

Editor: Douglas J. Futuyma
State University of New York



Sociedade
Brasileira de
Genética

Evolução, Ciência e Sociedade

Evolução, Ciência e Sociedade

Nota da Edição Brasileira

Na presente edição, traduzimos os termos científicos para o Português. Nosso objetivo é contribuir para a consolidação de uma terminologia científica em língua portuguesa e, ao mesmo tempo, possibilitar a compreensão do texto também pelo leitor não especialista.

Solicitamos aos leitores que contribuam para o aprimoramento dessa terminologia e nos enviem sugestões.

Ao manter, nesta edição brasileira, as considerações sobre os sistemas de ensino e de financiamento à pesquisa americanos, tivemos o objetivo de fornecer subsídios que possam resultar na redação de um documento voltado para o sistema de fomento à pesquisa e de políticas educacionais nacionais.

São Paulo, setembro de 2002

João Stenghel Morgante
Editor de Livros
SBG
Editoria_livros@sbg.org.br

Documento anexo serve como resumo executivo.
Para obter cópias em inglês deste documento,
consulte o portal <http://www.amnat.org>;
cópias em português podem ser obtidas no portal
da Sociedade Brasileira de Genética <http://www.sbg.org.br>.

Preparado por representantes das sociedades científicas abaixo.
Todas essas sociedades endossaram o documento final.

American Society of Naturalists
Animal Behavior Society
Ecological Society of America
Genetics Society of America
Paleontological Society
Society for Molecular Biology and Evolution
Society of Systematic Biologists
Society for the Study of Evolution

Endosso adicional do:
American Institute of Biological Sciences

Com patrocínio financeiro de:
A. P. Sloan Foundation
National Science Foundation

Editor Chefe:
Douglas J. Futuyma, State University of New York-Stony Brook

Organização:
Thomas R. Meagher, Rutgers, The State University of New Jersey

Comissão Orientadora:
Michael J. Donoghue, Harvard University
James Hanken, University of Colorado
Charles H. Langley, University of California-Davis
Linda Maxson, University of Iowa

Grupo de Trabalho:
Albert F. Bennett, University of California-Irvine
H. Jane Brockmann, University of Florida
Marcus W. Feldman, Stanford University
Walter M. Fitch, University of California-Irvine
Laurie R. Godfrey, University of Massachusetts
David Jablonski, University of Chicago
Carol B. Lynch, University of Colorado
Leslie Real, Indiana University
Margaret A. Riley, Yale University
J. John Sepkoski, Jr., University of Chicago
Vassiliki Betty Smocovitis, University of Florida

Edição em inglês projetada e produzida pelo Office of University Publications.
Rutgers. The State University of New Jersey

Edição em português:
Tradução: *Nicole S. Loghin-Grosso*
Responsável pela edição brasileira: *João Stenghel Morgante*
Produção: *Sociedade Brasileira de Genética*
Editoração: *Virtuale Comunicação*

ÍNDICE

RESUMO EXECUTIVO	5
PREÂMBULO	6
I. INTRODUÇÃO	7
II. O QUE É EVOLUÇÃO?	9
III. QUAIS SÃO OS OBJETIVOS DA BIOLOGIA EVOLUTIVA?	12
A. Subdisciplinas da Biologia Evolutiva	12
B. Perspectivas a partir da Biologia Evolutiva	14
IV. COMO SE ESTUDA A EVOLUÇÃO?	16
V. DE QUE MODO A BIOLOGIA EVOLUTIVA CONTRIBUI PARA A SOCIEDADE?	20
A. Saúde Humana e Medicina	20
B. Agricultura e Recursos Naturais	25
C. Descoberta de Produtos Naturais Úteis	128
D. Meio Ambiente e Conservação	29
E. Aplicações Fora da Biologia	31
F. Compreensão da Humanidade	32
VI. DE QUE MODO A BIOLOGIA EVOLUTIVA CONTRIBUI PARA A CIÊNCIA BÁSICA?	34
A. Realizações no Estudo da Evolução	34
B. Contribuições para Outras Disciplinas Biológicas	40
VII. O QUE O FUTURO RESERVA PARA A BIOLOGIA EVOLUTIVA?	43
A. Ciência Aplicada	43
B. Ciência Básica	50
VIII. MECANISMOS PARA ENFRENTAR OS DESAFIOS DO FUTURO	56
A. Progredir na Compreensão pela Pesquisa	56
B. Progredir na Compreensão pela Educação	58
C. Progredir na Compreensão pela Comunicação	60
IX. CONCLUSÃO	62
BIBLIOGRAFIA	64
APÊNDICES	66
I. Evolução: Fato, Teoria, Controvérsias	66
II. Como Este Documento Foi Produzido	68
III. Glossário de Termos Frequentemente Usados	69
IV. Associação entre a Pesquisa Evolutiva e as Missões de Órgãos Públicos	71

A Biologia Evolutiva é o estudo da história da vida e dos processos que levam à sua diversidade. Baseada nos princípios da adaptação, no acaso e na história, a Biologia Evolutiva procura explicar todas as características dos organismos, ocupando por isso uma posição central dentro das ciências biológicas.

RELEVÂNCIA DA BIOLOGIA EVOLUTIVA PARA O PROGRAMA NACIONAL DE PESQUISA

O século vinte e um será o “Século da Biologia”. Impulsionadas por uma convergência de preocupações públicas em aceleração, as ciências biológicas serão convocadas cada vez mais para tratar de questões vitais para o nosso bem-estar futuro: ameaças à qualidade ambiental, necessidades de produção de alimentos devido a pressões populacionais, novos perigos para a saúde humana gerados pelo aparecimento de resistência a antibióticos e de novas doenças, e a explosão de novas tecnologias na biotecnologia e na computação. A Biologia Evolutiva em particular está destinada a prestar contribuições muito significativas. Ela contribuirá diretamente para desafios prementes da sociedade, bem como para informar e acelerar outras disciplinas biológicas.

A Biologia Evolutiva estabeleceu de forma inequívoca que todos os organismos evoluíram a partir de um ancestral comum, no decorrer dos últimos 3,5 bilhões de anos; documentou muitos acontecimentos específicos da história da evolução; e desenvolveu uma teoria muito bem validada sobre os mecanismos genéticos, ecológicos e de desenvolvimento das mudanças evolutivas. Os métodos, conceitos e perspectivas da Biologia Evolutiva deram e continuarão dando importantes contribuições a outras disciplinas biológicas, tais como a Biologia Molecular e do Desenvolvimento, a Fisiologia e a Ecologia, bem como a outras ciências básicas como Psicologia, Antropologia e Informática.

A fim de que a Biologia Evolutiva realize todo o seu potencial, os biólogos devem integrar os métodos e resultados da pesquisa em Evolução com aqueles de outras disciplinas, tanto dentro como fora da Biologia. Te-

mos de aplicar as pesquisas em Evolução aos problemas da sociedade e devemos incluir as implicações de tais pesquisas na educação de uma cidadania cientificamente informada.

