* a proeminência da seleção natural como principal processo atuando da diferenciação das espécies. Além disso, assim como em Mayr, temos uma argumentação favorável à diferenciação fenotípica gradual. Outros processos, entretanto, teriam relevância. Simpson admite a possibilidade do que denominou de evolução quântica, que seria uma diferenciação acentuada do fenótipo num curto período de tempo, geralmente após o processo de especiação. Assim, ele caracterizou os seguintes regimes de evolução: horotélico, taquitélico e braditélico. Os dois últimos associados à aceleração e a diminuição comparativas das taxas evolutivas. Novamente, também encontramos nesta obra menções aos estudos de Sewall Wright, em especial no amplo uso da abstração das paisagens adaptativas.

A obra de Stebbins, *Variation and Evolution in Plants* (1950), é considerada a conclusão do período da Síntese moderna. A motivação da obra é verificar se as conclusões dos estudos de Dobzhansky, Mayr e Simpson (DMS) também se aplicariam às plantas. Até aquele momento, as obras da Síntese



tratavam fundamentalmente da diversidade animal, em particular de vertebrados terrestres e alguns grupos de insetos. Carecia uma investigação mais aprofundada da biodiversidade vegetal. Teoricamente, esta tarefa seria desempenhada pelo botânico Edgar Anderson que, juntamente com Ernst Mayr, proferiu Jesup Lectures na Universidade de Columbia com foco da diversidade das plantas. Inicialmente, a obra de Mayr cobriria a parte zoológica de um livro em co-autoria com Anderson, que seria responsável pela parte botânica. Entretanto, Anderson adoeceu e não conseguiu concluir sua parte do livro a tempo, permitindo que Mayr ampliasse a parte zoológica que resultaria em seu *Systematics* de 1942. Desta forma, desde essa época, uma grande revisão botânica inserida no contexto da Síntese era ausente.

Stebbins era o pesquisador à altura desta tarefa. Amigo de longa data de Dobzhansky, era um botânico com amplo conhecimento de sistemática e genética. Desta forma, sua escolha foi, de certa forma, natural. Portanto, objetivando comparar o estado da arte do conhecimento sobre a biologia evolutiva das plantas com as obras anteriores, Stebbins argumentou que as bases teóricas estabelecidas por DMS também explicariam a evolução das plantas. Não surpreendentemente, a seleção natural também seria o processo evolutivo que teria majoritariamente atuado na diversificação das linhagens vegetais. Embora escrito segundo o roteiro geral pré-estabelecido por DMS, *Variation* possui algumas observações originais importantes. Stebbins fez uma análise detalhada da relevância da poliploidização como mecanismo de especiação em plantas e avaliou como o processo de aclimação – a variação fenotípica ambiental – diferenciaria o modo de evolução dos vegetais quando comparados aos animais.

Hereges e esquecidos da Síntese

As quatro obras mencionadas anteriormente, o cânone, certamente não foram os únicos estudos gerais sobre princípios evolutivos publicados entre 1935-1950. Já tivemos a oportunidade de listar anteriormente outras obras. Destas, duas foram particularmente influentes: *The Material Basis of Evolution* e *Organisers & Genes*, ambas publicadas em 1940. *The Material Basis* é a obra mais comentada do biólogo alemão, naturalizado estadunidense, Richard Goldschmidt. Pode-se afirmar que a obra de Goldschmidt tenha sido a mais anti-Síntese dos estudos publicados no período. Das “heresias” da obra, talvez a mais relevante seja a argumentação do autor contra o gradualismo filético como explicação para a diferenciação genética entre as categorias taxonômicas mais altas (filos, ordens etc.). Lembremos que Goldschmidt era um embriologista de formação e, anos antes, já havia



atacado Morgan e sua noção de que o fenótipo poderia ser mapeado no genótipo com facilidade, uma das prerrogativas para a análise mendeliana de caracteres. Assim como W. Castle, Goldschmidt entendia que o funcionamento dos genes era fundamental para compreender a origem do fenótipo.

A insatisfação de Goldschmidt com o neo-darwinismo é uma consequência direta de suas críticas iniciais à análise da hereditariedade conforme proposta por Morgan. Ele entendia que, se a diferença genética entre os filios animais fosse oriunda apenas do acúmulo de micromutações conforme aquelas observadas por Morgan e colaboradores, então a natureza das diferenças entre espécies seria apenas quantitativamente diferente daquela observada entre as populações de uma espécie. Mas Goldschmidt achava que, quando espécies, por exemplo, de diferentes filios são comparadas, observamos diferenças qualitativas. Isso indicaria que o tipo de mutação responsável pela origem de novos filios deve ser qualitativamente diferente daquela que origina, por exemplo, as raças de uma mesma espécie. Sendo assim, um processo completamente gradual de acúmulo dessas mutações não explicaria a diferença fenotípica entre os filios. Consequentemente, processos não-graduais (saltacionistas) devem atuar em macroevolução e diversificação das linhagens.

Essas mutações responsáveis pelo aparecimento das categorias taxonômicas acima da espécie seriam mutações sistêmicas (macromutações) que modificariam o processo de desenvolvimento embrionário, resultando em fenótipos que apresentam um hiato com relação à variação gradual intraespecífica. Dentro das espécies, os indivíduos que possuem essas mutações sistêmicas seriam os famosos monstros esperançosos (*hopeful monsters*). Goldschmidt se contrapõe, portanto, a noção de que o neo-darwinismo pode explicar o processo de especiação. Além disso, discorda sobre a relação entre a variação geográfica como uma primeira etapa para o processo de especiação (alopátrica). A variação geográfica seria gradual, causada pelas micromutações de Morgan, e sem relação com a especiação. Em resumo, Goldschmidt poria um sinal de diferença entre uma das igualdades mais fundamentais da Síntese evolutiva, concluindo que microevolução não explica a macroevolução. Segundo o próprio, uma das principais motivações de Mayr em escrever se *Systematics* foi rebater os argumentos de Goldschmidt.

Embora um herege ainda em vida, Goldschmidt foi um dos primeiros a observar que os arquitetos da Síntese ignoraram a chamada “genética fisiológica”, ou seja, o funcionamento dos genes, no processo evolutivo. Um dos exemplos mais óbvios da relevância da regulação e funcionamento dos genes é o desenvolvimento do embrião. Seguindo uma lógica de Weismann, posteriormente organizada por de Beer e J. Huxley, apenas as células germinativas seriam relevantes para o processo evolutivo, pois



estas é que são passadas para a geração seguinte. Entretanto, as células germinativas sozinhas não constituem o organismo, que é o alvo da seleção natural. Além disso, a transformação do zigoto até um indivíduo em idade reprodutiva requer a ação coordenada de genes ao longo do desenvolvimento. Assim, muitos biólogos entendiam que, ignorar o desenvolvimento, seria deixar uma parte fundamental da equação de fora.

Numa tentativa de incorporar teoricamente a ação dos genes no desenvolvimento, o biólogo britânico Conrad Waddington, em seu *Organisers & Genes*, iria conceber uma abstração popular da paisagem adaptativa Wright chamada de *paisagem epigenética*. A obra de Waddington é uma revisão do que se conhecia sobre os mecanismos do desenvolvimento até aquele momento. Assim como Godschmidt, ele conclui que o entendimento da evolução será incompleto se ação dos genes não for considerada, pois o tempo em que os genes são ativados e a concentração de seus produtos são fundamentais para entender a passagem de um zigoto unicelular para um adulto reprodutivo multicelular.

A paisagem epigenética de Waddington é uma superfície multidimensional em que a forma dela é estabelecida pela ação dos genes num nível abaixo. Assim, vales e montanhas são criados pela interação dos genes. O desenvolvimento é como um rio correndo por essa paisagem. O curso do rio, o caminho do desenvolvimento, será estabelecido pela superfície. A ação dos genes, portanto, canalizaria o rio do desenvolvimento. Neste processo de canalização do curso das águas, assim como numa paisagem geográfica, pequenas mudanças geológicas não alteram o curso principal das águas. Com o desenvolvimento ocorreria algo similar – a ação coordenada dos genes durante o desenvolvimento é, de certa forma, robusta às pequenas alterações (mutações ou modificações ambientais), mantendo o curso normal do desenvolvimento num processo denominado de canalização. Apesar de criativa, a abstração de Waddington não resultou em desenvolvimentos teóricos significativos, embora tenha sido lembrada com frequência nos últimos anos com a avanço das pesquisas sobre herança epigenética.

Após a Síntese

Uma visão geral do período

Nos anos de 1960, o alcance da seleção natural era tão extenso que o entendimento que os biólogos tinham acerca da variação genética dependia intimamente da ação desta força. Alguns achavam que nos diversos loci ao longo do genoma existiria pouca variação alélica e encontraríamos a maior parte



destes loci fixados por seleção direcional para uma forma alélica apenas. Por outro lado, alguns evolucionistas supunham que a variação genética seria algo positivo para as populações naturais e, portanto, encontraríamos uma frequência alta de loci heterozigotos. Neste momento, apesar da estrutura do DNA ser conhecida e do código genético também ter sido decifrado, não existiam métodos de estudo da variação alélica em larga escala, ao longo de vários loci. Uma tentativa bem-sucedida neste sentido foi feita pelos geneticistas Richard Lewontin e Jack Hubby em 1966. Esses autores estudaram a variação genética de forma indireta, analisando a variação proteica através de eletroforese de isoenzimas. Na prática, a técnica subestimava a variação genética, pois não acessava a variação do DNA diretamente. Entretanto, surpreendentemente, os autores encontraram uma quantidade grande de polimorfismo molecular em populações de *Drosophila pseudobscura*. A frequência observada de heterozigotos era muito maior do que a esperada por qualquer uma das escolas de pensamento evolutivo existentes no final dos anos 60.

Em 1962, o químico Linus Pauling e o bioquímico suíço Emile Zuckerkandl verificaram que a comparação entre sequências de aminoácidos da hemoglobina de diferentes espécies de mamíferos resultava num número de substituições, ou seja, diferenças no número de aminoácidos, que era relacionado com o tempo de separação evolutiva destas espécies. Assim, a comparação das hemoglobinas de humanos e bois apresentava um número similar de diferenças que a comparação das hemoglobinas de humanos e cachorros, pois tanto os bois quanto os cachorros estão compartilhando um ancestral em comum com os humanos há aproximadamente 100 milhões de anos. Em 1963, o bioquímico Emmanuel Margoliash fez uma observação similar para o citocromo *c* de vertebrados. Estas observações, denominadas de *relógio molecular*, eram contrárias à hipótese de que a seleção natural era a principal força mantenedora da variação genética nas populações e espécies. Afinal, como uma proteína como o citocromo *c* poderia acumular substituições a uma taxa similar em espécies com biológicas tão distintas quanto peixes e mamíferos? A observação do relógio molecular entre espécies e as novas medidas de polimorfismo molecular nas populações naturais inauguraram a disciplina da *evolução molecular*.

Desta forma, o estudo da variação molecular intra e interespecífica nos anos de 1960 levantou dados contrários às hipóteses feitas por pesquisadores que ainda seguiam os preceitos da fase dura da síntese evolutiva. A heterozigosidade alta não poderia ser explicada por seleção balanceada, pois isso implicaria numa alta carga genética nas populações naturais. Por outro lado, a homogeneidade das taxas de evolução molecular entre as espécies também não poderia ser explicada por seleção natural. Na tentativa de elucidar estes novos problemas trazidos pelos dados moleculares, o geneticista



japonês Motoo Kimura estudou derivações teóricas de qual seria a dinâmica esperada da variação molecular na ausência de seleção natural, com processos estocásticos, notavelmente a deriva genética, sendo o fator primário na evolução de novos alelos mutantes. Neste cenário, esses novos alelos, oriundos por mutação, não confeririam ao indivíduo que o possuísse nenhuma vantagem ou desvantagem. Seria uma variação neutra, invisível para os olhos da seleção natural. Kimura percebeu que, se a maioria dos alelos observados nos diversos loci consistir de alelos neutros, os valores esperados de heterozigosidade se aproximariam dos valores observados e, além disso, o relógio molecular poderia ser explicado. Kimura propôs então que, ao nível molecular, a maioria do polimorfismo observado nas populações consiste de uma etapa transitória até a fixação alélica por deriva. A seleção natural sem dúvida continuaria a ter importância fundamental nas populações, mas esta seria muito mais associada à eliminação de alelos deletérios que a fixação de novos alelos vantajosos por seleção direcional ou manutenção de heterozigotos por seleção balanceada. Ao longo dos anos da década de 1970, Kimura desenvolveu suas ideias em parceria com sua colega de trabalho, a geneticista japonesa Tomoko Ohta. Ao final dos anos 70, a *teoria neutra* da evolução molecular estava desenvolvida.

