

A EVOLUÇÃO DOS SERES VIVOS*

Newton Freire-Maia

Depto. de Genética. UFPR

* Os assuntos aqui superficialmente mencionados, assim como vários outros, foram tratados de forma ampla em dois livros meus: *Criação e evolução — Deus, o acaso e a necessidade* (Vozes, Petrópolis, 1986) e *Teoria da evolução — de Darwin à teoria sintética* (Itatiaia, Belo Horizonte, EDUSP, São Paulo, 1988). Veja também "Aspectos polêmicos da teoria sintética da evolução", de Eleidi A. Chautard-Freire-Maia (*Ciência e Cultura*, 42 [5/6]:360-368, 1990). Sou muito grato ao CNPq — que financia as pesquisas da nossa Unidade de Genética Médica e de Populações, e do qual sou Pesquisador 1-A. Esses agradecimentos se estendem à Srta. Irene Sedoski pela cuidadosa e repetida datilografia do texto e à Dra. Eleidi Alice Chautard-Freire-Maia pela leitura crítica dele.

Este artigo apresenta uma visão geral do problema da evolução orgânica, analisando inicialmente, de forma breve, as idéias de Lamarck e Darwin. Outros temas abordados: moderna teoria da evolução, teoria sintética, mutação, seleção natural, monomorfismo, polimorfismo, aptidão darwiniana, sobrevivência do mais apto, carga genética, níveis evolutivos, taxas evolutivas, evolução molecular e teoria do equilíbrio intermitente. O autor acha que os fatores propostos pela teoria sintética para explicar toda a evolução funcionam muito bem nos seus níveis mais baixos (microevolução e mesoevolução), sendo insuficientes para a os mais elevados (especialmente megaevolução). Dois tópicos finais são mencionados: a teoria da evolução está provada? Que pensar dela hoje?

This article presents a general view on the problem of organic evolution. It starts with a brief analysis of the ideas of Lamarck and Darwin. Then, the following subjects are briefly analysed: modern theory of evolution, synthetic theory, mutation, natural selection, monomorphism, polymorphism, Darwinian fitness, survival of the fittest, genetic load, levels of evolution, evolutionary rates, molecular evolution, and theory of the punctuated equilibrium. It is the opinion of the author that the factors proposed by synthetic theory to explain the evolution as a whole may be accepted as reasonable only for its lower levels (microevolution and mesoevolution), there being no scientific reasons to accept them as factors of the higher levels (especially megaevolution). Two final topics are mentioned: Is the theory of evolution proved? What can we think about it today?

Introdução: lamarckismo e darwinismo

A teoria da evolução dos seres vivos tem uma longa história. Idéias sobre o assunto são encontradas nos filósofos gregos e, depois de um longo hiato, em fi-

lósofos e cientistas principalmente do século XVIII. Nenhuma dessas idéias é suficientemente precisa para que possa configurar-se numa verdadeira teoria. No século XIX, a situação muda totalmente. Já na primeira década, Lamarck (1744-1829) propõe uma teoria que inclui, como elementos fundamentais, tendências evolutivas e a importância hereditária dos caracteres adquiridos pela ação do ambiente e pelos efeitos do uso e do não-uso. Os seres vivos evoluem, em primeiro lugar, porque têm faculdades inatas para evoluir em direção a formas cada vez mais complexas. Mas há ainda um segundo fator atuando sobre essa faculdade fundamental: é o relacionado com os processos da adaptação. O meio age sobre os seres vivos e cria, neles, necessidades que mobilizam a sua energia biológica, fazendo-os criar e alterar os órgãos. Sem a ação perturbadora desses efeitos ambientais (que seriam hereditários — tese geralmente admitida em quase todo o século XIX), os seres vivos formariam séries evolutivas perfeitas. Há, pois, dois fatores essenciais: as relações entre os organismos e o meio “empurram” aqueles a uma evolução progressivamente complexa, mas também despertam, no esforço biológico de cada organismo, a tendência para a adaptação, cujo resultado pode perturbar a seriação perfeita que ocorreria sem esse segundo fator. A ação do uso e do não-uso introduziria distorções hereditárias nessas séries, como, por exemplo, a cegueira dos peixes que vivem em cavernas e o alongamento do pescoço das girafas.

Essa teoria não alcança sucesso nos meios científicos. Este sucesso estava reservado a Darwin (1809-1882) que, através de seu livro *A Origem das Espécies*, não só traz uma larga série de “evidências” evolutivas como também propõe uma outra teoria, totalmente diferente da de Lamarck. Para Darwin, os seres vivos não têm “tendências evolutivas”; para ele, a evolução é um mecanismo: variações ao acaso dos traços hereditários (mutação) geram valores adaptativos diferentes e o ambiente realiza uma seleção a favor dos mais adaptados (seleção natural). Assim, os peixes se tornaram cegos nas cavernas e a girafa teve seu pescoço alongado porque esses traços teriam sido mais adaptativos (isto é, “mais aptos”) que os anteriores. Esse mecanismo adaptativo tão simples seria capaz de explicar toda a evolução, do seu início ao Homem moderno. O essencial dessa teoria de Darwin (mutações casuais e seleção natural) ainda é aceito hoje, uma vez que foi incorporado ao que se chama “teoria sintética da evolução”, que começou a se elaborar na década de 20 (graças principalmente ao trabalho de cientistas soviéticos, ingleses e americanos) e já estava plenamente consolidada em 1950. Tanto para Lamarck como para Darwin, a evolução é lenta e gradual.