A fim de promover essas metas, representantes de oito destacadas sociedades científicas profissionais dos Estados Unidos, cuja temática principal inclui a Evolução, prepararam este documento. Ele inclui contribuições de especialistas de várias outras áreas. Conseguiu-se obter da comunidade de biólogos norte-americanos que estudam a Evolução respostas referentes a esboços anteriores e a minuta foi tornada pública pela Internet. Os representantes chegaram a uma série de recomendações que tratam das áreas abaixo.

PROGRESSO NA COMPREENSÃO POR MEIO DA PESQUISA

A fim de maximizar o potencial da Biologia Evolutiva como princípio organizador e integrador, insistimos em que:

- sejam incorporadas perspectivas evolutivas como fundamento para pesquisas interdisciplinares que tratam de problemas científicos complexos;
- os biólogos estudiosos da Evolução trabalhem no sentido de construir vínculos significativos entre a pesquisa básica e a aplicação prática;
- a Biologia Evolutiva desempenhe um papel mais explícito na missão mais ampla dos órgãos federais que possam se beneficiar de contribuições feitas por esta área.

Incentivamos esforços de vulto para reforçar os currículos das escolas primárias e secundárias, bem como os das faculdades e universidades, incluindo:

- apoio a treinamento suplementar para professores primários e/ou treinamento de reciclagem em Biologia Evolutiva para professores de Ciências do curso secundário;
- maior ênfase na Evolução nos currículos das faculdades de Biologia e Medicina, com cursos alternativos acessíveis a estudantes de outras áreas;
- integração de conceitos relevantes da Evolução no treinamento de todos os biólogos formados e de profissionais de áreas tais como Medicina, Direito, Agricultura e Ciências Ambientais.

Recomendamos enfaticamente aos biólogos dedicados ao estudo da Evolução que desempenhem seus papéis:

- na comunicação, aos órgãos de fomento à pesquisa federais e estaduais e a outras instituições que apoiam a pesquisa básica ou aplicada, da relevância da Biologia Evolutiva na realização das missões dessas organizações;
- na formação da próxima geração de biólogos dedicados ao estudo da Evolução, para que tenham consciência da relevância do seu campo para as necessidades da sociedade;
- na informação ao público sobre a natureza, os progressos e as implicações da Biologia Evolutiva.

PREÂMBULO

Três grandes temas permeiam as ciências biológicas: função, unidade e diversidade. Grande parte da Biologia, desde a Biologia Molecular até a Biologia do Comportamento, da Bacteriologia à Medicina, preocupa-se com os mecanismos que fazem os organismos funcionar. Muitos desses mecanismos são *adaptações*: características que favorecem a sobrevivência e a reprodução. Algumas dessas características são encontradas apenas em certos grupos de organismos, enquanto outras são compartilhadas por quase todos os seres vivos, refletindo a *unidade* da vida. Ao mesmo tempo, a *diversidade* de características entre as milhões de espécies da Terra é espantosa.

A unidade, a diversidade e as características adaptativas dos organismos são conseqüências da história evolutiva e só podem ser plenamente compreendidas nesta perspectiva. A ciência da Biologia Evolutiva é o estudo da história da vida e dos processos que levaram à sua unidade e diversidade. A Biologia Evolutiva esclarece fenômenos estudados nos campos da Biologia Molecular, da Biologia do Desenvolvimento, da Fisiologia, do Comportamento, da Paleontologia, da Ecologia e da Biogeografia, complementando os es-

tudos dessas disciplinas, referentes a mecanismos biológicos, com explicações baseadas na História e na adaptação. Em todo o campo das ciências biológicas, a perspectiva evolutiva fornece uma estrutura útil, muitas vezes indispensável, para organizar e interpretar observações e fazer previsões. Como foi enfatizado em recente relatório da Academia Nacional de Ciências dos Estados Unidos (37), a evolução biológica é “o mais importante conceito da Biologia Moderna – um conceito essencial para a compreensão de aspectos chave dos seres vivos”.

Apesar de sua posição central entre as ciências da vida, a Biologia Evolutiva ainda não representa, nos currículos educacionais e na concessão de verbas para pesquisa, uma prioridade à altura de suas contribuições intelectuais e de seu potencial para contribuir com as necessidades da sociedade. As razões disso talvez incluam a percepção errônea de que todas as questões científicas importantes referentes à Evolução já foram respondidas e a controvérsia entre alguns maus cientistas a respeito da realidade da Evolução e da percepção dela como ameaça a certos valores tradicionais da sociedade. Entretanto, a Biologia Evolutiva é uma disciplina intelectual e

tecnologicamente dinâmica, que inclui algumas das mais empolgantes descobertas atuais das ciências biológicas.

Os principais objetivos deste documento são:

- descrever a nossa compreensão atual da Evolução e das principais conquistas intelectuais da Biologia Evolutiva;
- identificar as principais questões e desafios da ciência da Evolução passíveis de progresso no futuro próximo;
- descrever contribuições da Biologia Evolutiva, passadas e esperadas no futuro, tanto para outras ciências como para necessidades sociais em áreas tais como as ciências da saúde, a agricultura e as ciências ambientais; e
- sugerir maneiras pelas quais se possa facilitar o progresso na pesquisa básica, nas aplicações da Biologia Evolutiva para atender

der necessidades da sociedade e na educação para a ciência.

Este documento foi preparado para pessoas cujas decisões são responsáveis pela orientação da pesquisa científica básica e aplicada e pela elaboração de currículos educacionais para todos os níveis. Ele foi elaborado por representantes de oito das mais importantes sociedades científicas profissionais dos Estados Unidos cuja temática inclui a Evolução. Também contribuíram outros especialistas em vários assuntos. A minuta deste documento foi revisada com base nos comentários recebidos da comunidade de biólogos dedicados ao estudo da Evolução norte-americanos e do público, que teve acesso à minuta em reuniões científicas e pela Internet. Embora não se possa esperar concordância plena em todos os detalhes e pontos em destaque, os principais assuntos e conclusões contidos nas páginas a seguir representam a opinião da grande maioria dos profissionais da Biologia da Evolução dos Estados Unidos.

I. INTRODUÇÃO

“Que obra de arte é um homem! A beleza do mundo, a flor dos animais!”. Assim como o Hamlet de Shakespeare, nós também nos maravilhamos diante das admiráveis características da nossa espécie, mas, decorridos quatro séculos, fazemo-lo com muito mais conhecimento. Pensem, por exemplo, no corpo humano: um manual de Biologia, uma lição de Evolução.

Impressionam-nos, em primeiro lugar, as incontáveis características que nos permitem funcionar. Quer consideremos os nossos olhos, o nosso cérebro ou o nosso sistema imunológico, encontramos características complexas, admiravelmente adequadas às funções que desempenham. Tais características que servem para a nossa sobrevivência e reprodução são chamadas *adaptações*. Como foi que elas surgiram?

Se olharmos mais de perto, também encontramos anomalias que não têm nenhum sentido adaptativo. Como podemos explicar o nosso apêndice sem função, mamilos nos homens, dentes do siso que nascem de forma dolorosa ou nem chegam a nascer, ou a peculiar disposição dos nossos aparelhos diges-

tivo e respiratório, que têm o inconveniente de se cruzarem, colocando-nos em risco de sufocar com comida?