Na década de 1970, além da teoria neutra, novas linhas de pesquisa em biologia evolutiva floresceram. A tradição selecionista em biologia evolutiva seria alvo recorrente de críticas. Algumas das críticas mais importantes viriam de estudos sobre a dinâmica macroevolutiva. Após uma série de trabalhos que analisaram a evolução da variação dentro e entre espécies intimamente relacionadas, os paleontólogos Stephen Jay Gould e Niles Eldrege retomariam às ideias de G.G. Simpson sobre o tempo e o modo do processo de especiação sustentariam que boa parte do registro fóssil não manifesta um processo gradual de diferenciação fenotípica das linhagens. Gould e Eldrege sugerem então que o processo de especiação e consequente diferenciação fenotípica ocorreria, em termos geológicos, de forma rápida, principalmente em pequenos isolados populacionais localizados periféricamente na distribuição da linhagem. Este padrão resultaria numa mudança pontuada da morfologia no tempo e, consequentemente, os autores denominariam o processo de *equilíbrio pontuado*. Análises de padrões macroevolutivos também motivaram a contestação de que o processo evolutivo seria, de alguma forma, progressista. No início dos anos 70, o biólogo Leigh van Valen observou que o tempo de vida das espécies biológicas era aproximadamente equivalente, independentemente da idade desta espécie. Poucas espécies apresentam um tempo de existência longo. Se as espécies apresentassem algum progresso ao longo do tempo evolutivo, esperaríamos que espécies mais recentes apresentassem uma duração maior. Van Valen concluiu que seus dados sugeriam que as espécies estão em constante processo de se aperfeiçoar às condições contemporâneas. Assim, se alguma espécie apresenta um



avanço adaptativo, uma outra espécie geralmente reponde a esse avanço também com novidades evolutivas. Por exemplo, se uma espécie de presa evolui características que a permite escapar da predação com maior frequência, a espécie predadora deverá evoluir algo em resposta ou será invariavelmente extinta. Essa dinâmica é conhecida como *rainha vermelha* ou *rainha de copas*, em alusão ao personagem de Lewis Carroll que deveria correr mais rápido que pudesse para permanecer no mesmo lugar.

Ainda nos anos de 1970 houve a ampliação de algumas abordagens teóricas no estudo do comportamento animal como a teoria de *seleção de parentesco*, de William Hamilton, que oferecia uma explicação darwinista para a evolução do comportamento altruísta nos animais, incluindo sociedades de insetos, e a análise de *estratégias evolutivamente estáveis*, de John Maynard Smith, que utilizou a matemática da teoria dos jogos de John Nash na análise de situações de conflito. Todas essas teorias de alguma maneira dependiam, em algum grau, que a seleção natural atuasse primariamente ao nível do gene. Essa visão foi popularizada pelo então etólogo Richard Dawkins em seu livro *O Gene Egoísta* de 1976. A análise das bases genéticas do comportamento foi sumarizada e estendida para as populações humanas no livro *Sociobiology* do entomólogo americano Edward O. Wilson. Lançado em 1975, o livro atraiu uma quantidade considerável de críticas, pois supunha-se que a linha de pesquisa promovida por Wilson levaria a uma visão puramente determinista do comportamento humano. Em resposta, biólogos Richard Lewontin e Stephen Jay Gould, ambos da Universidade de Harvard, a mesma instituição de Wilson, rebateram suas ideias em publicações, muitas delas voltadas para o público leigo.

Os anos da década de 1980 começaram marcados pelo debate da validade da teoria neutra de Kimura. A universalidade do relógio molecular foi empiricamente destituída e a discrepância entre medidas observadas de heterozigiosidade nas populações naturais e aquelas esperadas pela teoria de Kimura aumentou conforme novos estudos foram realizados. A seleção natural não parecia ser tão irrelevante ao nível molecular quanto Kimura afirmava. Teóricos mostraram que os valores observados poderiam também ser explicados com a variação do coeficiente de seleção ao longo do tempo e do espaço. A teoria neutra parecia estar desacreditada. Em 1983, entretanto, a descoberta da reação em cadeia da polimerase (PCR) possibilitou o estudo da variabilidade genética primária, ou seja, aquela que existe nas moléculas de DNA em si. Entretanto, o sequenciamento de nucleotídeos ainda era um processo excessivamente custoso e técnicas alternativas baseadas em digestão por endonucleases seguidas de eletroforese de ácidos nucleicos tornaram-se progressivamente comuns. Embora a teoria neutra e o relógio molecular não fossem estritamente observados nos dados empíricos, evolucionistas



perceberam que as derivações matemáticas de Kimura consistiam de um conjunto bem organizado de hipóteses nulas para o estudo da seleção natural ao nível molecular. Desta forma, paradoxalmente, a teoria neutra forneceu um arcabouço fundamental para a análise de hipóteses alternativas, frequentemente associadas à ação da seleção natural. A biologia molecular cresceu de forma exponencial e, pela primeira vez, biólogos começaram a compreender as bases genéticas do fenótipo. A descoberta dos genes homeóticos abriu uma enorme fronteira na biologia. Agora, a unidade da forma, investigada intensamente pelos naturalistas no início do século 19 poderia ser compreendida em sua natureza mais íntima – o DNA. A constatação de que os genes homeóticos são homólogos em todos os animais e que a determinação dos planos de corpo dos metazoários é feita pelos mesmos mecanismos em organismos tão distantes quanto uma mosca e um camundongo ruiu com todas as hipóteses sobre a heterogeneidade molecular do desenvolvimento animal. Nas décadas anteriores, cientistas como Ernst Mayr conjecturavam que o desenvolvimento dos animais deveria ter evoluído independentemente nos diferentes filos. Nada poderia estar mais incorreto. Surpreendentemente, a vida funciona como peças de Lego, criando formas novas com o mesmo material básico. Era a genética evolutiva do desenvolvimento, uma área que seria posteriormente cunhada de evo-devo.

A década de 1990 assistiu a expansão das tecnologias de sequenciamento de nucleotídeos. A disponibilidade do sequenciamento automático de moléculas de DNA produzia uma quantidade crescente de sequências. Bancos de dados públicos foram criados para armazenar estas sequências para a comunidade científica. Enfim, o sonho de cientistas do século 19 como Ernst Haeckel e E. Ray Lankester era tangível – a *Árvore da Vida*, a filogenia dos vários domínios da Vida na Terra poderia ser conhecida. Uma sequência sem precedentes de trabalhos de filogenia molecular de metazoários, plantas, fungos, procariontes e literalmente todas as outras grandes linhagens de seres vivos apareceu em revistas científicas. As ideias sobre as relações evolutivas dos filos animais seriam intensamente abaladas. Questões centenárias como, por exemplo, o monofiletismo dos artrópodes, que tanto intrigou cientistas como a zoóloga britânica Sidnei Manton, agora poderiam ser resolvidas. O aumento da disponibilidade de sequências foi acompanhado pelo desenvolvimento de novos métodos de reconstrução filogenética.

Os anos noventa do século 20 também foram marcados por um dos maiores projetos de colaboração científica multinacional da história humana – o Projeto Genoma Humano. Logo no início da década, um consórcio internacional, que incluiu cientistas brasileiros, fora estabelecido com o objetivo audacioso de obter toda a sequência de nucleotídeos dos cromossomos humanos. Em 1999, o primeiro rascunho do genoma humano já era conhecido. A biologia comparada agora poderia ser feita não



apenas com dados obtidos do fenótipo e de poucos genes, a comparação de todo o genoma era uma realidade. Era o início da era ‘ômica’. Antigas disciplinas vestiriam agora a nova roupagem da genômica.

A descoberta das bases moleculares da variação e herança

Não há dúvidas sobre a enorme extensão do impacto que o desenvolvimento da biologia molecular teve para o entendimento da evolução da biodiversidade. Lembremos que uma parcela importante dos debates sobre a mecânica do processo evolutivo no início do século 20 se relacionou com as diversas hipóteses sobre a origem e a natureza da variação genética e sua relação com a variação fenotípica. No século 19, a origem da variação e até mesmo sua distribuição nas espécies era um problema sem solução. Não havia uma delimitação clara da diferença entre a variação somática e das células germinativas e a maioria dos biólogos entendiam que haveria algum tipo de passagem de informação entre as células somáticas e as germinativas, possibilitando a herança de características influenciadas pelo ambiente. August Weismann foi um raro oponente destas hipóteses e configura um dos poucos biólogos do fim do século 19 com ideias visionárias sobre variação e herança. A própria análise da distribuição da variação era ainda primária. Galton seria um dos pioneiros na análise quantitativa da variação contínua, enquanto Bateson faria uma defesa formal da importância do estudo da variação em biologia, além de associar a variação discreta com o problema da origem das espécies. Contudo, as bases moleculares da variação e herança eram consideravelmente obscuras na transição entre os séculos 19-20.

A relação entre a variação genética e a fenotípica começou a ser elucidada no início do século 20, dos experimentos com linhagens puras de Johanssen, passando pelos estudos de Nilsson-Ehle e Edward East, até a sumarização teórica de Fisher em 1918, os biólogos já entendiam que exista um componente do fenótipo herdável e outro sujeito à variação ambiental, embora natureza química do componente herdável fosse desconhecida. Após Fisher, ficou mais evidente que o mapeamento entre genótipo e fenótipo era mais simples e a ação seleção natural era mais previsível se a variação genética fosse completamente aditiva, idealmente com a participação de vários loci de pequeno efeito aditivo no fenótipo. Essa interpretação simplista era criticada por pesquisadores que trabalhavam com genética fisiológica e desenvolvimento, pois estes sabiam que alguns genes atuavam como modificadores da expressão de proteínas. Goldschmidt e Waddington eram algumas das vozes contrárias ao modelo completamente aditivo da interação entre genótipo e fenótipo. Independente das



críticas à simplificação do mapeamento genótipo-fenótipo, próximo da metade do século, a maioria dos biólogos entendia que o ambiente não conseguiria informar a molécula da hereditariedade. Desta forma, duas premissas básicas eram consideradas nas discussões o processo evolutivo: (1) as características influenciadas pelo ambiente não seriam herdadas; e (2) o processo de geração de variação não era direcionado para responder às demandas do ambiente. O primeiro item seria alvo de um número maior hipóteses alternativas que o segundo.

A herança de características adquiridas, um dos componentes do pensamento de Lamarck, ainda encontrava um número impressionantemente grande de defensores na metade do século. Diversas hipóteses de herança epigenética, ou seja, heranças de características armazenadas fora do material genético existiam. Desde componentes da química do citoplasma até a troca de substâncias verticalmente entre pais e filhos. Hoje sabemos que, de fato, a herança epigenética de características fenotípicas é comprovada, embora as consequências evolutivas em longo prazo deste tipo de herança não sejam claras. Por volta de 1940, a quase totalidade da comunidade biológica descartava uma direcionalidade finalista do processo de geração de variação. Entretanto, muitos ainda entendiam que, embora o ambiente não influenciasse a criação da variação para responder às demandas ambientais, a origem da variação não seria completamente livre, estando limitada de alguma forma por restrições físico-químicas. Desta forma, o universo de possibilidades mutacionais não seria completamente livre para ser explorado, pois alguns tipos estariam fisicamente inalcançáveis em sua própria geração.

O cerne de toda a discussão sobre a variação estava, sem dúvida, associado às premissas básicas do processo evolutivo por seleção natural concebido por Darwin. Conforme resumido por Stephen J. Gould, ao associar o processo de divergência entre as espécies à ação da seleção natural positiva, ou seja, à adaptação em si, Darwin admitia que a seleção natural seria uma força primariamente criadora e não apenas mantenedora ou eliminadora. A ação criadora da seleção natural requer que a variação possua três características básicas: (a) abundante em quantidade, (b) infinitesimal em relação ao desvio da média e (c) isotrópica. Ela deve ser abundante nas populações, caso contrário, limitaria a ação adaptativa da seleção. Da mesma forma, a variação existente deve desviar infinitesimalmente do valor atual da característica fenotípica. Assim, a seleção pode ajustar o valor da característica para mais ou para menos. Por fim, o isotropismo da variação significa que ela não tem direcionalidade e, portanto, todas as formas (infinitesimalmente próximas ao valor atual) são criadas e estão segregando nas populações. A invalidação de qualquer uma dessas características restringe a atuação da seleção como uma força criadora, pois evidencia que outros processos, notavelmente a mutação, tem primazia



no processo da divergência entre as espécies, fazendo que este não seja majoritariamente adaptativo e gradual.