Interessante notar que, além dos fatores acima referidos, Darwin incluiu na sua teoria uma tese muito em voga na época e que já havia sido aproveitada por Lamarck — a herança dos caracteres adquiridos. Esse fato permite dizer que Darwin era, em parte, lamarckista. Foi só em 1883 que Weismann (1834-1914), expurgando o darwinismo de seu elemento lamarckiano, criou o neodarwinismo, pelo que se pode dizer que Weismann era mais darwinista que o próprio Darwin... A partir desse ponto, surgiu o neolamarckismo, que expurgando as “tendências evolutivas” de Lamarck, dele só aceitou a herança dos caracteres adquiridos. Esse neolamarckismo teve um certo sucesso em vários países (Estados Unidos, França, Inglaterra...), mas desapareceu depois dos anos 30. O neodarwinismo evoluiu e deu origem à moderna teoria sintética (veja mais abaixo).

Teoria da evolução

A teoria da evolução dos seres vivos, tal como aceita atualmente pela maioria dos biólogos, pode ser assim resumida:

I. Os seres vivos atuais derivam, por transformações sucessivas, de seres vivos diferentes que viveram no passado, os quais derivaram, por sua vez, de seres diferentes, e assim sucessivamente até o início da vida na Terra. A “origem das espécies” está, pois, na transformação das espécies antecedentes. Por este motivo, todos os seres vivos atuais apresentam, entre si, uma relação de “consangüinidade”, maior ou menor, de acordo com sua posição na classificação geral. Desta forma, espécies pertencentes ao mesmo gênero são evolutivamente mais próximas do que as que pertencem a gêneros diferentes de uma mesma família, etc. A classificação (taxonomia) dos seres vivos reflete, pois, a sua evolução.

A teoria da evolução (evolucionismo ou transformismo, tendo esse último termo caído em desuso) é, como se vê, exatamente o oposto da posição que imperou na biologia do passado — o fixismo, que admitia ter sido criada, de forma independente, cada uma das espécies dos seres vivos¹. Essa posição, baseada na leitura fundamentalista do Gênesis, não contrariava o que então se sabia em ciência. Para ela, não haveria “consangüinidade” entre os seres vivos de espécies diferentes, cuja taxonomia apenas refletiria o plano da Criação.

II. Os primeiros “seres vivos” (que deveriam ser macromoléculas auto-replicadoras) surgiram da matéria inorgânica há talvez

1. O moderno fixismo, que teve origem em algumas áreas protestantes dos Estados Unidos, não estende a fixidez a todas as espécies lineanas ou tal como as define a moderna biologia evolutiva. Esse fixismo aceita a microevolução e a mesoevolução, além de crer que espécies crípticas (muito semelhantes) possam ter surgido por evolução. Esse fixismo moderno (“criacionismo científico”) não é, pois, um fixismo integral, uma vez que aceita a evolução nos seus níveis mais baixos. Lineu (1707-1778) admitia, a princípio, que as espécies (lineanas) eram as unidades da Criação. Nos últimos anos de sua vida, passou a aceitar uma evolução intragenérica (a unidade da Criação passou a ser, então, o gênero), sendo que novas espécies poderiam ser geradas a partir do cruzamento entre espécies isogenéricas preexistentes.

mais de 3,6 bilhões de anos. Não se sabe se a vida teve uma única origem ou se surgiu várias vezes. É mais provável que tenha tido uma origem única, uma vez que o código genético parece ser universal.

III. O surgimento divergente e sucessivo de formas ao longo do tempo, acompanhado de um fabuloso número de extinções, foi produzido por fatores relacionados com a estrutura da própria matéria viva, com processos de adaptação e com acontecimentos estocásticos.

IV. Os fatores responsáveis pela evolução no passado são os mesmos que agem atualmente, segundo a teoria sintética — mutação, seleção natural, deriva genética e fluxo gênico (veja mais adiante). São os fatores necessários e suficientes para explicar toda a evolução, de seu início à época atual.

V. As direções que se notam ao longo da evolução decorrem exclusivamente da atuação direcionada da seleção natural. Os seres vivos que hoje existem — incluindo o Homem — poderiam não existir caso as condições que os possibilitaram fossem diferentes. É, pois, por “acaso”, que o mundo vivo é hoje o que é.

VI. Os fatores evolutivos acima mencionados são os mesmos para todos os níveis da evolução — da simples variação da frequência populacional de uma ou algumas mutações até a origem dos grandes grupos sistemáticos (reino, filo, classe, ordem, etc.). Desta forma, tanto explicam a origem e a mudança da frequência de uma mutação em uma população como a origem dos animais, dos vertebrados, dos mamíferos, dos primatas, do Homem.

Como se vê, algumas dessas proposições extrapolam — e muito — o simples conhecimento científico e mesmo, creio eu, as inferências razoáveis que o saber científico permite. O primeiro item ou mesmo os três primeiros são de aceitação geral e, por isto, não há praticamente dúvidas no meio científico sobre eles. Quanto aos demais, cuja aceitação é mais ou menos geral, eles decorrem mais de simplificações inferenciais do que dos elementos científicos que possam corroborar o que se pretende.