Considerando a nossa espécie de forma ampla, vemos uma variação quase infinita. Diferenças de tamanho, conformação e pigmentação entre as pessoas não são mais do que a ponta do iceberg. Quase todo mundo tem traços faciais e características de identificação pelo DNA (“fingerprints”) singulares, existe uma variação hereditária na suscetibilidade a doenças infecciosas e um certo número de pessoas desafortunadas herda algum dos muitos, porém raros, defeitos genéticos. Qual é o responsável por toda essa variação?

Ampliando o nosso campo visual e comparando-nos com outros organismos, encontramos uma série de características que compartilhamos com muitas outras espécies. Estamos ligados aos macacos pelas unhas dos dedos; a todos os mamíferos pelos cabelos, pelo leite e pela estrutura dos dentes e das mandíbulas; aos répteis, aves e anfíbios pela estrutura básica de nossos braços e pernas; e a todos os vertebrados, in-

cluindo os peixes, pelas vértebras e muitas outras características do nosso esqueleto. Investigando mais a fundo, vemos que a estrutura das nossas células nos une a todos os animais e que as funções bioquímicas das nossas células são virtualmente idênticas em todo um grupo ainda maior de organismos, os eucariontes: não apenas animais, mas também plantas, fungos e protozoários tais como as amebas. Os elementos mais fundamentais de tudo são o DNA, veículo da hereditariedade, uma variedade de aminoácidos que constituem os “tijolos” das proteínas e o código específico contido no DNA para cada um desses aminoácidos. Todas essas características são as mesmas em todos os seres vivos, desde as bactérias até os mamíferos. Tantas coisas comuns entre espécies exigem uma explicação.

Este mundo de espécies com as quais temos tanto em comum — quão extraordinariamente diverso ele é, apesar de sua unidade! Olhe para um quintal, para uma valeta à beira de uma estrada ou até mesmo para um terreno abandonado na cidade e encontrará uma variedade espantosa de plantas, insetos e fungos e talvez algumas aves e mamíferos. Com uma lupa ou um microscópio, descobriria diversos ácaros, vermes nematódeos e bactérias. Até você mesmo tem uma vicejante comunidade de muitos tipos de bactérias na pele, na boca e no intestino. E este é apenas o começo. Do mais árido deserto até as escaldantes fendas no fundo dos oceanos, o mundo fervilha de organismos — pelo menos 2 milhões e talvez mais de 10 milhões de espécies — que diferem entre si das maneiras mais impressionantes. Seu tamanho vai das gigantes sequóias e baleias até os vírus que não passam muito de uma grande molécula. Alimentam-se por fotossíntese, por síntese química e pela ingestão de plantas, de madeira seca, pêlos ou animais vivos ou mortos. Alguns deles conseguem viver quase em qualquer lugar; outros são tão especializados que só conseguem comer uma espécie de planta ou viver dentro das células de uma única espécie de inseto. Podem reproduzir-se de forma sexuada ou por clones, têm sexos separados ou não, cruzam com outros indivíduos ou se autofertilizam. O comportamento deles pode ser tão simples quanto a orientação em direção à luz ou tão complexo a ponto de envolvê-los em redes de cooperação. Entre esses milhões de espécies, há algumas sem as quais não conseguiríamos sobreviver e

outras, tais como o vírus que causa a AIDS e o protozoário que causa a malária, que são nossos temíveis inimigos.

Essas reflexões despertam algumas das questões mais abrangentes e profundas da Biologia. Como podemos explicar a unidade da vida? E a sua espantosa diversidade? Qual é a explicação para a extraordinária adaptação de todas as espécies, inclusive a nossa, bem como para suas características não-adaptativas? Qual a explicação para as variações, tanto dentro das espécies como entre elas?

Essas são as questões fundamentais da ciência da Biologia Evolutiva. O empenho em respondê-las, bem como as milhares de outras delas decorrentes, gerou teorias e métodos que vêm aprofundando continuamente a nossa compreensão do mundo dos seres vivos — no qual estamos incluídos. Cada tema das ciências biológicas foi enriquecido pela perspectiva evolutiva. A Evolução, que fornece uma estrutura explicativa para fenômenos biológicos que vão de genes a ecossistemas, é a única teoria unificadora da Biologia.

A ciência da Evolução explica a unidade da vida por meio de sua história, segundo a qual todas as espécies se originaram de ancestrais comuns, ao longo dos últimos 4 bilhões de anos. Explica a diversidade e as características, tanto adaptativas como não-adaptativas, dos organismos por meio de processos de alteração genética, influenciada por circunstâncias ambientais. Elabora, a partir de princípios gerais, explicações para as diversas características dos organismos, desde seus traços moleculares e bioquímicos até o seu comportamento e atributos ecológicos. Ao elaborar tais explicações, os biólogos dedicados ao estudo da Evolução aperfeiçoaram métodos e conceitos que estão sendo aplicados em outros campos, como a Linguística, a Medicina e até mesmo a Economia. Assim, a perspectiva elaborada pela Biologia Evolutiva pode trazer informações para o estudo de uma ampla gama de fenômenos, mas o alcance do pensamento evolutivo não pára aí. Embora tendo sido alvo de controvérsias, a perspectiva evolutiva criada por Darwin abalou os fundamentos da Filosofia, deixou a sua marca na Literatura e nas Artes, afetou profundamente a Psicologia e a Antropologia e trouxe perspectivas inéditas ao significado de ser humano. Poucas descobertas científicas tiveram um impacto tão abrangente — e desafiador — no pensamento humano.

Este documento trata do papel fundamental da Ciência da Evolução na Biologia Moderna, suas aplicações às preocupações e necessidades da sociedade, das principais linhas futuras da pesquisa em Evolução e suas aplicações e a posição crítica que a Biologia

Evolutiva deve assumir na pesquisa biológica e na educação. Para tratar dessas questões, é preciso descrever primeiro a natureza da pesquisa em Evolução e destacar suas realizações, tanto como ciência básica como aplicada.

II. O QUE É EVOLUÇÃO?

A evolução biológica consiste na mudança das características hereditárias de grupos de organismos ao longo das gerações. Grupos de organismos, denominados *populações* e *espécies*, são formados pela divisão de populações ou espécies ancestrais; posteriormente, os grupos descendentes passam a modificar-se de forma independente. Portanto, numa perspectiva de longo prazo, a Evolução é *a descendência, com modificações, de diferentes linhagens a partir de ancestrais comuns*. Desta forma, a História da Evolução tem dois componentes principais: a ramificação das linhagens e as mudanças dentro das linhagens (incluindo a extinção). Espécies inicialmente similares tornam-se cada vez mais diferentes, de modo que, decorrido o tempo suficiente, elas podem chegar a apresentar diferenças profundas.