No início do século, essas três características foram claramente identificadas pela primeira geração de geneticistas mendelistas e mutacionistas, principalmente a tríade Bateson, de Vries e Morgan. Na verdade, eram justamente nesses três pontos que eles mais discordavam em relação ao processo evolutivo darwiniano. Afinal, naquele momento, o entendimento sobre a natureza da variação e da herança tinha sido profundamente modificado. Lembremos que, mesmo para os contemporâneos de Darwin, essas premissas eram problemáticas. Enquanto Thomas Huxley achava desnecessário que Darwin insistisse numa variação infinitesimal, impossibilitando mudanças não graduais do fenótipo, Lyell não concordava com a criatividade da seleção natural. Numa feliz analogia com a tríade de divindades do hinduísmo, ele afirmou que entendia que seleção natural poderia atuar como Vishnu (a mantenedora) ou Shiva (a destruidora), mas não como Brahma (a criadora).

Assim sendo, os desenvolvimentos do entendimento sobre a variação e hereditariedade ao longo do século 20 certamente teriam relação direta com a compressão do processo evolutivo, principalmente pela legitimação da interpretação darwiniana realizada pelos arquitetos da Síntese, notavelmente após 1950. O desvendar das bases moleculares da variação e herança forneceriam algumas das evidências mais fortes para os críticos do núcleo darwiniano, embora também tenham sido usados como evidência para ratificar o processo evolutivo conforme estruturado durante as décadas da Síntese. Um dos primeiros resultados relevantes da crescente disciplina da biologia molecular foi a relação entre um gene e uma enzima obtido por Beadle e Tatum em 1940, pois significaria o início da compreensão de como o material genético era mapeado no fenótipo e, conseqüentemente, a origem última da variação dentro e entre as espécies. Já em 1949, Linus Pauling encontraria a mutação na molécula de hemoglobina responsável pela anemia falciforme nos humanos, estabelecendo uma relação direta entre a genética mendeliana e a biologia molecular.

Apesar da resolução efetiva do problema da finalidade das mutações requerer o conhecimento da estrutura da molécula informacional dos sistemas vivos, em 1943, e portanto antes da descoberta da composição e estrutura do material genético, Luria e Delbruck desenharam um experimento engenhoso para testar se o ambiente de alguma forma direcionava as mutações de forma a responder às demandas imediatas deste. Estudando a resistência de *E. coli* ao bacteriófago T1, eles inicialmente deixaram culturas da bactéria crescerem independentemente, replicando as culturas durante um determinado número de gerações e posteriormente, averiguaram quais culturas eram resistentes à



inoculação pelo fago. Luria e Delbruck hipotetizaram que, se o vírus induz as mutações, as linhagens resistentes ocorreriam de forma homogênea entre as placas e não teriam relação genealógica, ou seja, ocorreriam nas placas independentemente das mutações herdadas. No caso de não indução, as mutações já teriam ocorrido na etapa de crescimento, antes da exposição ao vírus e, além disso, as placas que contivessem as mutações de resistência seriam justamente aquelas com uma origem comum. Isso resultaria numa variação maior do número de culturas resistentes entre as placas. Os resultados encontrados corroboraram a hipótese da não indução. Em 1952, a noção de que o ambiente não direcionaria o processo mutacional foi também corroborada pelo experimento de Joshua e Esther Lederbeg, que demonstraram que as mutações de resistência à penicilina de *E. coli* existiam antes da exposição das bactérias ao antibiótico ao invés de seres induzidas.

Em 1953, num sucinto artigo na revista *Nature*, James Watson e Francis Crick propuseram uma estrutura para a molécula do ácido desoxirribonucleico. A elucidação da composição química do material genético já estava completa em 1953 após uma série de experimentos que se tornaram clássicos reproduzidos nos livros textos de genética até hoje. O DNA foi descoberto no final do século 19 e, no início do século 20, o RNA também já era conhecido. Também já se sabia que o DNA estaria localizado no núcleo das células eucarióticas, enquanto o RNA seria uma molécula encontrada majoritariamente no citoplasma. Em 1928, Frederick Griffith demonstrou a possibilidade de transformação de bactérias *Pneumococcus* utilizando células mortas de outra linhagem virulenta da mesma bactéria, sugerindo que o DNA era o agente o transformador. Na década de 1940, a comprovação do poder transformador do DNA de *Pneumococcus* foi realizada no experimento de Oswald Avery, Colin MacLeod e Maclyn McCarty. Entretanto, alguns pesquisadores ainda hesitavam em aceitar que uma molécula aparentemente simples, contendo apenas quatro nucleotídeos e fosfato poderia ser responsável por armazenar a informação primária dos sistemas vivos. A prova da capacidade informacional da molécula aconteceria em 1952, no experimento de Alfred Hershey e Martha Chase com fagos T2 marcados com fósforo radioativo. Entretanto, naquele momento, a estrutura da molécula ainda era desconhecida. Utilizando os resultados de difração de raio-X do DNA de *E. coli* obtidos por Raymond Gosling, o estudante responsável pela famosa “foto 51”, Rosalind Franklin e Maurice Wilkins, além da estrutura incorreta proposta por Linus Pauling e Robert Corey, Watson e Crick sugeriram a famosa estrutura da dupla hélice.

Conforme sugerido no próprio artigo de 1953, a estrutura da dupla hélice insinuaria claramente o mecanismo semiconservativo de duplicação da molécula, posteriormente comprovado no experimento de Matthew Meselson e Franklin Stahl através de isótopos de hidrogênio e *E. coli*.



Curiosamente, este mecanismo havia sido cogitado em 1927 pelo visionário geneticista russo Nikolai Koltsov, orientador de importantes evolucionistas russos como Timofeeff-Ressovsky e Dubinin. Posteriormente, Crick impactaria profundamente o pensamento sobre a evolução ao conceituar o chamado *dogma central da biologia molecular*, onde a direção da passagem da informação do DNA para as proteínas ocorreria através de uma molécula intermediária (RNA) e seria *unidirecional*. Isso seria feito a partir de um código de trincas não sobrepostas, posteriormente desvendado por Har Khorana, Robert Holley e Marshall Nirenberg. Ao final dos anos da década de 1950, enfim, as primeiras evidências moleculares que efetivamente destituiriam a possibilidade bioquímica de herança de caracteres adquiridos seriam obtidas.

A partir da década de 1960, portanto, as bases moleculares do mapeamento entre genótipo e fenótipo seriam conhecidas. Isso abriu uma enorme via teórica em biologia evolutiva. Não é coincidência que os modelos teóricos em genética de populações e biologia evolutiva no geral ganharam um grande ímpeto nesta fase. Hipóteses que consideravam um mapeamento direto do genótipo para o fenótipo na determinação do comportamento seriam popularizadas na teoria da seleção de parentesco de William Hamilton (1964) e, posteriormente, na sociobiologia de Edward O. Wilson. Entretanto, o entendimento da rede de interação molecular que determina o fenótipo mostrou-se extremamente complexo de ser desvendado. Num trabalho de 1961 que lhes renderia o Nobel, François Jacob e Jaques Monod descreveram o funcionamento do operon *Lac* de *E. coli*, mostrando como o funcionamento do gene é influenciado pelo ambiente (neste caso, a concentração de glicose no meio). Ficou evidente que o genoma tem um funcionamento dinâmico e que o processo evolutivo não se restringe às mudanças em regiões codificadoras de proteínas. A partir de meados do século 20, o desenvolvimento da biologia evolutiva seria profundamente influenciado pelos avanços em biologia molecular.

Desdobramentos da genética de populações: teorias balanceada e clássica

Anteriormente mostramos que o estabelecimento da genética de populações como disciplina ocorreu através dos trabalhos de Fisher, Wright e Haldane realizados nas décadas de 1920 e 1930. As bases teóricas lançadas por esses pesquisadores serviram como fundamento para as diversas proposições sobre o processo evolutivo elaboradas entre o final da década de 1930 e início dos anos 50. Além da relevância na demonstração quantitativa da possibilidade de compreender as mudanças evolutivas em populações com herança mendeliana, as teorias propostas pelos ‘três grandes’ da genética de populações (neo-darwinismo) derivaram uma interpretação particular do significado da mudança



evolutiva. Conforme sumarizado por Dobzhansky, evolução era equivalente à *mudança de frequências alélicas nas populações*. Essa visão do processo evolutivo teve desdobramentos importantes para a genética de populações nas décadas seguintes. Apenas ao final da década de 1960, um novo formalismo seria adotado pelos pesquisadores. Uma outra característica importante da genética de populações teóricas até os anos 60 foi a *ausência de hipóteses nulas*. Os pesquisadores calculavam os mecanismos de ação da seleção natural sem ter uma base quantitativa para verificar se a evocação da seleção era necessária. Neste sentido, mecanismos alternativos à seleção natural foram progressivamente descartados até a década de 1950. Neste período, segundo Dobzhansky (1955), os geneticistas de populações estavam divididos entre duas teorias principais sobre a diversidade genética nas populações, a *clássica* e a *balanceada*. O surgimento dos primeiros dados sobre a variação molecular nas populações foi crucial para o desdobramento dessa questão.

Antes de estudarmos em detalhes esses desenvolvimentos, é relevante que verifiquemos que o foco na variação das frequências alélicas nas populações, o corpo teórico da genética de populações derivado no início do século era pouco útil para investigar as diferenças genéticas entre as espécies. Efetivamente, mesmo que os primeiros teóricos voltassem seus esforços para este problema, não existiam dados empíricos capazes de fornecer qualquer base experimental para essas teorias. A definição de homologia entre dados não-morfológicos era difícil até a descoberta da química da hereditariedade. Esse desconhecimento também teria uma influência significativa na forma como os primeiros geneticistas de populações avaliavam a importância da mutação em relação a seleção natural. Embora eles entendessem que as mutações eram a fonte primária da variação nas populações, o desconhecimento da natureza química das mutações fez que estes teóricos entendessem estas como majoritariamente deletérias, pois este tipo de mutação era mais fácil de ser observada em macro escala. Apesar de deletérias, quando recessivas, elas poderiam segregar nas populações via heterozigotos e serviriam como um estoque de variação potencialmente útil, conforme sugeria Muller. Nesta fase, os teóricos se questionavam qual seria o efeito relativo da seleção e da mutação na variação da frequência alélica entre as gerações. Usando um modelo simples, com apenas dois alelos A e a , e assumindo uma taxa de mutação recorrente de $A \rightarrow a$ igual a μ_1 , e de $a \rightarrow A$ igual a μ_2 , a variação da frequência do alelo A por geração é igual a $\Delta f_A = \mu_2 - (\mu_1 + \mu_2)f_A$. Se a frequência inicial de A é igual a 0 ($f_A = 0$, alelo inexistente na população), a variação da frequência do alelo A apenas por mutação $a \rightarrow A$ será igual a μ_2 na primeira geração após este novo alelo surgir. Na primeira metade do século 20, achava-se que esse efeito era muito pequeno para ser evolutivamente relevante, pois os valores de coeficiente de seleção medidos empiricamente eram comparativamente



muito altos. Desta forma, a seleção seria muito mais eficaz em modificar as frequências alélicas que a mutação.

A primazia da seleção natural comparada às outras forças evolutivas foi tão acentuada que, ao final do período da Síntese, muitos evolucionistas enxergavam a ação da seleção análoga a de um “escultor” que consegue criar formas atuando nos grãos de argila, uma variação infinitesimal inesgotável existente nas populações. Assim, a variação necessária, criada por mutação, estaria sempre à disposição da seleção natural. A seleção seria, desta forma, uma *força criadora*. Consequentemente, a taxa de evolução seria majoritariamente ditada pela ação da seleção. O foco único na ação da seleção culminou na interpretação de que até mesmo o polimorfismo das populações naturais seria mantido por alguns tipos seleção (balanceada ou dependente de frequência). Essa era uma interpretação diametralmente oposta àquela dos primeiros geneticistas empíricos, como Morgan e de Vries, que enxergavam a seleção como um fator responsável pela *eliminação da variação deletéria*. Desta forma, a seleção seria uma *peneira para as mutações*. O polimorfismo observado nas espécies teria passado pela peneira da seleção e seria, em grande parte, indiferente em termos fisiológicos (neutro) para as populações ou mesmo levemente deletério.