O processo elementar da evolução é a mudança da frequência populacional de uma variante genética (gênica ou cromossômica). Assim, tanto é evolução a presença de uma alta frequência de albinismo na população humana da Ilha de Lençóis, no Maranhão, como a origem e o desenvolvimento, ao longo de milhões de anos, dos vertebrados entre os quais surgiu o Homem.

A situação da Ilha de Lençóis foi provocada pela migração (fluxo gênico) e pela deriva genética (veja mais abaixo).

Sendo um processo, a evolução tem velocidades que podem ser medidas. Essas velocidades variam, muitas vezes, de acordo com os vários aspectos sob os quais se analisa essa linha. Em termos gerais, podemos caracterizar as diferentes linhagens evolutivas como tendo evolução lenta (braditelia), "normal" (horotelia) ou rápida (taquitelia). Exemplos de braditelia: ostras, gambá, libélulas, baratas, tubarão, lampréias, etc. Alguns desses seres atravessaram dezenas ou mesmo centenas de milhões de anos sem mudanças morfológicas apreciáveis (formas pancrônicas ou "fósseis vivos"). Exemplos de horotelia: cavalo, elefante, etc. Exemplos de taquitelia: a origem dos grandes grupos sistemáticos: vertebrados, aves, mamíferos, etc. O Homem é também taquitético. Os mamíferos, ao longo de sua diversificação, parecem ter tido evolução rápida se sua taxa evolutiva é comparada com a das formas pancrônicas, mas sua evolução tem sido, na verdade, horotética quando a comparação é feita com as explosões evolutivas (em nível geológico, obviamente) que deram origem aos grandes grupos sistemáticos. Em suma — a megaevolução é sempre taquitética. Por que motivo as minidiferenciações são lentas e as macrodiferenciações são rápidas? Esse é um problema ainda sem resposta razoável.

Como disse antes, uma mesma linha filética pode apresentar diferentes velocidades em diferentes fases de sua evolução morfofisiológica. Assim, por exemplo, o aparecimento das asas do morcego foi taquitética, enquanto sua evolução posterior foi braditética. Não se sabe o porquê desse fato. Os dois parágrafos acima referem-se à evolução em nível morfofisiológico. Convém lembrar que a evolução molecular (por exemplo, da hemoglobina²) não acompanha as taxas acima, isto é, são independentes delas. Examinando-se a hemoglobina-alfa do Homem e do cachorro, verifica-se que elas diferem em 23 dos seus 141 aminoácidos (16,3%). Como, num mesmo sítio, podem ter ocorrido duas ou mais substituições, é preciso fazer uma correção que leve em conta a sua ocorrência múltipla onde, à primeira vista, só parece ter ocorrido uma. A lista a seguir mostra a frequência de mudanças, comparando-se cada animal referido com o homem: cachorro (17,8%), canguru (21,2%), eqüidna³ (30,4%), galinha (28,5%), salamandra (58,0%), carpa (66,6%) e tubarão (75,9%). Se desejamos saber a taxa de substituição por uma unidade de tempo, devemos dividir as frequências acima pelo número de anos de evolução separada que os dois animais percorreram. Como a linhagem que veio a dar o Homem se separou da que levou ao cachorro há cerca de 100 milhões de

2. A hemoglobina é um tetrâmero protéico composto de dois dímeros (alfa e beta). Como todas as proteínas, é formada pela união de muitos aminoácidos, cada um dos quais ocupando um sítio; por isto é que, analisando-se agora as substituições de aminoácidos numa proteína de duas espécies, podemos ter uma estimativa de sua taxa de evolução. Aproveito a explicação acima sobre os dímeros alfa e beta para complementar uma explicação dada no texto. Comparando-se a alfa humana com a beta humana (isto é, moléculas que sempre estiveram juntas), o número médio de substituições por sítio é igual a 0,80; comparando-se, por outro lado, a alfa da carpa com a beta humana (separadas há mais de 400 milhões de anos), a mesma taxa é igual a 0,82! Note-se que a carpa mudou muito pouco desde que apareceu até agora, enquanto, durante o mesmo período, a partir de um longínquo ancestral tipo peixe, a evolução criou o *Homo sapiens sapiens*. Como se vê, a evolução molecular marcha num compasso totalmente diferente do que caracteriza a evolução em nível morfofisiológico.

3. Eqüidna é um mamífero primitivo só existente na Austrália. Pertencente à ordem Monotremata e à família Tachyglossidae. Há dois gêneros de eqüidna. Trata-se de animais que se isolaram da linhagem principal de evolução dos mamíferos e, por isso, possuem características únicas entre seus colegas de classe (Mammalia).

anos, a divisão deve ser feita por 200 milhões, o que nos dará $0,89 \times 10^{-9}$, isto é, aproximadamente uma substituição por um bilhão de anos. O mais importante é que todas as comparações acima e muitas outras feitas com outras proteínas mostram que cada uma delas apresenta a mesma taxa de substituição de aminoácidos por bilhão de anos. Exemplos: fibrinopeptídeos (8,3), ribonuclease (2,1), hemoglobinas (1,0), insulina (0,4), etc. Há, pois, uma estrita uniformidade dentro de cada proteína, como se cada uma delas tivesse uma taxa intrínseca de evolução ("relógio molecular"). Motoo Kimura, de quem obtivemos os dados aqui referidos, acha que essas substituições são "neutras" e, por isto, se subtraem à ação criadora da seleção natural. Para Kimura, os fatores dessa evolução molecular são as taxas de mutação e a deriva genética ("teoria da mutação neutra e da deriva genética"). Mais: 1) diferentes partes de uma mesma molécula podem evoluir com taxas diferentes; 2) quanto menor for o efeito causado por uma substituição, mais depressa ela ocorrerá em relação à taxa das substituições com efeito maior; 3) estas devem ser preferentemente eliminadas pela ação da seleção natural, que seria mero agente eliminador e, não, criador.