Todas as formas de vida, dos vírus ao pau-brasil e aos humanos, são ligadas por cadeias contínuas de descendência. Os padrões hierarquicamente organizados de aspectos comuns entre as espécies — tais como as características comuns de todos os primatas, de todos os mamíferos, todos os vertebrados, todos os eucariontes e todos os seres vivos — refletem uma história na qual todas as espécies vivas podem ser seguidas retrospectivamente ao longo do tempo, até se chegar a um número cada vez menor de ancestrais comuns. Esta história pode ser descrita pela metáfora da árvore filogenética (ver box 1). Uma parte desta história está gravada no registro fóssil, que documenta a vida simples, do tipo das bactérias, nos tempos remotos de 3,5 bilhões de anos atrás, seguida de uma longa história de diversificação, modificação e extinção. As provas da descendência de ancestrais comuns também residem nas características comuns dos organismos vivos, incluindo sua anatomia, seu desenvolvimento embrionário e seu DNA. Baseados nisso, podemos concluir, por exemplo, que huma-

nos e macacos tiveram um ancestral comum relativamente recente; que um ancestral comum mais remoto deu origem a todos os primatas; e que ancestrais sucessivamente mais remotos deram origem a todos os mamíferos, a todos os vertebrados quadrúpedes e a todos os vertebrados, incluindo os peixes.

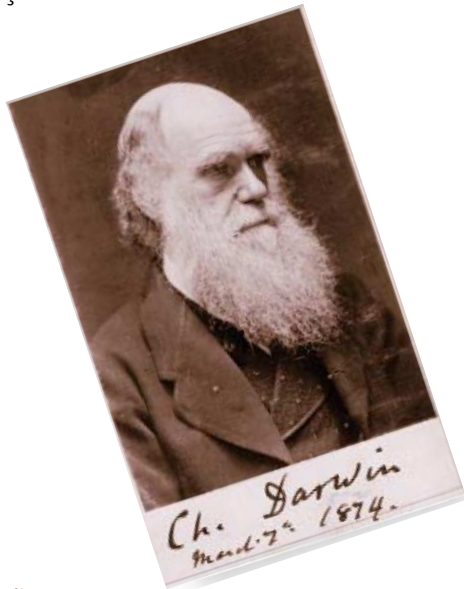
A *Teoria da Evolução* é um conjunto de afirmações a respeito dos processos da Evolução tidos como causadores da história dos eventos evolutivos. A evolução biológica (ou orgânica) ocorre como consequência de vários processos fundamentais. Esses processos são tanto aleatórios como não-aleatórios.

A *variação* nas características dos organismos de uma população surge por meio de *mutação aleatória* de seqüências de DNA (*genes*) que afetam aquelas características. Aqui, “aleatório” significa que as mutações ocorrem sem levar em conta suas possíveis consequências na sobrevivência ou na reprodução. Formas variantes de um gene surgidas por mutação são freqüentemente chamadas *alelos*. A variação genética é aumentada pela *recombinação* durante a reprodução sexuada, que resulta em novas combinações de genes. A variação também é aumentada pelo *fluxo gênico*, o aporte de novos genes de outras populações.

Uma mudança evolutiva dentro de uma população consiste na mudança das proporções (*freqüências*) dos alelos nesta população. Assim, por exemplo, a proporção de um alelo raro pode aumentar a tal ponto que acabe substituindo completamente o alelo que, antes, era comum. As mudanças nas proporções dos alelos podem ser devidas a qualquer um dos dois processos pelos quais certos indivíduos deixam mais descendentes do que outros, desta forma legando mais genes às gerações subseqüentes. Um desses processos, a *deriva genética*, é resultado da variação aleatória da sobrevivência e da reprodução de genótipos diferentes. Na deriva genética, as

freqüências dos alelos oscilam por puro acaso. No final, um dos alelos acaba substituindo os outros (i.é, será *fixado* na população). A deriva genética é da maior importância quando os alelos de um gene são *neutros* — ou seja, quando eles não diferem substancialmente quanto a seus efeitos na sobrevivência ou na reprodução — e seu progresso é tão mais rápido quanto menor for a população. A deriva genética resulta em mudança evolutiva, porém não em adaptação.

A outra causa principal de mudança nas freqüências alélicas é a *seleção natural*, nome dado a qualquer diferença consistente (não-aleatória) entre organismos portadores de alelos ou genótipos diferentes quanto à sua taxa de sobrevivência ou de reprodução (i.é, seu valor adaptativo), devido a diferenças quanto a uma ou mais características. Na maioria dos casos, há circunstâncias ambientais que influem na determinação de qual variante terá maior valor adaptativo. A relevância das circunstâncias ambientais depende grandemente do tipo de vida de cada organismo, sendo que elas não incluem apenas fatores físicos tais como a temperatura, mas também outras espécies, bem como outros membros da mesma espécie, com os quais o organismo compete, cruza ou mantém outras interações sociais.



Evolução por Seleção Natural

Os biólogos do século dezanove Charles Darwin e Alfred Russel Wallace estabeleceram as bases para a Teoria da Evolução.

Uma conseqüência comum da seleção natural é a *adaptação*, uma melhora da capacidade média dos membros da população de sobreviver e reproduzir no seu meio ambien-

te. (A palavra “adaptação” também é usada para designar características que evoluíram em conseqüência da seleção natural). A seleção natural tende a eliminar alelos e características que reduzem o valor adaptativo (tais como mutações que causam defeitos congênitos graves nos humanos e em outras espécies) e atua também como uma “peneira” que preserva e aumenta a abundância de *combinações* de genes e características que aumentam o valor adaptativo, mas cuja ocorrência por mero acaso seria rara. Desta forma, a seleção tem um papel “criativo” ao tornar o improvável muito mais provável. O efeito da seleção freqüentemente será a substituição completa de genes e características previamente comuns por outras novas (processo chamado *seleção direcionada*), mas, em algumas circunstâncias, a “*seleção equilibrada*” pode manter indefinidamente diversas variantes genéticas em uma população (situação chamada *polimorfismo genético*, como no caso das hemoglobinas síclêmica e “normal” encontradas em algumas populações humanas da África).

A seleção natural é a causa derradeira de adaptações tais como os olhos, os controles hormonais do desenvolvimento e os comportamentos de “cortejo” para atrair parceiros, mas não pode produzir tais adaptações, sem que a mutação e a recombinação gerem uma variação genética sobre a qual possa agir. No decorrer de um período suficientemente longo, novas mutações e recombinações, selecionadas por deriva genética ou por seleção natural, podem alterar muitas características, podendo alterar cada uma delas tanto quantitativa como qualitativamente. O resultado pode ser uma mudança indefinidamente grande, a ponto de uma espécie descendente diferir flagrantemente de seu ancestral remoto.