Essas visões alternativas conviveram relativamente em conjunto entre até a década de 1950, na conclusão da Síntese, justamente o período em que ocorreu um endurecimento em torno do entendimento de que a seleção natural seria a principal força evolutiva. A denominação das escolas de balanceada e clássica, realizada por Dobzhansky em 1955, concretiza a polarização, muitas vezes hostil, que ocorreu entre os evolucionistas nessa fase. Curiosamente, uma parcela significativa dos argumentos existentes nesse período foi travada com desconhecimento da diversidade genética efetiva existente nas populações naturais. Lembremos que a estrutura do DNA foi descoberta apenas em 1953 e nenhum segmento do genoma de nenhum organismo era conhecido.

As teorias clássica e balanceada do polimorfismo genético

Estudos empíricos sobre a diversidade genética anteriores aos anos de 1960 eram frequentemente possíveis através da análise de grandes inversões cromossômicas. Dobzhansky e seus associados realizaram diversos trabalhos analisando esse tipo de polimorfismo. Em 1946, juntamente com Wright, ele estudou um tipo específico de polimorfismo cromossômico (inversão ST e CH) em populações de laboratório de *D. pseudobscura*. Eles concluíram que este polimorfismo era mantido nas populações por seleção em favor do heterozigoto. Esta observação motivou Dobzhansky a estender sua investigação dos polimorfismos cromossômicos para populações naturais de *D.*



pseudobscura e *D. persimilis*. Por volta de 1950, ele estava convencido de que a variação genética era mantida nas espécies principalmente por seleção favorável aos genótipos heterozigotos ou dependente de frequência. Essa interpretação, compartilhada por biólogos como Bruce Wallace e E. B. Ford, foi denominada de teoria (ou escola) balanceada.

Entretanto, antes da elaboração desta visão, a maioria dos geneticistas empíricos entendiam que as regiões polimórficas dos genomas eram raras, pois as mutações eram majoritariamente deletérias. Alelos levemente deletérios poderiam segregar nas populações em frequências diretamente relacionadas à taxa de mutação (recorrente) de criação desses alelos. Neste cenário, existiria uma frequência de equilíbrio entre mutação e seleção do alelo levemente deletério que seria dada aproximadamente por $\sqrt{\mu/s}$ se o alelo mutante for totalmente recessivo, onde μ é taxa de origem do alelo levemente deletério e s é o coeficiente de seleção contra o homozigoto recessivo. De qualquer forma, quanto maior a taxa de mutação, maior seria a possibilidade de encontrar um locus polimórfico (μ está no numerador da fórmula), pois o coeficiente de seleção estaria atuando contrário à diversidade (seleção purificadora). Essa visão sobre o polimorfismo genético foi denominada de clássica e, na década de 1950, era defendida originalmente por Muller, James Crow e Motoo Kimura.

A existência de alelos levemente deletérios nas populações significava que, a cada geração, uma parcela dos indivíduos pereceria por seleção negativa. Por exemplo, no caso de um alelo deletério fatal recessivo, o cruzamento de indivíduos *Aa* e *Aa*, ambos com o mesmo valor adaptativo, resultará numa prole onde, em média, 25% dos indivíduos serão *aa* e, portanto, serão eliminados por seleção purificadora. A longo prazo, isso pode apresentar problemas para estabilidade do tamanho da população. Para manter o tamanho da população, cada indivíduo deve gerar um descendente no mínimo. Esse casal deve, portanto, ter dois descendentes para manter a população com tamanho constante. Se existe 25% de chance de um descendente do casal perecer, o casal deve então aumentar a sua fertilidade para recompor essa parcela dos descendentes eliminados por seleção. Neste cruzamento simples, ao invés de 2 filhos, o casal deverá ter 2,5 filhos, ou seja, $2 + (25\% \times 2)$, resultando numa fertilidade média de 1,25 filhos/indivíduo para manter a população com tamanho constante. Esse mesmo raciocínio deverá ser aplicado a todos os loci do genoma que possuem alelos deletérios. Na ausência de interação epistática entre os loci, os valores de fertilidade adicional deverão ser aditivos. O cruzamento de um casal *AaBb* x *AaBb* resultará em em aproximadamente 44% dos filhos eliminados por seleção negativa, correspondentes aos genótipos *aabb*, *aaB_* e *A_bb*, fazendo que o casal tenha cerca 3 descendentes para repor a população, $2 + (44\% \times 2)$. No geral, quanto maior o número de loci com alelos levemente deletérios segregando, maior deverá ser a taxa de fertilidade



para manter a população estável. Esse número pode resultar em valores biologicamente irreais de fertilidade.

Esse problema foi investigado principalmente por Muller (1950) e Haldane (1957). A possibilidade de as populações naturais possuírem uma quantidade razoável de alelos deletérios motivou a formulação de um conceito denominado de *carga genética*. Essa grandeza quantifica o quanto o valor adaptativo médio de uma população (\bar{w}) se afasta do valor adaptativo do melhor genótipo (w_{max}): $L = (w_{max} - \bar{w})/w_{max}$. Matematicamente, a seleção natural atuará no sentido de aumentar o valor de \bar{w} de uma população; entretanto, devido ao aparecimento de indivíduos com genótipos deletérios a cada geração, a população não será composta inteiramente daqueles com o melhor genótipo e, assim, o valor de \bar{w} não chegará em w_{max} . Além do mais, conforme observamos, isso resultará na necessidade de aumento da fertilidade média por indivíduo para a manutenção do tamanho populacional. A fertilidade média pode ser obtida por $1/\bar{w}$ e, quando vários loci são considerados, $\bar{w} \approx e^{-L}$. Na década de 1950, era sabido que, no caso de alelos inteiramente recessivos, a carga genética num locus causada por mutação era aproximadamente igual à taxa de origem de mutações deletérias neste locus (μ). Para alelos deletérios dominantes, o valor de L seria aproximadamente 2μ por locus. Desta forma, num cenário completamente aditivo, onde não há interação entre os genes, a carga genética associada à mutação seria o somatório das cargas em cada um dos loci. Isso fez que Muller (1950, 1967) que o número de loci codificadores de proteínas em mamíferos não poderia ser muito grande, caso contrário, o excesso de fertilidade média por indivíduo deveria ser biologicamente absurdo para a maioria das espécies de mamíferos. Nesta época, achava-se que a taxa de surgimento de alelos deletérios por locus era em torno de 10^{-5} e muitos acreditavam que espécies como os humanos teriam cerca de 3 milhões de genes. Muller calculou que, se todos os alelos deletérios forem recessivos nesses loci, a carga genética mutacional seria igual a $L = 10^{-5} \times 3 \times 10^6 = 30$. Desta forma, $\bar{w} \approx e^{-30}$, e a fertilidade média por indivíduo seria equivalente a 1.1×10^{13} filhos por pessoa apenas para manter a população em tamanho estável. Atualmente, sabemos que o número de genes em mamíferos está em torno de 25 a 30 mil, fazendo que L seja entre 0,25 e 0,3, com taxa de fertilidade de aproximadamente 1,3 descendentes por indivíduo (2,6 por casal), assumindo a taxa de mutação deletéria usada na época. Taxas de mutação maiores, exigiriam maiores fertilidades média.

Para os defensores da teoria clássica, esses valores eram plenamente satisfatórios para explicar o polimorfismo, embora eles não tivessem ideia do número de genes nos genomas. É curioso notar que o palpite de Muller sobre o número de genes nos mamíferos (<30 mil), mostrou-se correto muitas décadas depois. Pode-se pensar que, caso os heterozigotos sejam o genótipo mais vantajoso, a carga



genética resultante seria menor que aquela oriunda por mutação. Na verdade, o oposto acontece, pois o cruzamento dos heterozigotos resulta em 50% de genótipos homozigotos que seriam eliminados por seleção (o heterozigoto possui w_{max}). Aditivamente, isso levaria a um valor alto de carga genética. Os defensores da teoria balanceada argumentavam que, se o número de alelos por lócus for muito grande, menor seria a carga genética. Num caso extremo, imaginemos uma população de N indivíduos diplóides com $2N$ alelos diferentes (A_1, A_2, \dots, A_{2N}) segregando num determinado lócus. Desta forma, todos os N indivíduos serão heterozigotos para diferentes alelos e 100% de sua prole também será de heterozigotos, resultando numa carga genética nula, pois os heterozigotos possuem w_{max} . Por exemplo, o cruzamento dos heterozigotos $A_1A_6 \times A_{20}A_8$ resultará nos genótipos A_1A_{20} , A_1A_8 , A_6A_{20} e A_6A_8 , todos heterozigotos. Desta forma, não haveria problema algum do polimorfismo ser mantido por seleção.

O custo da seleção natural

Haldane (1957) publicou um estudo bastante influente no debate clássico-balanceado a partir dos anos 60. Neste trabalho, ele se questionou qual seria o número de mortes genéticas causadas pela fixação de um alelo benéfico numa população. Haldane denominou uma chamou essa quantidade de *custo da seleção natural*. Em síntese, o problema exposto pode ser entendido num caso simples onde existem dois alelos (A_1 e A_2) em uma população haplóide. Suponhamos que A_1 seja vantajoso comparado a A_2 . Desta forma, por seleção natural, os indivíduos A_1 deixarão mais descendentes que A_2 . Após algumas gerações, espera-se que a frequência dos indivíduos A_1 alcance 100%. Neste momento, o alelo A_1 estará fixado na população.

Entretanto, como os indivíduos A_2 são eliminados por seleção, é necessário que os indivíduos A_1 aumentem a sua taxa de fertilidade para manter o tamanho da população constante ao longo de toda a trajetória (número de gerações) até a fixação deste alelo. Haldane estimou, então, o número de mortes genéticas que deveriam ser repostas com aumento da fertilidade daqueles que possuem o alelo vantajoso A_1 para que sua frequência atinja 100% e, conseqüentemente, a população fique com carga genética nula. Esse seria o custo da seleção natural, ou seja, o aumento médio de fertilidade que os indivíduos deverão apresentar até a fixação do alelo vantajoso com objetivo de manutenção do tamanho da população. Para o modelo haplóide apresentado, o custo seria aproximadamente $C = -\ln f_0$. Haldane (1957) também apresentou fórmulas para o caso diplóide onde o alelo vantajoso é dominante ($C = -\ln f_0$), codominante ($C = -2\ln f_0$) e recessivo ($C = f_0^{-1} - \ln f_0$). Independente do caso, o valor dependeria apenas da frequência inicial do alelo vantajoso que será fixado (f_0). O custo da seleção também significava que existiria um limite para o número de fixações por lócus capazes de



acontecer por seleção, caso contrário, o aumento da fertilidade não equilibraria o número de indivíduos eliminados por seleção. Em organismos diplóides, como mamíferos, esse número, segundo um cálculo aproximado de Haldane, seria de uma substituição a cada 300 gerações, com C se aproximando de 30. Entretanto, ele admite que C pode variar consideravelmente (de 10 a 100).

Em 1971, Masatoshi Nei retomou este mesmo problema, chegando a uma aproximação matemática útil relacionando o número de substituições, ou seja, fixações alélicas (n), a taxa de fertilidade média por indivíduo (k) e o custo da seleção (C): $n = \ln(k)/C$. Como o custo da seleção é independente do coeficiente de seleção, sendo influenciado apenas da frequência inicial do alelo vantajoso, podemos calcular qual seria o número máximo de substituições de novos alelos vantajosos por geração numa espécie com fertilidade $k=1,5$ (três descendentes por casal). Se o tamanho efetivo da população for $N_e = 10000$ (valor calculado para os humanos), temos que a frequência inicial (f_0) de um novo alelo mutante dominante vantajoso é $1/2N_e = 0,00005$. Portanto $C = -\ln(0,00005) = 9,9$. Finalmente, $n = \ln(1,5)/9,9 = 0,04$ substituições/geração. Um novo alelo vantajoso levaria, portanto, em média 25 ($1/0,04$) gerações para ser fixado, algo próximo de 625 anos nos humanos (1 geração = 25 anos).