Uma moderna subteoria evolucionista admite que as diferentes linhagens evolutivas mudam, em geral, muito pouco durante a maior parte de sua história, mas que acontecimentos de especiação (origem das espécies) "rápida" pontuam essa longa tranqüilidade (teoria do equilíbrio pontuado ou intermitente). Alguns modelos vêm sendo desenvolvidos para entender melhor essa alternância de longas estases com curtas especiações. Muitos autores negam, no entanto, que essa subteoria do equilíbrio intermitente seja corroborada pelos fatos mais bem conhecidos da paleontologia.

Teoria sintética

A teoria sintética admite, como já foi dito, a ação de quatro fatores evolutivos: a mutação (matéria-prima da evolução), a seleção natural (fator diretivo), a deriva genética (variação ao acaso das frequências das variantes genéticas) e o fluxo gênico (troca genética interpopulacional em decorrência da migração).

A deriva genética, provocada pelo acaso, é fator importante nas populações efetivas⁴ pequenas, perdendo progressivamente sua importância nas populações progressivamente maiores. Isto é fácil de compreender: se temos dois alelos⁵ (*A*, *a*) neutros⁶ com a frequência de 0,5 em uma população efetiva igual a 10, é

4. População (*P*) é o contingente total de uma espécie que vive numa área. População reprodutora (*Pr*) é a parte dessa população que está contribuindo para formar a geração seguinte. *Pr* é sempre bem menor que *P*. A população efetiva (*Pe*) é um parâmetro ideal que se obtém a partir de *Pr* na base de uma ou mais correções. *Pe* é ainda menor que *Pr*. A *Pe* da Ilha de Lençóis consistia de cerca de 90 pessoas.

5. Alelos são as diferentes formas de um mesmo gene. Resultam da mutação-processo. Os alelos de um mesmo loco (ponto do cromossomo onde se encontra o gene) são denominados por letras iguais (A , a , a^1 , a^2 , etc.); formam uma série alélica.

6. Alelos neutros são aqueles que têm valores adaptativos (veja mais adiante) iguais ao mais alto da série alélica a que pertence. Em populações efetivas muito pequenas, mesmo alelos desvantajosos podem se fixar (isto é, atingir 100%). Neste caso, a evolução é anti-adaptativa.

Note-se que, na definição acima, a neutralidade do novo alelo só ocorre em relação ao alelo dotado do mais alto valor adaptativo ("aptidão darwiniana") da série. Nos casos de monaelismo (presença, por exemplo, de A unicamente; todos os indivíduos da população seriam AA), se surgir um novo alelo a , dotado de valor adaptativo igual ao de A , diz-se que ambos são neutros. Por isto, a seleção natural não agirá diferencialmente sobre ambos, que passam a estar sujeitos a outros fatores (por exemplo, a deriva genética). Se a população for pequena, este fato será de enorme importância evolutiva.

muito possível que um deles atinja zero nas próximas gerações. Se, porém, a população efetiva é igual a 1.000, as respectivas frequências deverão oscilar em torno de 0,5, sem a fixação de um ou de outro alelo.

Os quatro fatores acima mencionados seriam necessários e suficientes para explicar toda a evolução, dos seres mais simples que teriam surgido antes de 3,6 bilhões de anos ao Homem moderno (*Homo sapiens sapiens*). A mutação e a seleção natural são os fatores evolutivos mais importantes.

Mutação. Há dois tipos — gênicas e cromossômicas. As primeiras representam alterações de ordem bioquímica do próprio fator unitário da herança — o gene; as últimas são as variações, em geral microscopicamente visíveis, que ocorrem no nível dos cromossomos e podem ser de vários tipos. Algumas vezes, há mudança no número cromossômico (as polissomias e as poliploidias); outras vezes, muda a estrutura dos cromossomos através, por exemplo, de inversões, translocações, duplicações e deleções. Ambos os tipos de mutação (gênicas e cromossômicas) fornecem a matéria-prima sobre a qual atuam a seleção natural e os demais fatores.

A mutação é aceita como ocorrendo "ao acaso", mas hoje se sabe que essa aleatoriedade se dá apenas em relação às necessidades adaptativas das populações. Isto é, o ambiente não induz as mutações que lhe sejam adaptativas, desta forma atendendo às necessidades adaptativas das populações. Elas são, pois, "adaptativamente ambíguas" (Dobzhansky). Sofrem, entretanto, restrições em relação à própria capacidade de ocorrer (seus tipos e a amplitude desses decorre da constituição bioquímica de cada gene, que é fruto da evolução passada) e em relação à sua capacidade de serem aceitas para a ação futura da seleção natural (restrições desenvolvimentais). Há, pois, dois tipos de restrições atuando sobre a mutação. A mutação é, pois, casual apenas no sentido adaptativo; se dissermos que ela é inteiramente "casual" devemos acrescentar que esse "acaso" não é o caos; pelo contrário, tem suas leis, seus limites, suas restrições. Não são quaisquer mutações que ocorrem; só ocorrem as permitidas pela composição bioquímica da própria unidade que muta e só são aceitas para uma ação posterior da seleção natural as que passarem, logo de entrada, pelo crivo das restrições que lhes possa fazer o tipo de estrutura que o ser vivo possui.