A movimentação de indivíduos entre populações, seguida de cruzamentos (i.é, fluxo gênico), permite que novos genes e características se espalhem a partir de sua população de origem para toda a espécie. Se o fluxo gênico entre populações diferentes, separadas geograficamente, for pequeno, as mudanças genéticas que aparecerão nessas populações podem ser diferentes. Uma vez que as populações passam por histórias diferentes de mutação, deriva genética e seleção natural (esta última sendo especialmente provável, se os seus meios ambientes forem diferentes), elas seguem caminhos diferentes de mudan-

ça, divergindo em sua constituição genética e nas características individuais dos organismos (*variação geográfica*). As diferenças acumuladas acabam fazendo com que as diferentes populações se tornem *reprodutivamente isoladas*: isto é, se seus membros se encontrarem, não trocarão genes, porque não cruzarão entre si ou, se o fizerem, a prole “híbrida” será inviável ou infértil. As populações diferentes agora são *espécies* diferentes. O significado deste processo de *especiação* é que, a partir daí, as novas espécies poderão evoluir de forma independente. Algumas podem originar ainda outras espécies, que poderão acabar se tornando extremamente diferentes entre si. Eventos sucessivos de especiação, associados à divergência, dão origem a aglomerados de ramos na árvore filogenética dos seres vivos.

Embora, separadamente, cada um dos processos envolvidos na Evolução pareça relativamente simples, a Evolução não é tão direta quanto possa parecer por este resumo. Os vários processos da Evolução interagem de maneiras complexas e cada um deles, por sua vez, tem numerosos matizes e complexidades. Um gene pode afetar vários caracteres, vários genes podem afetar um caráter, a seleção natural pode mudar de taxa ou mesmo de direção de um ano para outro, ou pressões de seleção conflitantes podem afetar um caráter. Levando-se em conta tais complexidades, pode ficar bastante difícil prever quando e como um determinado caráter irá evoluir. A teoria matemática e os modelos de computador são ferramentas inestimáveis para a compreensão da maneira mais provável pela qual um caráter irá evoluir. Grande parte da pesquisa em Evolução consiste em formular modelos precisos, muitas vezes quantitativos, e depois testá-los por experimentação ou por observação.

É importante fazer a distinção entre a História da Evolução e os processos considerados como explicativos desta história. A maioria dos biólogos considera a *História da Evolução* — a proposta de que todas as espécies sejam descendentes, com modificações, de ancestrais comuns — como um *fato* — isto é, uma afirmação *sustentada por provas tão contundentes que é aceita como verdadeira*. O conjunto de princípios que descreve os processos causais da Evolução, tais como mutação, deriva genética e seleção natural, constitui a *Teoria da Evolução*. O termo “teoria” é usado aqui da mesma forma como em toda a ciência, como em “Teoria Quântica” ou “Teoria Atômica,” significando não mera especulação e sim um *bem estabelecido sistema ou conjunto de afirmações que explicam um grupo de fenômenos*. Embora a maioria dos detalhes da História da Evolução ainda tenha de ser descrita (o que também é verdade em relação à História humana), a afirmação de que houve uma história de ancestrais comuns e de modificação é fato tão plenamente confirmado quanto qualquer outro na Biologia. Contrastando com isso, a Teoria da Evolução, como todas as teorias científicas, continua a se desenvolver, à medida que novas informações e idéias aprofundam a nossa compreensão. Os biólogos que estudam a Evolução acreditam firmemente que as suas principais causas já foram identificadas. Entretanto, as opiniões sobre a importância relativa dos diversos processos continuam a mudar, à medida que novas informações acrescentam detalhes e modificam a nossa compreensão. Ainda assim, citar a Evolução como um fato pode gerar controvérsia, pois provavelmente nenhuma afirmação em toda a ciência desperta tanta oposição emocional. Por isso, incluímos o Apêndice I, intitulado “Evolução: Fato, Teoria, Controvérsia.”

III. QUAIS SÃO OS OBJETIVOS DA BIOLOGIA EVOLUTIVA?

A Biologia Evolutiva é a disciplina que descreve a História da vida e investiga os processos responsáveis por essa História.

A Biologia Evolutiva tem dois objetivos amplos:

- Descobrir a História da vida na Terra: isto é, (1) determinar as relações ancestral-descendente entre todas as espécies que já viveram — sua *filogenia*; (2) determinar as épocas em que elas surgiram e se extinguiram; e (3) determinar a origem de suas características, bem como o ritmo e o curso de suas mudanças.
- Compreender os processos causais da Evolução: isto é, compreender (1) as origens das variações hereditárias; (2) de que modo processos diversos atuam no sentido de influenciar o destino dessas variações; (3) a importância relativa dos numerosos processos coadjuvantes das mudanças; (4) com que velocidade ocorrem as mudanças; (5) como processos tais como a mutação, a seleção natural e a deriva genética deram origem às diversas características moleculares, anatômicas, comportamentais e outras dos diferentes organismos; e (6) como populações se tornam espécies diferentes. Este vasto projeto de compreender as causas da Evolução baseia-se praticamente na Biologia inteira e, reciprocamente, a compreensão dos processos de Evolução fornece informações a todas as áreas da Biologia.

A. Subdisciplinas da Biologia Evolutiva

A Biologia Evolutiva inclui numerosas subdisciplinas, que diferem quanto aos seus assuntos e aos seus métodos. Algumas das principais subdisciplinas são:

- **A Evolução Comportamental** (também chamada *Ecologia Comportamental*). Os pesquisadores da Evolução Comportamental estudam a evolução de adaptações tais como os sistemas de acasalamento, o comportamento do “cortejo”, o comportamento de procura de alimentos, os mecanismos de fuga de predadores e a cooperação. As características comportamentais evoluem de maneira muito semelhante às características estruturais. Mudanças nos

mecanismos neurais, hormonais e do desenvolvimento subjacentes ao comportamento também são objetos de estudo evolutivo, da mesma forma como as diferenças adaptativas entre espécies, quanto à memória, aos padrões de aprendizado e a outros processos cognitivos, alguns dos quais se refletem em diferenças de estrutura cerebral. Os padrões de comportamento, fisiologia, estrutura e ciclo de vida freqüentemente evoluem em conjunto.

- **Biologia Evolutiva do Desenvolvimento.** Esta área procura compreender as mudanças evolutivas ocorridas nos processos de tradução da informação genética contida no DNA de um organismo (o seu *genótipo*) em suas características anatômicas e outras (o seu *fenótipo*). Objetiva, em parte, descrever de que modo a variação ao nível genético resulta em uma variação nas características, que afeta a sobrevivência e a reprodução. Talvez o seu maior significado resida no seu potencial de revelar até que ponto os processos do desenvolvimento distorcem, restringem ou facilitam a evolução do fenótipo.
- **Ecologia Evolutiva.** Esta área dedica-se a observar como evoluem as histórias da vida, os tipos de alimentação e outras características ecológicas das espécies, como esses processos afetam a composição e as propriedades das comunidades e dos ecossistemas e como as espécies evoluem em resposta umas às outras. Suas questões mais destacadas incluem: Como podemos explicar a evolução de tempos de vida curtos ou longos? Por que algumas espécies têm distribuição ampla e outras, restrita? Com o passar do tempo, os parasitas (incluindo os patógenos microbianos) evoluem no sentido de se tornarem mais benignos ou mais virulentos? De que modo as mudanças evolutivas e a história evolutiva interferem no número de espécies de uma comunidade tal como uma floresta tropical ou uma floresta da zona temperada?
- **Genética Evolutiva.** A Genética Evolutiva (que inclui a Genética de Populações) é uma disciplina central no estudo dos processos evolutivos. Ela utiliza tanto os mé-

todos da Genética Molecular, como os da Genética clássica, para compreender a origem da variação por mutação e recombinação. Descreve os padrões de variação genética dentro e entre populações e espécies, e usa tanto estudos empíricos como teoria matemática para descobrir como essa variação é influenciada por processos tais como deriva genética, fluxo gênico e seleção natural. A teoria matemática da Genética Evolutiva é essencial para a interpretação da variação genética e para a previsão de mudanças evolutivas, quando há interação entre muitos fatores. Ela também fornece uma base sólida para a compreensão da evolução de classes especiais de características, tais como a estrutura do genoma e as histórias da vida.