Esse valor é bem menor que a estimativa de Haldane para os mamíferos. A razão disto é que, no cálculo de Haldane, o tamanho populacional é infinito. Quanto maior a população, maior será o custo de fixar um novo alelo vantajoso. Por exemplo, se $N_e = 1$ milhão, $f_0 = 0,0000005$, $C = -\ln(0,0000005) = 14,5$ e $n = \ln(1,5)/14,5 = 0,028$ substituições/geração, resultando em cerca de 900 anos para fixar o novo alelo vantajoso. Neste mesmo cenário, o valor subiria para aproximadamente 1625 anos caso a fertilidade média por casal caísse para 2.5. O cenário seria bastante diferente se o novo alelo vantajoso for recessivo. Neste caso, mesmo em populações pequenas, o custo da seleção pode ser muito elevado. Assumindo $N_e = 10000$ e $k=1,5$, teríamos $f_0 = 1/2N_e = 0,00005$ e, conseqüentemente, $C = f_0^{-1} - \ln f_0 = 20$ mil. A fixação deste alelo levaria, portanto, mais de 1,2 milhões de anos. Esses cálculos demonstram como o valor do custo da seleção pode apresentar uma variação significativa. Além disso, os valores admitidos para N_e e k são medidas aproximadas e devem variar significativamente ao durante a trajetória de fixação dos alelos vantajosos

Problemas do debate clássico-balanceado

Uma parcela considerável desses primeiros debates sobre as teorias de manutenção do polimorfismo genético nas populações naturais possui algumas características importantes. Primeiramente, eles foram travados com o desconhecimento da diversidade genética real que existe nas espécies, ou seja, eram pouco respaldados por dados empíricos. Em segundo, quase todas as derivações teóricas



utilizavam populações com tamanho infinito para calcular as grandezas de interesse, pois isso facilitava o cálculo das frequências genotípicas a cada geração. Afinal, bastava assumir as frequências esperadas pelo equilíbrio Hardy-Weinberg, ignorando, portanto, variações estocásticas das frequências alélicas causadas pelo tamanho populacional finito. Por fim, conforme observado por Lewontin em seu influente livro de 1974, a medição do coeficiente de seleção, usado em todas as formulações, é notavelmente difícil de ser feito em populações naturais.

O acesso à diversidade genética das populações somente começou a ser viável após a utilização do polimorfismo das alozimas na década de 1960. Entretanto, apenas na década de 1980, com o advento da reação em cadeia da polimerase associado ao sequenciamento de oligonucleotídeos, assim como a aplicação em larga escala de enzimas de restrição, foi que efetivamente os geneticistas tiveram uma noção mais acurada da variação genética segregando nas populações. Não surpreende, portanto, que o debate clássico-balanceado tenha continuado até esta fase.

O pressuposto do tamanho populacional infinito, muitas vezes admitido por simplificação matemática, mostrou-se fundamental para o desenvolvimento teórico da genética de populações nos anos seguintes. As conclusões sobre o polimorfismo genético segregando nas populações foram estabelecidas majoritariamente com esse pressuposto. A inclusão da variação estocástica das frequências, resultante do erro amostral do *pool* gamético para a composição de uma população com tamanho finito, gerava complicações matemáticas consideráveis. Neste sentido, os estudos de Motoo Kimura, James Crow e Gustave Malécot permitiram desenvolvimentos importantes que levariam a um conjunto de expectativas teóricas (hipótese nula) sobre a diversidade genética nas populações na ausência de seleção natural.

Em 1964, Kimura e Crow publicaram um estudo influente em que investigavam a possibilidade teórica de um dos argumentos principais dos adeptos da teoria balanceada – o argumento de que o aumento no número de alelos num locus iria aumentar a frequência de heterozigotos para diferentes combinações alélicas e, conseqüentemente, reduzir a carga genética segregacional associada à seleção em favor dos genótipos heterozigotos. Kimura e Crow demonstraram que, em populações finitas, em cenários de heterose, o número de alelos que podem ser mantidos é muito menor que aquele imaginado pela escola balanceada. Por exemplo, se a taxa de mutação é 10^{-5} , o coeficiente de seleção $s = 0.001$ e o tamanho efetivo $N_e = 10$ mil, apenas 5 alelos podem ser mantidos com uma carga genética segregacional de 0.002 por locus.



Observemos que um dos grandes problemas para o estudo da seleção natural é que o coeficiente de seleção, apesar de ser uma variável simples, é de difícil medição, principalmente em populações naturais. Desta forma, quando os valores adaptativos dos genótipos são estabelecidos, suponhamos 1 (AA), $1-s$ (Aa) e $1-2s$ (aa), o valor de s deve permanecer constante ao longo das gerações para a obtenção de uma estimativa determinística das frequências alélicas ao longo das gerações (assumindo que o tamanho efetivo é próximo do infinito). Alternativamente, pode-se assumir que s é modelado por uma distribuição probabilística qualquer $f(s)$. Neste caso, entretanto, a inferência da variação da frequência dos alelos não será mais determinística, mesmo com $N_e = \infty$. Sabemos que o tamanho efetivo das populações (N_e), ou seja, o número efetivo de indivíduos que contribuem para o *pool* gamético numa geração, é igualmente difícil de ser mensurado e apresenta uma variação considerável em cada período reprodutivo. Essa variação considerável ao longo dos anos e das gerações das variáveis básicas dos modelos mais simples de genética de populações dificulta enormemente a predição da variação da frequência dos alelos. Além disso, como um mesmo resultado pode ser explicado por diversas combinações entre coeficiente de seleção e tamanho efetivo, a construção de testes de hipóteses é, muitas vezes, impossível. Essas dificuldades, somadas ao fato de a teoria clássica ser pouco aplicável para o entendimento da diversidade genética entre as espécies, motivaram alguns desenvolvimentos teóricos que, ao invés de usar a variação da frequência dos alelos entre as gerações (Δf_A) como a principal variada a ser modelada, calculavam a probabilidade de fixação de alelos.

Embora esta diferença seja sutil, com o advento dos dados moleculares na década de 60, ela possibilitou o cálculo do número de fixações alélicas esperadas na comparação da diversidade genética entre espécies. Além disso, esse novo formalismo permitia que o aparecimento de novos alelos (mutação) fosse considerado nas discussões teóricas. Anteriormente, quando apenas modificações de frequências eram importantes, as mutações eram apenas relativizadas em relação à seleção e não havia uma preocupação com o destino de novos alelos nas espécies. Desta forma, aparentemente, para o entendimento da diferença genética entre um par de espécies, bastaria que se calculasse uma métrica de diferenciação de frequências alélicas nos diversos loci (semelhante à estatística F). Ou seja, num formalismo puramente voltado para as frequências alélicas, a diferença genética entre as espécies seria apenas uma questão de grau e não de qualidade, relacionada às mutações exclusivas de cada uma. Uma outra consequência de usar as frequências alélicas é que o cálculo da taxa de evolução a longo prazo seria independente da taxa de fixação das novas mutações, sendo guiado apenas pela diferenciação das frequências dos alelos previamente existentes na espécie ancestral. Desta forma, a mutação não seria força que iniciaria o processo de mudança, pois a seleção,



atuando de forma criativa (analogia do escultor), já teria todo o material disponível para diferenciar as espécies irmãs (Beatty, 2021). A taxa de evolução seria, portanto, equivalente à taxa de mudança e adaptação (seleção) aos novos ambientes.

Formalismo origem-fixação e o nascimento da evolução molecular

Observamos que, ao longo do desenvolvimento da teoria clássica da genética evolutiva, o foco dado ao estudo da variação das frequências alélicas entre gerações diminuiu o entendimento sobre impacto evolutivo que as mutações possuem nas populações naturais. Curiosamente, esse novo entendimento era diferente da visão de muitos dos primeiros geneticistas, notavelmente de Vries e Morgan. Existiam duas motivações principais para a formalização do arcabouço teórico da genética evolutiva naquele momento. Para fins teóricos, a variação das frequências alélicas era uma variável mais fácil de ser modelada do que a imprevisibilidade das mutações. Além disso, empiricamente, a maioria das mutações registradas em laboratório eram deletérias e boa parte das características fenotípicas consideradas evolutivamente importantes consistia em características quantitativas. Naquele momento, entendia-se que isso era resultado da interação aditiva de um número grande de genes e fatores ambientais.

Entretanto, embora inicialmente sem grande importância, tanto Fisher quanto Haldane contribuiriam para uma nova via teórica em genética evolutiva cuja formalização do processo de transformação da composição genética era voltada para a origem das mutações e sua consequente fixação nas populações. Esse novo arcabouço foi chamado de formalismo de origem-fixação por McCandlish e Stoltzfus (2014). Em 1927, no quinto volume da sua série de artigos *Mathematical Theory*, Haldane se dedicou a estudar a interação entre seleção e mutação, oferecendo um cálculo da probabilidade de novos alelos mutantes vantajosos com efeito dominante se fixarem. Haldane demonstrou que esse valor era aproximadamente $2s$, onde s é vantagem que o novo mutante dominante confere. Fisher também foi o primeiro a se questionar sobre o efeito das mutações no processo de adaptação. No seu modelo geométrico, ele concluiu que mutações com pequeno efeito teriam uma probabilidade maior de contribuir para processo adaptativo que mutações com grande impacto fenotípico.

Esses dois trabalhos seminais foram importantes para os desenvolvimentos teóricos ocorridos em genética evolutiva nas décadas de 1950 e 1960, muitos deles oriundos do trabalho de Motoo Kimura e James Crow. Na década de 1950, Kimura conseguiu resolver matematicamente diversas limitações que o modelo básico para o estudo da deriva genética contextualizado por Fisher e Wright possuíam.



Conhecido como modelo Wright-Fisher, essa abordagem usava inicialmente cadeias de Markov de tempo discreto para compreender a distribuição estacionária das frequências alélicas. Em 1945, Wright aplicou equações progressivas de Kolmogorov, também conhecidas como equações Fokker-Planck, para compreender a dinâmica em tempo contínuo. Kimura ampliou essa base matemática em 1955, dando soluções para algumas das dificuldades encontradas por Wright e, em 1957, expandiu o seu tratamento usando as equações regressivas de Kolmogorov. Isso permitiu que Kimura derivasse expectativas sobre parâmetros importantes em genética evolutiva, como a probabilidade de fixação de novos mutantes vantajosos que não são necessariamente dominantes (1962) e, juntamente com Tomoko Ohta, o tempo de fixação e perda de novos mutantes neutros (1969).

Ao longo da década de 1960, uma série de observações empíricas sobre a diversidade molecular intra- e interpopulacional impactaram significativamente o desenvolvimento da genética de populações. Até aquele momento, a maioria das discussões em genética evolutiva, como o debate clássico vs. balanceado, tinham sido realizadas sem acesso às fontes mais fundamentais de variação, as sequências lineares de aminoácidos e nucleotídeos. No início desta década, entretanto, Ingram (1961) e posteriormente Zuckerkandl e Pauling (1962) e Margoliash (1963) iniciaram análise das mudanças evolutivas em sequências de aminoácidos. Efetivamente, o corpo teórico da genética de populações, com foco nas frequências alélicas, era em grande parte incapaz de descrever essas diferenças observadas entre as espécies. Se alelos fossem compartilhados entre espécies, significava que variações de frequências alélicas eram inúteis para entender o processo de diferenciação entre espécies. Por outro lado, se cada espécie possuísse alelos exclusivos, pouca informação poderia ser obtida além dessa observação em si. Não era possível gerar uma *expectativa sobre a divergência genética esperada entre as espécies* usando formalismo clássico da genética de populações.