Sob o ponto de vista adaptativo, as mutações podem ser classificadas em três grupos: as vantajosas (que aumentam o valor adaptativo), as deletérias (que o diminuem) e as neutras (que

não o alteram). Note-se, no entanto, que o valor adaptativo de um dado genótipo (*aa*, por exemplo), considerado como muito baixo num dado ambiente com suas múltiplas características, pode passar a elevado se essas características se modificarem. A seleção natural lançará mão, em consequência disso, da reserva genética dantes nociva (*aa*), aumentando sua frequência às expensas dos genótipos *AA* e *Aa*, e provocando, desta forma, uma substituição gênica, isto é, uma evolução de ordem adaptativa.

Outro ponto importante neste contexto é o fato de que as radiações ionizantes (como os raios X) têm o poder de aumentar as taxas de mutação. Como as mutações que surgem em populações bem adaptadas são, em geral, detrimenais, o emprego indiscriminado das radiações ionizantes é desaconselhado. Isto significa que a ação dessas radiações se exerce não apenas a nível somático (produzindo câncer, por exemplo), mas também em nível genético (produzindo mutações).

A mutação é, como se viu, o processo de mudança dos fatores hereditários; por outro lado, chama-se também de mutação o resultado desse processo. Por exemplo, o alelo *A* sofre uma mutação e se transforma em *a*, que também chamamos de mutação. As mutações ocorrem em todas as direções e, portanto, também na direção $a \rightarrow A$. As taxas das mutações (isto é, as frequências com que ocorrem por geração) variam não só de gene para gene como também, no mesmo gene, segundo a direção que ela assume. Assim é que $A \rightarrow a$ pode ter uma taxa muito diferente de $a \rightarrow A$. Na espécie humana, as taxas de mutação estimadas por diferentes autores, usando diferentes métodos, variam entre 1 por cinco milhões e 1 por dez mil. Por vários motivos, é impossível obter uma média segura. Pode-se aceitar, como simplificação, que a maioria das estimativas esteja entre 5 por milhão e 5 por cem mil. Aceitando-se uma taxa média de mutação da ordem de $1/100.000$, isto significa que, em 100.000 gametas (espermatozoides e óvulos), um portará uma mutação nova, por gene, por geração. Isto parece muito pouco mas não é: temos algumas dezenas de milhares de genes e, quando um traço hereditário é muito detrimental, a taxa de mutação de seu gene é fator importante para a sua manutenção, em equilíbrio, na população.

Seleção natural. Aceita como fator diretivo da evolução, a seleção natural parece ser, no entanto, apenas um poderoso fator que tende a aumentar o grau de adaptação dos seres vivos ao ambiente. Ela age graças à existência de valores adaptativos diferentes entre os membros de uma mesma população. O valor

adaptativo decorre da viabilidade (capacidade de viver) e da fertilidade (capacidade de se reproduzir). Como os membros de uma mesma população possuem valores adaptativos diferentes, a seleção natural “escolhe” os mais adaptados, isto é, os que possuem maior taxa de sobrevivência e reprodução. Nada mais que isto. Examinando-se, por exemplo, uma espécie polimórfica, pode-se, em muitos casos, observar, com facilidade, a atuação da seleção natural seja em populações naturais, seja em populações artificiais mantidas em laboratório.

Aceitar que esse mecanismo de “escolha” possa fazer mais que isso — por exemplo, gerar as mudanças evolutivas de alto nível (veja abaixo) — significa aceitar uma descomunal e indevida extrapolação. Há, na minha opinião, uma desproporção entre o que se constata e o que a teoria sintética aceita. Aliás, é próprio das teorias ir além dos fatos.

Referi, no início deste artigo, a expressão “mais aptos” e gostaria de aproveitar a ocasião para explicar o que significa “luta pela vida” e “sobrevivência dos mais aptos”, na linguagem da teoria darwiniana. A “luta pela vida” não significa necessariamente uma “luta” no sentido popular do termo, se bem que não a exclui com esse sentido. Ela é, no entanto, muito mais do que isso, pois inclui todos os diferenciais associados à adaptação (rusticidade, resistência, precocidade, viabilidade, fertilidade, etc.). A “sobrevivência dos mais aptos” significa simplesmente a sobrevivência dos seres mais adaptados ao ambiente em que se encontram. A medida dessa “aptidão” é o número médio de filhos úteis (isto é, que deixam filhos) no referido ambiente. Ela não tem outras conotações além dessa fertilidade das gerações que se sucedem. A aptidão darwiniana (ou valor adaptativo) pode ser medida de forma comparativa entre os indivíduos AA , Aa e aa . Se dermos o valor 1 ao que possuir a mais alta aptidão darwiniana (digamos, ao genótipo AA), pode acontecer que Aa tenha 0,50 e aa apenas 0,01. Isto significa que a seleção natural, em comparação com sua ação sobre os AA (note-se que a seleção natural atua contra estes também, mas, como eles têm o mais alto valor adaptativo — em comparação com Aa e aa — recebem o valor 1), eliminará, em cada geração, 50% dos Aa e 99% dos aa . Essa população tenderá ao monomorfismo, sendo pouco a pouco eliminados os Aa e aa , que serão substituídos pelos AA . O a e, conseqüentemente, os indivíduos Aa e aa nunca desaparecerão da população (se ela é suficientemente grande, porque as taxas de mutação são sempre muito pequenas) porque voltarão sempre a reaparecer por mutação, que é a fonte de manutenção, na população, dos indivíduos dotados de baixo valor adaptativo ou mesmo de valor adaptativo igual a 0. A