- **Paleontologia Evolutiva.** Esta área, freqüentemente chamada *Paleobiologia*, trata dos padrões evolutivos de grande escala do registro fóssil. Examina as origens e os destinos de linhagens e principais grupos, tendências evolutivas e outras mudanças anatômicas ao longo do tempo, além de variações geográficas e temporais da diversidade em todo o passado geológico. Ela também procura compreender os processos físicos e biológicos e os singulares acontecimentos históricos que moldaram a Evolução. Os dados paleontológicos abrem uma janela para tempos remotos, permitindo desta forma o estudo direto de problemas que vão desde a mudança na forma e na distribuição de espécies ao longo de milhões de anos até as respostas evolutivas dos principais grupos a mudanças ambientais, tanto catastróficas como gradativas. Esses dados também permitem a calibragem da taxa de fenômenos como as mutações nas seqüências de nucleotídeos.
- **Fisiologia e Morfologia Evolutivas.** Esta ampla área dedica-se a observar a maneira pela qual os traços bioquímicos, fisiológicos e anatômicos dos organismos os tornam adaptados ao seu ambiente e modo de vida, bem como a história dessas adaptações. Também está começando a definir os limites da adaptação — pois esses limites podem restringir a distribuição de uma espécie ou levar à sua extinção. Entre as questões estudadas por esta área estão: De que modo a forma e a função de um traço

mudam uma em relação à outra durante a Evolução? Como e por que algumas espécies toleram uma ampla gama de fatores ambientais, como a temperatura, e outras somente uma gama mais reduzida? Existe diversidade de mecanismos pelos quais as populações possam se adaptar a um novo ambiente?

- **Evolução humana.** Muitos biólogos que estudam a Evolução recorrem às subdisciplinas conceituais da Biologia Evolutiva para estudar grupos particulares de organismos. Dentre esses grupos, um é especialmente notável: o gênero *Homo*. Os numerosos antropólogos e biólogos que escolhem a Evolução Humana como seu tema de estudo usam princípios, conceitos, métodos e informações oriundos da Sistemática, Paleontologia, Genética e Ecologia Evolutivas e dos estudos da evolução do comportamento animal — o leque completo de disciplinas evolutivas. Outros pesquisadores estudam a variação genética e os processos que a influenciam nas populações humanas contemporâneas (assunto intimamente relacionado com outras áreas da Genética Humana, como a Genética Médica). Outros ainda trabalham na controversa área do comportamento e da psicologia humanos.
- **Evolução Molecular.** Desenvolvendo-se em estreita ligação com o espetacular avanço da Biologia Molecular, esta área investiga a história e as causas das mudanças evolutivas ocorridas nas seqüências de nucleotídeos dos genes (DNA), na estrutura e no número de genes, sua organização física nos cromossomos e muitos outros fenômenos moleculares. Esta área também fornece instrumentos para a investigação de numerosas questões referentes à evolução dos organismos, que vão desde as relações filogenéticas entre espécies até os padrões de cruzamento dentro de populações.
- **Sistemática.** Os sistematas fazem a distinção entre espécies e as nomeiam, inferem relações filogenéticas entre espécies e classificam espécies com base em suas relações evolutivas. Os sistematas contribuíram muito para a nossa compreensão da variação e da natureza das espécies. O seu conhecimento especial a respeito de gru-

pos particulares de organismos é indispensável, tanto para se inferir a história da Evolução, como para se compreender os mecanismos detalhados dos processos evolutivos, já que cada grupo de organismos apresenta questões especiais, fascinantes e freqüentemente importantes. Além disso, muitas vezes os conhecimentos dos sistematistas têm uma utilidade inesperada. O conhecimento da sistemática e das características biológicas do roedor *Peromyscus maniculatus* (deer mouse) tornou-se de valor inestimável quando o novo hantavirus, do qual esses animais são hospedeiros, fez vítimas fatais nos Estados Unidos. Da mesma forma, plantas aparentadas com espécies nas quais foi encontrado algum composto de utilidade farmacológica podem conter compostos semelhantes.

B. Perspectivas a partir da Biologia Evolutiva

Disciplinas biológicas como a Biologia Molecular e a Fisiologia fazem perguntas sobre o “como”: Como é que funcionam os organismos e suas partes? A Biologia Evolutiva acrescenta perguntas sobre o “porquê”: Por que determinados organismos têm certos traços e outros não? Assim, enquanto grande parte da Biologia trata das causas imediatas dos fenômenos observados, a Biologia Evolutiva trata das causas remotas. Possíveis respostas a perguntas sobre as causas remotas poderiam incluir “porque esta espécie herdou tal traço de seus ancestrais longínquos” ou “porque a sua história de seleção natural favoreceu este traço em detrimento de outros”. O fato de o embrião humano ainda ter fendas branquiais somente pode ser compreendido à luz de sua herança de ancestrais vertebrados inferiores; o fato de andarmos eretos pode ser compreendido como uma adaptação, um traço favorecido pela seleção natural nos nossos ancestrais mais recentes. Ao mesmo tempo em que enfatizamos a História, devemos reconhecer que a Evolução é um processo ativo, contínuo, que atinge os seres humanos e todos os demais organismos vivos.

O estudo da Evolução impõe várias perspectivas que deram importantes contribuições conceituais à Biologia.