Além disso, as mudanças observadas entre as espécies nas sequências de aminoácidos obtidas apontavam uma relação aproximadamente linear entre número de mudanças de aminoácidos e o tempo de divergência entre as espécies, indicando que a taxa de acúmulo de mudanças era aproximadamente constante no tempo. Essa observação foi denominada de *relógio molecular* por Zuckerkandl e Pauling. Tal padrão não era esperado através das conclusões principais da Síntese. Se a seleção natural é a força motriz da diversificação das espécies, organismos com biológicas diferentes estariam expostos a forças adaptativas também diferentes, resultando num acúmulo heterogêneo das mudanças nas proteínas. Além disso, as proteínas com funções biológicas mais centrais deveriam ser exatamente as que mais apresentariam mudanças adaptativas devido sua importância biológica. O



observado empiricamente, entretanto, era oposto: *quanto maior a importância fisiológica de uma proteína, menor era seu grau de divergência entre espécies.*

Desenvolvimento da teoria neutra da evolução molecular

As primeiras formulações realizadas como tentativa de solucionar essas observações utilizaram o cálculo da *taxa de substituição de alelos* numa população. Essa grandeza seria usada para interpretar as divergências observadas entre as espécies. Se na comparação de proteínas homólogas entre espécies encontramos a sequência de aminoácidos “KLNMR” na primeira e “VLNMR” na segunda, isso indica que houve ao menos uma substituição do alelo que existia no ancestral de ambas as espécies. Essa substituição alélica era resultado da *fixação de um novo alelo mutante* numa das espécies estudadas. Assim, *haveria um paralelismo entre a taxa de substituição e a taxa de fixação de alelos*. Para obtenção da taxa de substituição, devemos inicialmente pensar no número de novos alelos que surgem a cada geração numa população. Suponhamos que, num dado locus, a taxa de mutação por geração seja μ . Numa população diplóide, existe um total de $2N$ cópias alélicas nesse locus. Desta forma, um total de $2N\mu$ novos alelos são gerados a cada geração. Assumindo que esses novos alelos são neutros, cada um deles tem chance $1/2N$ de ser fixado e conseqüentemente, gerar uma substituição alélica. Desta forma, a cada geração, a taxa de substituição alélica será dada pelo produto $2N\mu \times 1/2N$. Após cancelar o termo $2N$, obtemos que a taxa de substituição por geração é igual a taxa de mutação *se estas forem neutras*. Desta forma, se a maior parte dos novos alelos mutantes for neutra, esperamos que o tamanho da população não influenciará na taxa de acúmulo de substituições alélicas. Esta seria, portanto, constante entre espécies. A longo prazo, isso seria refletido no padrão observado do relógio molecular.

Kimura (1968) e, posteriormente, King e Jukes (1969) utilizaram algumas dessas derivações e observações empíricas para sugerir que, ao nível molecular, o processo evolutivo seria majoritariamente não-darwiniano. Isso significava que, a diversidade genética encontrada entre as espécies nos diversos genes analisados até aquele momento indicava que as substituições encontradas deveriam ser majoritariamente neutras, tendo sua fixação guiada principalmente pela dinâmica estocástica da deriva. A seleção natural evidentemente era uma força importante. Entretanto, ela atuaria principalmente para varrer das populações as mutações deletérias (seleção negativa ou purificadora). Os novos alelos que escapassem do crivo da seleção, seriam aproximadamente neutros e teriam seu destino guiado por deriva genética.



King e Jukes (1969) listaram diversas evidências neste sentido, uma das mais convincentes para a comunidade biológica foi o resultado de experimentos que mostravam que enzimas homólogas tinham o funcionamento aproximadamente mantido entre organismos diferentes. Desta forma, as mudanças (substituições de aminoácidos) encontradas entre elas não deveriam ser evolutivamente neutras. As ideias de Kimura, sumarizadas no trabalho de 1968, assim como a de King e Jukes (1969) seriam denominadas de *teoria neutra da evolução molecular*. Na prática, o desenvolvimento dessas ideias precede esses trabalhos. Em 1966, quando Lewontin e Hubby constataram, através de eletroforese em gel, que a frequência de heterozigotos em populações de *Drosophila pseudobscura* era alta, eles sugeriram que uma parte dos alelos poderia ser funcionalmente neutra. Evitando, assim, as complicações da carga genética segregacional.

Mais que não-darwiniana, a teoria neutra propunha algo diametralmente oposto aos principais preceitos da Síntese, pois a seleção *natural não atua como uma força criadora ao nível molecular*. Na visão dos arquitetos da Síntese, a seleção positiva de uma variação infinitesimal já existente nas populações era a força motriz da divergência genética entre as espécies. Desta forma, quanto maior a importância fisiológica de uma proteína, maior seria a divergência esperada nessas proteínas (e genes) entre espécie, pois toda a diferença inter-específica seria oriunda de seleção positiva da variação segregante. Além disso, seria muito improvável de proteínas mantivessem suas funções quando transplantadas para organismos diferentes. Empiricamente, o oposto foi observado. Assim, a taxa de substituição dos genes seria modulada inversamente por sua importância fisiológica.

Outra observação empírica que foi analisada pelos arquitetos da teoria neutra foi o *paradoxo de Lewontin*. Conforme sumarizado em 1974, Lewontin chamou atenção para o fato da frequência de heterozigotos medida para diversas espécies não ser aquela esperada pelo equilíbrio entre mutação e deriva genética, ou seja, $4N\mu/(1 + 4N\mu)$ no modelo dos alelos infinitos de Kimura e Crow. Em princípio, esta observação seria contrária à teoria neutra. No início da década de 1970, a geneticista japonesa Tomoko Ohta, na época trabalhando com Motoo Kimura, sugeriu que, se uma parcela significativa dos novos alelos gerados for levemente deletéria, essa observação poderia ser explicada. Na concepção de Kimura, os novos alelos mutantes seriam categorizados em três tipos principais: neutros, deletérios e vantajosos. Esses últimos seriam extremamente raros. Ohta ampliou a categoria dos alelos deletérios para aqueles com efeito mais tênue e outros com efeito mais drástico. Lembremos que a teoria neutra foi construída em cima do paralelismo entre substituições nucleotídicas (ou de aminoácidos) e fixações alélicas. Sabemos que a probabilidade de fixação de um novo alelo completamente neutro ($1/2N$) é diferente de um alelo que possui uma vantagem ou desvantagem



seletiva (aproximadamente $2s$, segundo Haldane). Podemos nos questionar em que circunstâncias um alelo não-neutro teria sua dinâmica populacional equivalente à de um alelo neutro. Essa situação pode ser estudada fazendo a equivalência entre as duas probabilidades de fixação: $2s = 1/2N$. Chegaremos, portanto, a seguinte condição matemática para equivalência de dinâmicas evolutivas: $4Ns = 1$. Desta forma, se o produto $4Ns$ for próximo da unidade, o alelo não-neutro se comportará efetivamente como um alelo neutro.

Usando este raciocínio, Ohta argumentou que espécies com tamanho populacional efetivo pequeno, como pequenos mamíferos, teria uma quantidade maior de alelos levemente deletérios segregando. Em espécies com tamanho populacional efetivo maior, esses alelos levemente deletérios não se comportariam como alelos neutros, sendo varridos por seleção purificadora. Desta forma, a frequência de heterozigotos seria maior que o esperado nas espécies com tamanho populacional pequeno. Ohta denominou sua formulação teórica de *teoria quasi neutra*.

Ao final da década de 1970, um enorme debate foi travado sobre a validade da teoria neutra da evolução molecular. A existência de um relógio molecular era uma das observações que mais gerava crítica. Pesquisadores foram motivados a desenvolver os primeiros testes estatísticos para testar a hipótese do relógio. Charles Langley e Walter Fitch (1974) formulariam um dos primeiros testes amplamente usados nesse sentido. Interessantemente, esses testes frequentemente utilizavam filogenias moleculares para sua implementação. Eram, portanto, testes filogenéticos. Isso apenas seria possível devido ao grande avanço da utilização de computadores na construção de filogenias que iniciou a acontecer nesta década. No início da década de 1980, muitos biólogos entendiam que o relógio molecular seria uma exceção ao invés de uma regra. Além dos testes de relógio, alguns argumentavam que as observações dos teóricos da teoria neutra poderiam ser explicadas pela variação dos coeficientes de seleção ao longo do tempo. Apesar de sucessivas críticas, a teoria neutra se consolidou como a base teórica da evolução molecular, uma disciplina concebida apenas nos anos de 1960. A principal razão disto é que a teoria neutra forneceu expectativas sobre a diversidade genética dentro e entre as espécies, gerando uma série de hipóteses nulas que são úteis na pesquisa empírica.

Historicamente, é comum relacionar a teoria neutra como um desenvolvimento da hipótese sobre a variação genética dos primeiros geneticistas e da escola clássica. As características comuns a esse conjunto de ideias é a primazia da mutação como força evolutiva criadora e valorização da atividade purificadora da seleção natural (seleção negativa). Tanto Kimura quanto os outros pesquisadores associados à teoria neutra defendiam que a seleção positiva de mutações vantajosas era a exceção ao



invés da regra no estabelecimento das divergências genéticas entre espécies. Posteriormente, ecos destas concepções diferentes sobre a contribuição da seleção positiva seriam também observados com o surgimento da genômica de populações. Hoje, os biólogos podem efetivamente ter acesso à diversidade genética a partir do sequenciamento de genomas. Com isso, é possível analisar a variação não apenas em alguns loci, mas em milhões de sítios fisicamente localizados nos genomas. Consequentemente, os efeitos que a recombinação durante a meiose tem na distribuição da variação ao longo dos cromossomos podem ser estudados. O efeito que a ligação física dos loci nos genomas possuem na dinâmica das frequências alélicas é um tema começou a ser analisado por biólogos principalmente após 1950.

Em 1964, Muller sugeriu que espécies com reprodução assexuada seriam mais prejudicadas pelo acúmulo de mutações deletérias, pois, sem recombinação, não haveria possibilidade de eliminação desta região genômica com a mutação deletéria sem a eliminação do cromossomo inteiro. Além disso, esse acúmulo gradual de mutações deletérias prejudicariam a população caso a reprodução sexuada evoluísse. Após várias gerações em reprodução assexuada, cada cromossomo guardaria uma grande quantidade de mutações e, quando recombinados, esses novos cromossomos recombinantes teriam uma fração potencialmente letal de sítios com variantes deletérios. Isso dificultaria o retorno à reprodução sexuada. Esse fenômeno foi posteriormente denominado de *catraca de Muller*.

De forma semelhante, em 1966, Bill Hill e Alan Robertson hipotetizaram que a ausência de recombinação retardaria o surgimento de cromossomos contendo várias mutações vantajosas. Quando mutações vantajosas ocorrem em cromossomos diferentes, possivelmente os indivíduos que as possuem competirão entre si por recursos, levando a eliminação de um dos cromossomos vantajosos ao longo do tempo. Entretanto, com recombinação, existe a possibilidade de as mutações vantajosas independentes serem unidas num mesmo cromossomo. Portanto, a ausência de recombinação levaria a uma interferência entre as mutações vantajosas presentes em cromossomos diferentes. Esse processo é conhecido como efeito (ou interferência) Hill-Robertson.

Atualmente, as análises genômicas mostram que, independente do organismo, a distribuição da diversidade genética é realmente heterogênea ao longo dos cromossomos. É comum encontrar grandes blocos ao longo dos cromossomos com redução significativa de diversidade. Os biólogos contemporâneos trabalham basicamente com duas hipóteses básicas foram propostas para explicar esse padrão: as varreduras de seleção (*selective sweeps*) e seleção de fundo (*background selection*).



Em 1974, John Maynard-Smith e John Haigh publicaram um influente estudo analisando o que eles denominaram de efeito carona (*hitch-hiking effect*) de mutações vantajosas. Devido à ligação entre os loci nos cromossomos, quando uma mutação vantajosa é fixada numa população, ela carrega com ela toda a região genômica próxima por desequilíbrio de ligação. O tamanho da região do cromossomo que será afetada pela dinâmica da mutação vantajosa dependerá principalmente da taxa de recombinação. Quanto menor a taxa de recombinação, maior será a quantidade de sítios afetados pelo efeito carona. Desta forma, a região que bordeia o sítio onde ocorreu a mutação vantajosa terá uma diversidade genética reduzida na população. No processo descrito por Maynard-Smith e Haigh, a ação da seleção notavelmente positiva, selecionando o novo mutante vantajoso.

Alternativamente, em 1993, o casal de biólogos Brian e Deborah Charlesworth, em colaboração com Martin Morgan investigaram o efeito que mutações deletérias teriam na variação genética neutra segregando nas populações. Eles concluíram que a eliminação da variação deletéria também reduziria a diversidade genética em regiões cromossômicas, principalmente se esta variação for neutra. Um processo denominado de *background selection*. Assumindo que a taxa de surgimento de mutações deletérias é maior que a taxa de surgimento de mutações vantajosas, a eliminação destas terá um efeito na variação neutra que segrega nas populações, pois aqueles cromossomos que contém a variante deletéria serão eliminados por seleção negativa purificadora e levarão as variantes neutras presentes junto (efeito *hitch-hiking*). O resultado é similar ao *selective sweep* realizado por seleção positiva, embora, neste caso, o agente do processo é a seleção negativa.