mutação produz e a seleção natural elimina ou favorece. É por este motivo que todas as populações, funcionando "como esponjas" (Tchéhvericov), absorvem uma grande quantidade de mutações, mesmo as deletérias (carga genética). Se a mais alta aptidão darwiniana estiver com os *Aa* (valor adaptativo igual a 1), então se estabelecerá um equilíbrio entre as três formas por ação da seleção natural; as frequências das três formas dependerão das aptidões darwinianas de *AA* e *aa*. Mas o importante é que, neste caso, as três formas se manterão em equilíbrio, formando um polimorfismo equilibrado. Um exemplo clássico na espécie humana é o do gene (*s*) da siclemia (anemia desencadeadora de morte precoce). Sendo *S* o alelo "normal", a população que vive, há muito tempo, em região com malária (*Plasmodium falciparum*) endêmica terá, em equilíbrio, as três formas *SS* (mais susceptível à malária), *Ss* (resistente à malária) e *ss*, que morre de anemia. A seleção natural mantém, pois, em equilíbrio, na população, formas mal adaptadas (*SS*, *ss*) pelo fato de que a mais adaptada é o heterozigoto (*Ss*).

Como vimos, mesmo coeficientes de seleção rígidos contra homozigotos (*aa*, no primeiro caso; *SS* e *ss* no segundo) não conseguem purificar as populações de suas variantes genéticas detrimenais. A mutação está continuamente repondo, nas populações, o que a seleção natural elimina. Quando a seleção natural favorece os heterozigotos (*Ss*), sejam quais forem os valores adaptativos dos demais (*SS* e *ss*) — admitamos que o dos *ss* seja 0 — ambos serão mantidos nas populações apesar de acarretarem um imenso malefício para elas. As populações humanas — tal como as demais que se reproduzem por via sexual e cruzada — estão repletas de mutações que desencadeiam morte prematura e anomalias não letais (cegueira, surdo-mudez, retardamento mental, etc.). Essas mutações formam a carga genética.

Fatores evolutivos são simplesmente aqueles capazes de mudar as frequências das variantes genéticas nas populações. Trata-se, como já foi dito, da mutação, da seleção natural, da deriva genética e do fluxo gênico. Por esse motivo, como já vimos, diz-se que o aumento da frequência de um gene detrimental (por exemplo, do albinismo) numa população pequena (da Ilha dos Lençóis, por exemplo), em consequência do mero acaso (deriva genética), é um processo evolutivo. As uniões consangüíneas não são fatores evolutivos pelo fato de que aumentam as frequências dos homozigotos (*AA*, *aa*) com um correspondente decréscimo das frequências dos heterozigotos (*Aa*), sem haver mudança nas frequências de *A* e de *a*. Em outros termos: as

uniões consangüíneas aumentam as frequências dos homozigotos (*AA*, *aa*) e diminuem, de forma compensadora, a dos heterozigotos (*Aa*), sem tocar nas frequências das próprias variantes genéticas (*A*, *a*).

A população quase totalmente composta de *AA*, com uma pequena fração de *Aa* (por causa da mutação $A \rightarrow a$) e eventualmente de poucos *aa* resultantes da união *Aa* x *Aa* e que serão provavelmente eliminados, pode presenciar, mais tarde, em função de alterações ambientais, uma mudança dos valores adaptativos anteriores, passando *aa* a ter o seu igual a 1 e os demais rebaixados drasticamente. A seleção natural elevará, então, a frequência dos *aa*, que poderão compor praticamente toda a população, como já foi mencionado antes.

Há vários tipos de seleção natural. Na minha opinião, podemos distinguir os seguintes: normalizador, canalizador, equilibrador (ou balanceador), direcional, diversificador e coincidente. Longe de mim qualquer intenção de fazer uma análise de cada tipo. Chamarei apenas a atenção do leitor para o seguinte: podemos chamar a seleção normalizadora de anti-evolutiva, pois ela favorece os genótipos que compõem a norma da população, desta forma sendo responsável pela estabilização genética. Se a seleção natural fosse inteiramente normalizadora, não haveria evolução por seleção natural.