- **O acaso e a necessidade.** Um dos princípios fundamentais da Ciência da Evolução é o de que os sistemas vivos devem as suas propriedades a uma interação entre acontecimentos *estocásticos* (aleatórios) e *determinísticos* (consistentes, previsíveis). Mutações casuais, impactos de asteróides e outros acontecimentos dessa natureza tiveram grande influência no curso da evolução das espécies. Por isso, os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução desenvolveram teorias *probabilísticas* que descrevem a probabilidade de várias trajetórias evolutivas. Um importante corolário dos eventos aleatórios é a contingência histórica. Embora algumas adaptações a fatores ambientais sejam razoavelmente previsíveis, outras características dos organismos são conseqüências de “acidentes históricos” que lançaram a Evolução para uma via e não para outras. As modificações dos membros anteriores para o voo, por exemplo, são muito diferentes em aves, morcegos e pterodáctilos, presumivelmente porque mutações diferentes apresentaram à seleção natural opções diferentes nessas linhagens.
- **Variação.** Embora os fisiologistas possam encarar a variação como um “ruído” indesejável ou um erro de experimentação que obscurece um valor “verdadeiro”, a variação é o mais importante objeto de estudo para a maioria dos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução. Provavelmente nenhuma das lições da Biologia Evolutiva é mais importante do que a conscientização de que não existem “essências” platônicas ou propriedades fixas, “verdadeiras”, “normais”. Quase todo caráter apresenta alguma diferença entre os indivíduos de uma população. A ênfase colocada na variação pelos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução deu frutos metodológicos — a saber, métodos estatísticos, como a análise de variância e do coeficiente de pista ou passagem, amplamente usados em outras áreas. A perspectiva evolutiva da variação também traz implicações para a maneira pela qual pensamos a respeito de “normalidade” e “anormalidade” e a respeito das diferenças nas características humanas. A consciência da

variação dentro das populações é um poderoso antídoto contra o racismo e a criação de estereótipos para grupos étnicos e outros.

- **Diversidade biológica.** Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução não estão apenas intrigados pela diversidade da vida, mas têm também clara consciência das contribuições que o estudo de organismos diversos traz à Biologia. Prova disso são os imensos avanços da Biologia que se originaram dos estudos aprofundados de “modelos” de organismos tais como leveduras, milho, ratos, a bactéria *Escherichia coli* e a mosca da fruta *Drosophila melanogaster*; de fato, muitos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução estudam esses organismos modelo. Entretanto, sem examinar outras espécies, não podemos saber o alcance da aplicabilidade dos princípios re-

velados por esses sistemas modelo — e, efetivamente, sabemos que muitos desses princípios são aplicáveis somente com modificações, ou absolutamente não se aplicam, a um grande número de outras espécies. A regulação gênica, por exemplo, foi esclarecida primeiro em bactérias, mas é muito diferente nos eucariontes. Precisamos estudar organismos diversos, a fim de aprender sobre adaptações fisiológicas à escassez de água nas plantas do deserto (incluindo potenciais plantas de safra), os mecanismos pelos quais os parasitas combatem os sistemas imunológicos de seus hospedeiros, ou a evolução do comportamento social, da comunicação ou do aprendizado nos animais como os primatas. Organismos diferentes apresentam questões biológicas diferentes e, para cada questão, há espécies que se prestam mais à investigação do que outras.



Um Exemplo de Uso dos Conhecimentos sobre Biodiversidade

Charles W. Myers¹ e John W. Daly²

¹ American Museum of Natural History

² National Institute of Diabetes and Digestive and Kidney Diseases

O conhecimento das relações evolutivas (filogenéticas) têm ajudado os pesquisadores científicos a descobrirem compostos naturais úteis na pesquisa biomédica. Os sapinhos-ponta-de-flecha constituem um grupo de espécies relacionadas de anfíbios tropicais do Novo Mundo, encontrados na América Central e do Sul. Seus venenos têm como base uma classe de compostos químicos chamados alcalóides, que os sapinhos conseguem obter de pequenos insetos e outros invertebrados dos quais se alimentam e que, mais tarde, liberam em secreções cutâneas defensivas. Alcalóides de três espécies desses sapos são usados para envenenar as flechas das zarabatanas dos caçadores nativos das selvas da Colômbia Ocidental. A

batracotoxina, um alcalóide isolado de um desses sapinhos-ponta-de-flecha, o *Phyllobates terribilis*,¹ mostrou-se útil ao se estudarem os efeitos de anestésicos locais, anticonvulsivos e outras drogas. Alcalóides da classe das *pumiliotoxinas* de um sapinho-ponta-de-flecha da América Central, o *Dendrobates pumilio*, revelaram ter atividade cardiotônica (estimulante do coração). A *epibatidina*, alcalóide isolado da pele de um sapinho-ponta-de-flecha sul-americano, o *Epipedobates tricolor*, é 200 vezes mais poderoso como analgésico (remédio contra dor) do que a morfina e estão em andamento vastas pesquisas de um análogo sintético comercial, por causa de sua poderosa atividade semelhante à nicotina. Estes são apenas alguns dos compostos de utilidade médica inicialmente descobertos nos sapinhos-ponta-de-flecha tropicais. Trabalhando em contato estreito com biólogos que estudam a Evolução e sistematistas que localizam, identificam e descrevem novas espécies de sapinhos-ponta-de-flecha, os pesquisadores científicos continuam a identificar novos compostos úteis na pesquisa biomédica.

Badio, B., H. M. Garraffo, T. F. Spande, and J. W. Daly. 1994. Epibatidine: discovery and definition as a potent analgesic and nicotinic agonist. *Med. Chem. Res.* 4: 440-448.

IV. COMO SE ESTUDA A EVOLUÇÃO?

Uma vez que a Biologia Evolutiva abrange tudo, dos estudos moleculares até os paleontológicos, um catálogo dos seus métodos preencheria vários volumes. Nós podemos citar apenas alguns dos métodos mais gerais e comumente usados.

- **Métodos de inferência filogenética** são usados para estimar relações entre espécies (vivas e extintas). Progressos recentes dos métodos lógicos e de computação aumentaram consideravelmente a confiança nessas estimativas. Usando uma excessiva simplificação, o princípio no qual se baseiam esses métodos é o de que espécies com um número maior de características derivadas (“avançadas”) em comum tenham se originado de um ancestral co-

mun mais recente do que espécies com um número menor de características em comum. É óbvio, assim, que ratos, baleias, macacos e outros mamíferos têm entre si um ancestral comum mais recente do que com aves ou lagartos, uma vez que os mamíferos possuem muitas características singulares derivadas (p. ex., leite, pêlos, mandíbula única). É menos óbvio, mas assim mesmo cada vez mais provável, à medida que se acumulam novos dados, que os chimpanzés sejam parentes mais próximos dos humanos do que dos gorilas. Tais conclusões baseiam-se não somente em métodos melhorados de análise dos dados, mas também em um acervo praticamente inexaurível de novos dados: longas seqüências de DNA, revelando muito



As Origens do Homem Moderno

Douglas J. Futuyma

State University of New York at Stony Brook

A maioria dos hominídeos fósseis de cerca de 1 milhão a 300.000 anos atrás é classificada como *Homo erectus*, que esteve amplamente distribuído desde a África até a Ásia Oriental. As características esqueléticas do *Homo erectus* evoluíram gradualmente para as do *Homo sapiens*. A transição anatômica entre o *Homo sapiens* “arcaico” — como os neandertalenses — e o *Homo sapiens* “anatomicamente moderno” ocorreu na África cerca de 170.000 anos atrás e, algum tempo depois, em outro lugar. Até recentemente, a suposição geral era de que os genes para as características modernas tivessem se espalhado por diferentes populações humanas “arcaicas”, de modo tal que todas as diferentes populações arcaicas tivessem evoluído para o homem moderno, mantendo porém algumas diferenças genéticas que persistem até hoje entre diferentes populações huma-

nas. Esta idéia é conhecida como a “hipótese multi-regional”.