Como atuação da seleção negativa é proeminente na teoria do *background selection*, ela se assemelha às teorias neutras da evolução molecular. No caso das varreduras de seleção, deve-se assumir que diminuição da diversidade genômica é oriunda da ação de seleção positiva. Desta forma, a força motriz da mudança é a seleção de mutações vantajosas, enquanto na *background selection* a seleção é uma força mantenedora, atuando como uma peneira eliminadora das variantes deletérias, sendo a mutação a principal força motriz da mudança evolutiva. Novamente, podemos observar resquícios de uma longa disputa sobre a atividade criadora da seleção natural.

A genética da adaptação

Ao longo de nossa investigação sobre a história da biologia da biologia evolutiva, verificamos que a complexidade na composição e funcionamento dos organismos sempre nos instigou. Efetivamente, um dos maiores sucessos da revolução darwiniana foi a proposição de uma teoria mecânica que



explicava por que os seres vivos aparentam terem sido projetados. Desta forma, desde o século 19, a investigação das adaptações biológicas deixou o domínio de disciplinas como teologia natural e passou a constituir um dos pilares da biologia evolutiva. Dado o seu enorme papel no discurso biológico contemporâneo, é curioso observar que o interesse teórico pelo estudo das adaptações tenha sido relativamente tímido ao longo do século 20. Uma das razões para este cenário foi uma possível equivalência entre o processo adaptativo e a própria ação da seleção natural. Se compreendermos que a seleção é principalmente positiva e criadora, o processo seletivo seria essencialmente adaptativo, através da utilização de novas variantes vantajosas (mutações *de novo*), que seriam frequentes, ou da seleção de variação genética que segrega nas populações (*standing genetic variation*). Entretanto, se a seleção é majoritariamente uma peneira de mudanças deletérias, ela atua de forma a manter as variantes existentes. A origem das novidades evolutivas seria ditada principalmente pela mutação, pois qualquer ganho adaptativo deve esperar mutações vantajosas, que são raras. Conforme vimos, ao longo do desenvolvimento das teorias neodarwinistas e da Síntese, a visão da seleção como força motriz criadora foi majoritária. Assim, o processo adaptativo foi entendido como algo constante e recorrente nas populações. Pouco se dedicou à análise de exceções a essa regra, gerando um vácuo teórico no estudo da adaptação.

Uma das primeiras análises teóricas sobre o processo adaptativo foi realizada por Fisher nos anos de 1930. Ele investigou a relação entre intensidade de efeito no fenótipo de uma característica e a sua probabilidade de ser benéfica para o indivíduo e, conseqüentemente evoluir por seleção natural. Fisher concluiu que características com menor efeito no fenótipo seriam justamente aquelas com maior chance de serem benéficas e, conseqüentemente, contribuir para o processo adaptativo. O desenvolvimento feito por Fisher ficou conhecido como modelo geométrico. Ele se adequava plenamente à noção de Fisher sobre a dinâmica da seleção natural nas populações: mutações com contribuição infinitesimal para o fenótipo, as micromutações, estariam segregando nas populações, servindo como a matéria prima para a ação modeladora da seleção positiva. Devido ao seu efeito infinitesimal, cada mutação individual teria uma contribuição pequena para a adaptação. A visão de Fisher era diferente do entendimento dos primeiros geneticistas como Bateson, de Vries e Morgan, que entendiam que mutações com maior impacto fenotípico seriam justamente aquelas que trariam as novidades evolutivas relevantes para a adaptação. Fisher se aproximava da concepção original de Darwin sobre a contribuição minoritária de mudanças fenotípicas significativas e geralmente discretas (os *sports*) no processo de diferenciação das espécies.



O modelo geométrico de Fisher sequer levava em consideração a probabilidade de fixação de um novo mutante vantajoso, ele assumia que toda a variação necessária para desencadear o processo adaptativo já estava presente na população (*standing genetic variation*). Em 1983, Kimura reformulou o problema do processo adaptativo e, pela primeira vez, utilizou um arcabouço que considerava explicitamente a probabilidade de fixação de novos alelos vantajosos em populações finitas. Kimura verificou que a conclusão de Fisher estava incorreta, pois novos mutantes com pequeno coeficiente seletivo se comportariam efetivamente como variantes neutros. Desta forma, para Kimura, mutações vantajosas com efeito intermediário no fenótipo seriam as que teriam a maior probabilidade de serem fixadas na população e contribuir para a evolução adaptativa. Esta predição, conseqüentemente, era contrária à ideia de que o processo adaptativo seria guiado por micromutações com efeito fenotípico infinitesimal.

A partir da década de 1980, estudos experimentais sobre as bases genéticas da adaptação começaram a ser possíveis com o advento das técnicas de QTL (*quantitative trait loci*), que permitiam o mapeamento dos loci responsáveis pelas diferenças fenotípicas, além de diversos estudos sobre a genética da adaptação de populações de microorganismos. Ao contrário da expectativa micromutacionista dos arquitetos da Síntese, os estudos mostravam que loci com grandes efeitos fenotípicos eram frequentemente relacionadas à evolução das características adaptativas. Além disso, as mutações com maior efeito fenotípico geralmente ocorriam nas etapas iniciais do processo de adaptação. Esses resultados não poderiam ser facilmente explicados pelas abordagens de Fisher e Kimura. Em 1998, Allen Orr retomou o problema da formulação de uma teoria do processo adaptativo. Sua abordagem é um desdobramento da análise de Kimura, que apenas considerou a probabilidade de fixação do processo adaptativo. Orr analisou todos os passos do processo até a evolução da característica adaptativa. Sua principal conclusão foi que a probabilidade de contribuição para a adaptação das mutações com efeito fenotípico maior ocorre nas etapas iniciais do processo. Subseqüentemente, mutações com menor efeito seriam mais eficientes para atingir o estágio de adaptação. Os resultados de Orr foram corroborados por vários estudos empíricos e, novamente, evidenciam a necessidade de reformulação do modelo fisheriano popular na época da Síntese.

Diferentemente da abordagem explicitamente populacional iniciada por Kimura, onde a probabilidade de fixação era a variável central, o problema da adaptação também foi estudado como análogo à procura de soluções num universo de possibilidades. Neste caso, a estratégia seria iniciar com uma sequência linear de aminoácidos ou nucleotídeos e derivar toda as possibilidades de sequências ligadas por apenas 1 passo mutacional desta e continuar a derivação das possibilidades a



partir dos mutantes. Ao final teríamos uma rede de possibilidades de caminhos mutacionais entre duas sequências quaisquer. Por exemplo, a sequência “AT” está ligada por 1 passo mutacional às sequências “CT”, “GT”, “TT”, “AA”, “AC” e “AG”. Estas, por sua vez, estão ligadas às outras e assim por diante. Essa rede de possibilidades de sequências, ligadas por um passo mutacional, foi analisada por Maynard Smith em 1972 para demonstrar que o processo de adaptação poderia frequentemente levar às sequências com valores adaptativos sub ótimos, dependendo do caminho tomado durante o processo de vasculhamento do espaço de possibilidades. Esta abordagem foi recentemente retomada por Andreas Wagner (2015, 2019) na análise da evolução de novidades evolutivas usando evolução experimental e investigação teórica.

Independente do arcabouço teórico utilizado, a investigação da adaptação requer que os valores adaptativos dos estados analisados, sejam sequências ou fenótipos, sejam conhecidos. Na prática, entretanto, é virtualmente impossível conhecer essa distribuição dos valores de *fitness*. No início dos anos 1980, contudo, John Gillespie demonstrou que a distribuição específica dos valores de *fitness* é, frequentemente, pouco relevante para o caminho tomado durante o processo de adaptação. A razão disto é que raramente os estados existentes numa população possuem valores adaptativos muito baixos, pois isso significaria que a população estaria efetivamente extinta. Desta forma, o processo adaptativo é iniciado de um estágio com *fitness* relativamente alto. Gillespie utilizou a teoria dos valores extremos, para demonstrar que existe pouca variação na forma da distribuição dos valores adaptativos nas bordas de qualquer distribuição probabilística. Assim sendo, a forma geral da distribuição apenas seria relevante se uma população iniciasse o processo adaptativo com valores muito baixos de *fitness*.

O recente acúmulo de estudos empíricos sobre o processo adaptativo destituiu em grande parte a noção de Fisher/Síntese de que a seleção positiva atua num estoque inesgotável de micromutações com efeito infinitesimal no fenótipo. Após a proposição da teoria neutra ao final da década de 1970, alguns teóricos tentaram conciliar a evolução adaptativa do fenótipo com a noção de mutações com efeitos infinitesimais. Por exemplo, Latter (1972) sugeriu que a atuação da seleção estabilizadora numa característica quantitativa determinada por um número muito grande de loci de pequeno efeito aditivo resultaria num padrão neutro de evolução molecular acompanhado de uma dinâmica não-neutra ao nível fenotípico. Embora essas ideias tenham sido posteriormente desenvolvidas por alguns teóricos, o avanço do conhecimento da interação entre genótipo e fenótipo possibilitado pelo sequenciamento de genomas destituiu, em grande parte, essas hipóteses iniciais. Muitas das características fenotípicas consideradas como adaptativas são frequentemente determinadas por poucos loci com grande efeito.



As bases genéticas do processo de especiação

O problema da origem da biodiversidade é, em essência, o problema de como as espécies biológicas são formadas. Portanto, estudantes de biologia evolutiva podem ficar surpresos ao encontrar uma parcela maior de capítulos dedicados às mudanças dentro das espécies do que as entre as espécies nos livros introdutórios da disciplina. Evidentemente, o cerne desta estrutura lógica é a equivalência entre microevolução e macroevolução herdada dos fundamentos da biologia darwiniana. Conforme apresentamos, no início do século 20, diversas linhas de pesquisa proponham reavaliar esta equivalência, contudo elas foram progressivamente subjugadas ao longo dos anos de 1920 a 1950. Ao final da primeira metade do século, biólogos estavam cada vez mais propensos a entender que a diferença genética entre as espécies era essencialmente quantitativa, pois, nas palavras de Dobzhansky, evolução nada mais era que modificação de frequências alélicas. Pouco espaço existia, assim, para investigação da relevância de novos alelos criados por mutação que segregariam exclusivamente nas espécies. A Síntese solidificou a noção de que a diferença entre espécies seria apenas uma questão de intensificação da diferença entre as frequências encontradas entre subpopulações de uma espécie. Neste sentido, teorias de biólogos como Richard Goldschmidt, que entendiam que a diferença entre as espécies era muito mais relacionada à qualidade do que à quantidade, seriam marginalizadas. Junto às hipóteses sobre a especiação dos primeiros geneticistas mendelistas, como de Vries e Bateson, estas teorias seriam caracterizadas como “saltacionismo”.

Intimamente associado ao gradualismo do processo de especiação, a diferenciação das espécies incipientes seria um processo majoritariamente adaptativo e, portanto, guiado por seleção positiva. Essa seria uma reedição do mecanismo de mudança concebido por Darwin cerca de cem anos antes. Apesar dos princípios gradualista e adaptacionista, Darwin não havia definido satisfatoriamente as espécies biológicas, justamente as entidades cuja origem pretendia explicar. Os três grandes da genética de populações, Fisher, Wright e Haldane, tampouco se preocuparam com conceitos de espécies, pois o problema da formação de espécies era secundário em suas investigações, ao menos até 1930. Wright e Haldane publicaram algumas observações sobre o problema da especiação, embora eventuais. Em 1922, por exemplo, Haldane observou que quando híbridos entre espécies são formados, a esterilidade ou inviabilidade frequentemente acomete o sexo heterogamético (regra de Haldane). Curiosamente, esta “regra” é um dos padrões mais bem estabelecidos no estudo da genética do isolamento reprodutivo. Por exemplo, num levantamento recente, Schilthuizen et al. (2011) contabilizaram 213 de um total de 223 casos de infertilidade do híbrido acometendo o sexo



heterogamético. Diversas explicações foram propostas para esse fenômeno, sendo o modelo de dominância o mais comumente aceito.