A seleção natural tem sido definida como cega, ateleológica, mecânica e oportunista. Facilmente se compreende que ela possa gerar, na base das mutações disponíveis, aperfeiçoamentos e melhoramentos. O mesmo não se pode dizer em relação às criações de novidades muito complexas. E mais: a evolução possui uma linha filética que, ao longo de alguns milhões de anos, produziu um animal (o Homem) que de todos os seres vivos se diferencia substancialmente por possuir propriedades que faltam a todos os demais. A linha filética dos homínídeos foi a única que possibilitou o surgimento do Homem que, por isto mesmo, está situado na ponta da flecha da evolução, segundo a feliz expressão de Theilhard de Chardin. Não há dúvidas de que a evolução tem uma direção geral muito nítida de progresso crescente, sem esquecer que — tomando o Homem como o seu produto mais elevado, oriundo de uma linha filética especial — há uma quantidade fabulosa de outras linhas filéticas que representam meros becos sem saída. A evolução passada cria ou anula possibilidades de evolução futura. O que foi possibilitado aos primeiros homínídeos foi certamente negado às aves. Aqueles geraram o Homem, que, por possuir propriedades mentais únicas, Julian Huxley julgava poder formar

mesmo um reino à parte (os Psicozoários), enquanto as últimas se diferenciaram numa quantidade enorme de espécies — todas dentro do mesmo beco sem saída.

Falei há pouco em carga genética e desejo apenas acrescentar que ela é o preço da evolução. As mutações representam a matéria-prima da evolução, mas muitas delas são responsáveis pelo detrimento genético que a população possui. Esse detrimento, em termos humanos, representa mortalidade precoce, esterilidade, aleijões, retardos mentais, etc. (carga genética expressa), em suma, sofrimento, lágrimas, infelicidade. Crow (*loc. cit.*, p. 207) acha que a taxa de mutação é muito elevada no Homem e que se pudéssemos baixá-la ou mesmo reduzi-la a 0, seria um benefício imediato para nós. Baixaria concomitantemente o preço inflacionado da nossa evolução.

Níveis evolutivos

A evolução pode ser classificada em vários níveis. Prefiro aceitar a existência de quatro, sem esquecer que essa subdivisão é arbitrária. Há quem prefira admitir que a evolução seja um processo único e contínuo, e que, diante disto, qualquer subdivisão corresponde antes à nossa necessidade didática de subdividir processos do que a uma realidade. A evolução, entretanto, é marcada por uma fabulosa descontinuidade que se reflete na existência real dos táxons⁷ aos quais a Sistemática procura dar nomes. Além disto, não há como comparar as simples mudanças elementares do nível mais baixo (albinismo na Ilha de Lençóis) com as fantásticas criações do nível mais alto (origem dos mamíferos).

Vejamos os quatro níveis a que me referi:

Microevolução — Variação das frequências populacionais de uma ou algumas poucas variantes genéticas. Pode-se verificar que, em populações grandes, essa variação parece estar sob a direção da seleção natural, enquanto que, em populações pequenas, a deriva genética parece comandar o processo. A atuação da mutação, da seleção natural, da deriva e do fluxo gênico nos processos microevolutivos tem sido constatada, inúmeras vezes, através da observação (em populações naturais) ou da experimentação (em populações artificiais mantidas em laboratórios). O fluxo gênico deve ter contribuído muito para aumentar a variabilidade genética das populações.

7. Chama-se táxon qualquer grupo de organismos suficientemente bem delimitado dos demais para poder receber um nome dentro da classificação hierárquica (Taxonômica) dos seres vivos. Cada táxon forma uma unidade real na natureza, mas a posição taxonômica que ele venha a ocupar é arbitrária. Assim é que diferentes especialistas podem consignar diferentes categorias taxonômicas a um mesmo táxon. Um dado táxon pode, por exemplo, ser classificado como uma *família* por um autor, como uma categoria superior (*super-família*, por exemplo) por outro e como uma categoria mais baixa (*tribo*, por exemplo) por um terceiro. Vejamos a situação taxonômica do Homem. Para Simpson, *Homo sapiens* é o único gênero da família Hominidae que, ao lado da família Pongidae (macacos), forma a *superfamília* Hominoidea. Para Goodman, *Homo sapiens*, com os chimpanzês e o gorila, compõe a *subfamília* Homininae, o orangotango forma outra *subfamília* (Ponginae) e to-

dos estão reunidos na família Hominidae, que pertence à superfamília Hominoidea. Como se vê, o Homem, os chimpanzés, o gorila, etc., são táxons muito bem delimitados, mas a sua posição na classificação é arbitrária. Não se esqueça de que, como foi dito, Julian Huxley achava razoável a atribuição ao táxon *Homo sapiens* da categoria de reino.

Mesoevolução — Desenvolvimento de processos evolutivos mais amplos e geradores de comunidades genéticas cujos elementos componentes apresentam coadaptação. Por exemplo, a origem das raças geográficas — fenômeno generalizado em *Homo sapiens sapiens*. Aceita-se que a seleção natural e a deriva tenham tido papel relevante neste processo.

Macroevolução e megaevolução — Origem e desenvolvimento das categorias sistemáticas mais elevadas — espécie, subgênero, gênero, subfamília, família... (macroevolução) e subordem, ordem, subclasse, classe, filo, reino (megaevolução). Esta subdivisão é, obviamente, arbitrária como a subdivisão maior. No ponto de articulação da mesoevolução com a macroevolução (especiação), a teoria sintética ainda se sustenta razoavelmente bem, mas no altíssimo nível da megaevolução, surge a desproporção entre os fatos e a teoria que pretende explicá-los, uma vez que não há evidências de que os mecanismos que vemos atuando a nível mais baixo (micro e mesoevolução) sejam também os responsáveis pela evolução nos níveis sistemáticos mais elevados⁸.

Está provada a teoria da evolução?