Dobzhansky foi o principal biólogo a estabelecer o conceito de espécie que seria amplamente aceito. Ao longo da década de 1930, ele formalizou o chamado conceito biológico de espécies, onde o isolamento reprodutivo de grupos de indivíduos seria o princípio definidor da espécie biológica. No capítulo VIII de *Genetics and the Origin of Species*, Dobzhansky listou alguns casos de isolamento pré- e pós-zigóticos que seriam referenciados repetidamente pelos pesquisadores subsequentes. Foi também Dobzhansky que definiu as linhas gerais da disciplina da genética da especiação nos seus diversos estudos com drosofilídeos nos anos de 1930, quando ainda trabalhava com Morgan. Por exemplo, desde o início do século 20, os geneticistas se questionavam sobre como a inviabilidade do híbrido poderia evoluir. Embora muitos seguissem a interpretação darwiniana original de que a inviabilidade de híbridos seria um subproduto do processo de divergência adaptativa das linhagens, alguns geneticistas, notavelmente Bateson, entendiam que existiria um problema básico nesta ideia. Se a inviabilidade do híbrido é causada pela ação de um locus, podemos entender o híbrido como o genótipo heterozigoto (Aa). Podemos assumir, assim, que a população ancestral era composta por indivíduos AA , e que numa das espécies descendentes um novo alelo a surgiu e foi fixado. Hoje, portanto, temos duas espécies descendentes com os genótipos AA e aa respectivamente. Os híbridos formados do cruzamento das duas terão genótipo Aa e serão inviáveis. Entretanto, na espécie em que o genótipo aa evoluiu, o alelo mutante a surgiu num indivíduo Aa , justamente o genótipo inviável. A solução de Dobzhansky para o problema, inicialmente sugerida por Bateson em 1913, seria associar a incompatibilidade entre alelos em diferentes loci. Com dois loci, considerando o genótipo ancestral $AABB$ e os descendentes $aaBB$ e $AAbb$, o híbrido inviável $AaBb$ não seria formado em nenhuma das espécies filhas. A incompatibilidade estaria entre os alelos mutantes a e b , presentes no híbrido. Posteriormente, na década de 1940, Muller também elaborou um modelo semelhante de incompatibilidade entre loci no híbrido, dando a este modelo o nome de incompatibilidade Bateson-Dobzhansky-Muller (BDM).

O modelo BDM é essencialmente um tipo de incompatibilidade entre genes de diferentes loci. Por volta de 1950, contudo, alguns pesquisadores defendiam que incompatibilidades cromossômicas, que resultavam em problemas na meiose, seriam a causa principal da inviabilidade dos híbridos. Até a década de 1970, essas eram, portanto, as principais hipóteses (gênica e cromossômica) utilizadas pelos biólogos interessados em especiação. Entre as inviabilidades cromossômicas, as poliploidias eram particularmente interessantes para estudiosos da genética da especiação de plantas. Em



Variation and Evolution in Plants, Stebbins havia dedicado alguns capítulos ao tema. Esse mecanismo de especiação seria curiosamente semelhante às ideias de Vries no início do século para explicar a origem de novas espécies. Naquele momento, a especiação por alterações numéricas cromossômicas era primariamente compreendida como relevante para a evolução das plantas. Nos animais, esse fenômeno seria secundário ou mesmo irrelevante. Em 1970, em *Evolution by Gene Duplication*, o geneticista japonês naturalizado estadunidense Susumo Ohno sugeriu que as alterações cromossômicas (numéricas ou estruturais), ao invés das mutações gênicas, seriam a forma mais eficiente de criação de novidades evolutivas. Assim, possivelmente, elas seriam relevantes para a compreensão do processo de especiação.

Caso correta, a hipótese de Ohno, que teria desdobramentos futuros na formulação dos modelos de neofuncionalização, subfuncionalização e pseudogenização de novos genes em famílias gênicas, seria diametralmente oposta à proposta adaptacionista infinitesimal da Síntese, afinal, as alterações cromossômicas não poderiam ser caracterizadas como micromutações segregando nas populações. Evidências de que duplicações de genes, segmentos cromossômicos ou até mesmo de todo o genoma eram comuns seriam encontrados apenas com o advento das técnicas de sequenciamento de genomas. Foi também na década de 1970 que tentativas de generalização da genética do processo de especiação se intensificaram. Parcialmente motivados pela teoria neutra de Kimura (1968) e King e Jukes (1969), alguns pesquisadores se interessaram em verificar se existiria correlação entre a distância genética e o grau de isolamento reprodutivo. Os resultados eram conflitantes. Por exemplo, Zouros (1973) não encontrou correlação entre essas variáveis no caso do isolamento pós-zigótico do subgrupo *mulleri* de *Drosophila*. Em contrapartida, Ayala et al. (1974) encontraram uma associação positiva entre o grau de isolamento pós-zigótico e distância genética em *Drosophila*.

Conforme as primeiras sequências de nucleotídeos ficavam progressivamente mais disponíveis ao longo da década de 1980, o estudo da genética da especiação passou ser dominado por análises de sequências biológicas. Em 1989, Jerry Coyne e Allen Orr fizeram um levantamento sobre estudos acumulados em genética da especiação de *Drosophila*. Eles também encontraram uma relação positiva entre o grau de isolamento pós-zigótico e o tempo de divergência entre as espécies, medida pela distância genética. Além disso, verificaram que o isolamento reprodutivo pré-zigótico evolui mais rápido que o pós-zigótico. No caso de isolamento pós-zigótico, a inviabilidade e esterilidade dos híbridos evoluem em taxas semelhantes. Por fim, verificaram que pares de espécies simpátricas evoluem isolamento reprodutivo mais rápido. Esta seria uma das primeiras evidências em larga escala para a hipótese do reforço, onde a seleção natural atua contra os híbridos aumentando a divergência



das espécies incipientes. Algumas conclusões de Coyne e Orr foram corroboradas por estudos subsequentes, principalmente a relação entre o grau de isolamento e a distância genética. Contudo, análises posteriores mostraram que a esterilidade do híbrido frequentemente evolui mais rápido que a inviabilidade e as evidências para a hipótese do reforço não são fortes.

Novamente lembremos que, no cerne da biologia darwiniana, existe uma relação forte entre o processo de especiação e a adaptação, pois a divergência entre as espécies é oriunda das adaptações locais em cada uma das espécies irmãs. Após o advento das tecnologias de sequenciamento de genomas, a relação entre especiação e seleção natural ganhou um enorme impulso. Um dos trabalhos seminais que utilizaram sequências de nucleotídeo para investigar esse tema foi McDonald e Kreitman (1991). Após análise das mudanças sinônimas e não-sinônimas fixadas e polimórficas no gene *Adh* de três espécies de *Drosophila*, os autores encontraram uma quantidade maior de mudanças não-sinônimas (comparadas às sinônimas) fixadas entre espécies do que aquelas polimórficas nas espécies, sugerindo atuação de seleção positiva no processo de diferenciação entre as espécies. Embora limitado, este estudo fomentou uma série de análises sobre a associação entre seleção e especiação.

A possibilidade de estudar esta associação em escala genômica trouxe uma série de novas questões que são foco de interesse atual dos pesquisadores. Com o advento da genômica ficou evidente que, ao comparar de espécies irmãs com separação recente, a divergência genética não é distribuída homoganeamente ao longo de seus genomas. É comum encontrar regiões com alta diferenciação genética num fundo genômico com pouca ou nenhuma diferenciação. Essas ilhas de diferenciação genética são associadas aos genes que sofreram maior acúmulo de mudanças ao longo do processo de especiação e que supostamente estão relacionados à formação das espécies em si. No entanto, essa relação causal não necessariamente é válida e, além disso, a relação desses genes com a diferenciação fenotípica das linhagens também não é clara.

Em 1940, Dobzhansky hipotetizou que em casos de isolamento reprodutivo pré-zigótico, os genes codificadores das características fenotípicas associadas ao isolamento (e.g., sazonalidade da reprodução, preferências de nichos ecológicos) seriam justamente aqueles genes responsáveis pelo processo de especiação, resultando num alinhamento entre as regiões de divergência genética com a expressão da diferenciação fenotípica. Entretanto, no caso de isolamento pós-zigótico, esse alinhamento não ocorreria necessariamente. Diversas análises corroboram essa ideia geral. Uma quantidade crescente de estudos aponta que o isolamento reprodutivo frequentemente está



relacionado a loci localizados em inversões cromossômicas e regiões com baixa taxa de recombinação. Neste sentido, nessas regiões genômicas que não recombinam, há manutenção de *pools* genéticos independentes nas espécies simpátricas. Nestas regiões isoladas de recombinação estariam localizados os genes definidores das diferenças fenotípicas das espécies simpátricas. Exemplos deste fenômeno são as borboletas *Heliconius* e girassóis.

Além do alinhamento entre diferenciação genética e fenotípica, muitas análises recentes de genética da especiação investigam se a diferenciação entre as linhagens utiliza variantes genéticas já presentes na população ancestral (*standing genetic variation*) ou acontece por novas variantes oriundas de mutação ou migração. Não surpreendentemente, evidências existem para ambos os casos.

A investigação da genética da especiação é enviesada para os casos em que as espécies estão em simpatria, pois é justamente nessas situações em que as causas do isolamento reprodutivo podem ser estudadas, pois os híbridos são efetivamente formados ou são evitados por algum tipo de mecanismo de isolamento. A diferenciação genômica da especiação alopátrica ainda é pouco investigada. Desta forma, o estudante de genética da especiação pode ter a impressão de que a especiação simpátrica é mais frequente e relevante. Apesar dos livros didáticos de biologia evolutiva apresentarem a especiação simpátrica como o caso mais comum em termos empíricos, efetivamente não temos dados concretos para avaliar essa afirmação e, pelas razões mencionadas, um levantamento baseado nos casos estudados pelos geneticistas não é uma medida confiável.

Século 21 e alguns desafios contemporâneos

Após décadas de grande desenvolvimento independente das subdisciplinas da biologia evolutiva, como a filogenética, a genética de populações, a paleontologia, a biogeografia, a ecologia evolutiva, a genética evolutiva do desenvolvimento, entre outras; no século 21, os biólogos voltaram a pensar na necessidade de unificação dessa ciência num corpo teórico compartilhado. Evidentemente, o cerne do darwinismo ainda permanece relativamente intacto, mas os novos desafios trazidos pela imensa quantidade de dados expandiram consideravelmente a teoria evolutiva. Podemos pensar a biologia evolutiva como uma árvore, com raízes ainda fortes no darwinismo e com muitos ramos nas suas derivações. O século 21 vem se consolidando como a era da informação, a *big data*, onde servidores computacionais agora armazenam não apenas genomas completos de indivíduos, mas também dados comportamentais, biogeográficos e ecológicos. Essa avalanche de informação tem motivado a procura por macro-padrões na diversidade, associado a frequentes testes de hipóteses em larga escala.



Por exemplo, quase todas as espécies de mamíferos possuem ao menos de um a dois genes já sequenciados. Desta forma, uma mega-filogenia molecular de Mammalia pode ser comparada com dados paleontológicos e biogeográficos para testarmos a hipótese da radiação adaptativa dos mamíferos após a extinção dos dinossauros não-avianos na fronteira entre o Cretáceo e o Paleogeno. Estudos genômicos populacionais, inclusive de regiões não codificadoras, estão permitindo que os biólogos entendam com precisão os mecanismos da genética da especiação. Novas linhas de análise, como os estudos de biocomplexidade, tem elucidado a dinâmica de cadeias de interação ecológica e também permitido a modelagem de epidemias. As possibilidades são impossíveis de enumerar neste texto. Vivemos numa época instigante para estudar biologia.

Conforme vimos, a teoria da evolução das espécies demorou bastante para ser desenvolvida. Esse longo caminho mostra a dificuldade intelectual e até mesmo cognitiva que caracteriza o entendimento da evolução biológica. É uma história que definitivamente desbanca a interpretação simplista e heroica encontrada comumente em livros didáticos. Lamarck nunca conheceu Darwin e Darwin não tinha noção dos princípios básicos da hereditariedade. A repetição de histórias simplistas e incorretas, como aqueles que caracterizam o darwinismo como uma teoria onde “tudo ocorreu ao acaso” é tão absurda quanto dizer que Isaac Newton estabeleceu a relatividade geral. Entender a história intrincada do pensamento evolutivo e a série de percalços que foram vencidos ao longo dos séculos é fundamental para ensinar biologia evolutiva, pois muitas das dúvidas e críticas que surgem nos estudantes já foram foco de intenso debate no passado.