8. "Mutation (including chromosomal changes), Mendelian segregation and recombination, random processes, and natural selection are sufficient mechanisms for intraspecies evolution. In that sense the problem of evolution is solved. Yet when we look beyond this most superficial description, we find many subtleties and some unresolved problems. For example, there remains the intriguing question of whether mechanisms that account for short-term changes are sufficient, when extended over very long time periods, to explain the origins of species and higher taxonomic categories or whether new principles are needed." James F. Crow, 1986, *Basic concepts in population, quantitative, and evolutionary genetics*. Freeman, New York.

Conceito generalizado na atual filosofia da ciência é que as teorias não se provam; em outros termos, não há meios de provar, de uma vez por todas, que uma dada teoria esteja certa e que suas antagonistas estejam erradas. Se não há fatos que provem a veracidade de uma teoria, há, no entanto, fatos que podem corroborar ou falsear suas assertivas. Isto significa que devemos aceitar as teorias corroboradas e rejeitar as falseadas. Não quer dizer que as corroboradas sejam verdadeiras; significa apenas que não se descobriram fatos que as falseiem e, neste caso, devem ser aceitas provisoriamente.

Para se corroborar ou falsear uma teoria, examinam-se as suas previsões; os fatos ocorrem segundo foram previstos ou não? Se sim, a teoria está corroborada; se não, estando falseada, deve ser posta de lado.

A teoria da evolução permite previsões no seu nível evolutivo mais baixo (microevolução); essas previsões, postas em prova, corroboram a teoria. Mas nos níveis mais elevados (macroevolução, megaevolução) — cujos fenômenos requerem, em geral, milhões de anos para ocorrer —, não é possível fazer previsões, mas apenas retrodições — isto é, afirmativas sobre fatos do passa-

do que devem ter ocorrido para que a teoria esteja correta. Essas retrodições são inúmeras e todas elas “corroboram” a teoria.

Exemplos de previsões microevolucionárias: 1. Uma linhagem normal de bactéria tornar-se-á penicilino-resistente se posta em contato com o antibiótico através da seleção dos raros mutantes penicilino-resistentes já existentes, por acaso, na população ou que surgirem por mutação (casual). 2. Uma população de mariposas claras, que vivem em ambiente não poluído, passará a conter mariposas predominantemente escuras, pela seleção das formas escuras raras, se passar a viver em ambiente poluído; 3. Populações artificiais de *Drosophila polymorpha* ou de *D. kikkawai* mudarão as frequências de suas formas clara e escura, sejam quais forem essas frequências iniciais, até atingirem um estado de equilíbrio entre as duas formas (polimorfismo equilibrado).

Exemplos de retrodições macro-megaevolutivas: 1. Não se encontrarão fósseis de aves antes de fósseis de peixes, anfíbios ou répteis; 2. Os fósseis de *Homo sapiens* serão encontrados sempre depois dos fósseis de espécies menos evoluídas de *Homo* (*habilis*, *erectus*) ou dos seus ancestrais mais antigos (*Australopithecus*); 3. A época de dominação evolutiva reptiliana antecede o desenvolvimento dos mamíferos. Não se encontrarão fósseis que afirmem o contrário dessas retrodições.

Que pensar hoje da teoria da evolução?

Há quem diga que a teoria da evolução não é mais uma “teoria”, mas um “fato”, uma vez que toda a biologia fala a favor dela. Há, sem dúvida, um mal-entendido numa afirmação desse tipo. As teorias — principalmente as de altíssima generalidade, como a teoria da evolução — nunca se transformam em “fatos”. Só na linguagem frouxa do conhecimento vulgar se poderia emitir uma opinião dessa natureza; na verdade, uma teoria — por mais corroborada que esteja — permanece sempre uma teoria, sem que haja desdouro de forma alguma para ela.

Em suma, a teoria da evolução está amplamente “corroborada” por tudo o que se sabe em biologia (paleontologia, embriologia, biogeografia, sistemática, genética, etc.) e, por isto, é aceita sem questionamentos pelos biólogos. O mesmo não se pode dizer da tradicional teoria (explicativa) sintética da evolução, tal como estabelecida entre as décadas de 20 e 50. Muitos eminentes especialistas continuam, no entanto, a dar aos fatores evolutivos conhecidos a capacidade de terem realizado toda a evolução,

dos acontecimentos mais simples (microevolução) à origem dos grupos sistemáticos mais elevados (megaevolução).

A teoria sintética vem recebendo críticas crescentes a partir da década de 70 e tudo leva a crer que novos fatores evolutivos venham a ser acrescentados aos quatro já sabidos tradicionalmente. Alguns dos novos mecanismos podem muito bem ser incorporados à teoria clássica, que assim manteria o seu nome como se aparentemente não houvesse mudanças substanciais ou passaria a se chamar teoria neo-sintética. No entanto, há autores que acham que um novo paradigma está surgindo. Esse novo paradigma não eliminará a contribuição darwiniana à teoria sintética, mas estenderá os fatores básicos da evolução a mais de quatro. Por enquanto, estamos em compasso de espera, tendo, lado a lado, adeptos ferrenhos da teoria sintética clássica (que acham que nada de fundamental está mudando) e uma nova geração de biólogos que pensa estarmos em vias de presenciar mudanças substanciais na nossa maneira de explicar a evolução dos seres vivos.

SÍNTESE NOVA FASE
51 (1990): 49-63

Endereço do autor:
Depto. de Genética, UFPR
Caixa Postal 19.071
81.531 — Curitiba — PR