A hipótese multi-regional foi contestada por alguns geneticistas que propuseram, em vez disso, que o homem anatomicamente moderno tenha evoluído inicialmente na África e se difundido depois pela Europa e Ásia, substituindo os humanos arcaicos sem que houvesse reprodução cruzada entre eles.¹ Segundo esta hipótese da “origem africana”, as populações humanas arcaicas da Europa e da Ásia teriam legado poucos genes, se é que deixaram algum, às populações de hoje. Esta hipótese baseia-se em estudos sobre a variação na seqüência de certos genes, como os genes mitocondriais, de populações humanas de todo o mundo. Esses genes mostram que as seqüências de DNA de populações diferentes são mais semelhantes do que seria de se esperar, caso elas tivessem acumulado mutações diferentes durante 300.000 anos ou mais. Além disso, as seqüências das populações africanas diferem mais entre si do que as seqüências dos europeus, asiáticos e índios americanos — o que pode indicar que as populações africanas são mais antigas e tiveram mais tempo para acumular diferenças mutacionais entre seus genes.

As análises destes genes sugerem que o homem moderno se difundiu a partir da África há cerca de 150.000 a 160.000 anos. Se isso for verdade, todos os seres humanos têm um parentesco mais próximo entre si, sendo descendentes de ancestrais comuns mais recentes do que se pensava anteriormente. Assim mesmo, alguns genes apresentam um quadro diferente. Nesses casos, a quantidade de variação de seqüências de DNA entre cópias de genes é maior nas populações asiáticas do que nas africanas e as diferenças entre as populações são suficientemente grandes para sugerir que elas tenham divergido há mais de 200.000 anos — antes do aparecimento de seres humanos anatomicamente modernos no registro fóssil. Embora muitos dos pesquisadores neste campo estejam se inclinando para a hipótese da “origem africana”, a questão ainda não está resolvida e haverá necessidade de maior número de dados, antes que se possa chegar a uma conclusão segura sobre a origem do homem moderno.

¹R.L. Cann et al., *Nature* 325:31-36 (1987); D.B. Goldstein et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:6723-6727 (1995); N. Takahata, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26:343-372 (1995); R.M. Harding et al., *Am. J. Hum. Genet.* 60:772-789 (1997).

mais semelhanças e diferenças entre as espécies do que as facilmente encontradas em sua anatomia. Os mesmos métodos usados para inferir a genealogia das espécies podem ser usados para inferir a genealogia dos próprios genes. Assim, por exemplo, estudos moleculares da Evolução podem usar seqüências de DNA para estimar há quanto tempo variantes de um gene, presentes em pessoas diferentes, surgiram a partir de um único gene ancestral.

- **Bancos de dados paleontológicos.** A Paleontologia Evolutiva fundamenta-se na Sistemática, incluindo a inferência filogenética, pois é necessário classificar os organismos fossilizados e determinar as relações entre eles, antes que eles possam ser utilizados para qualquer outra coisa. Feito isto, os fósseis podem ser usados para dois tipos principais de estudos evolutivos. Um é o rastreamento das mudanças evolutivas das características das linhagens ao longo do tempo geológico, como as ocorridas durante a descendência dos mamíferos a partir de seus ancestrais répteis. O outro é a determinação dos tempos e velocidades de surgimento e extinção das linhagens e o estabelecimento da correlação de tais mudanças com outros eventos da História da Terra. Por exemplo, cada uma de cinco grandes *extinções em massa* — uma delas claramente devida ao impacto de um asteróide — foi seguida de um grande aumento na velocidade de surgimento de espécies e de taxons superiores, fornecendo provas de que a diversificação das espécies é estimulada pela disponibilidade de recursos ociosos. Os estudos da biodiversidade fóssil baseiam-se em bancos de dados computadorizados referentes à ocorrência geológica e geográfica de milhares de taxons fósseis, dados acumulados por milhares de paleontólogos de todo o mundo ao longo de dois séculos.
- **Caracterização da variação genética e fenotípica.** Caracterizar a variação é uma das tarefas mais importantes da Biologia Evolutiva. Os métodos estatísticos usados para isso podem ser aplicados a muitos tipos diferentes de dados. A análise genética quantitativa, também usada amplamente no cultivo de plantas de safra e de ani-

mais domésticos, é uma ferramenta importante para medir e distinguir variações genéticas e não-genéticas das características fenotípicas. Um dos métodos para fazer esta distinção envolve a medida das semelhanças entre parentes, o que exige o conhecimento das relações entre os indivíduos pertencentes a populações naturais. Muitas vezes, tais informações podem ser obtidas por meio de marcadores genéticos moleculares. Avanços recentes das tecnologias moleculares baseadas no DNA viabilizaram a construção de mapas genéticos detalhados para uma ampla gama de espécies, bem como a identificação de regiões específicas do DNA que controlam ou regulam caracteres quantitativos.

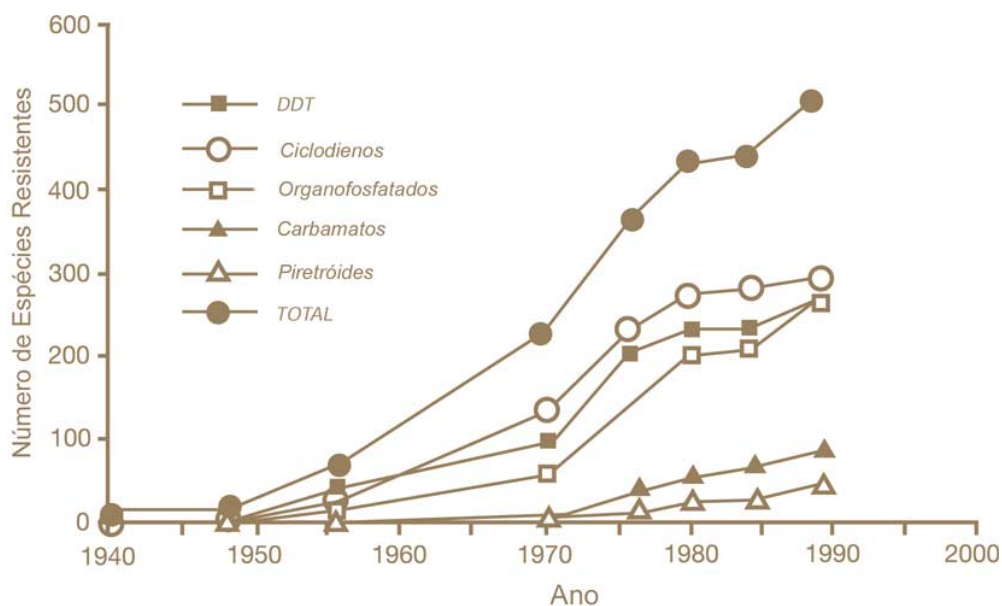
- **Inferência a partir de padrões genéticos.** Muitas mudanças evolutivas (embora não todas) levam períodos imensos de tempo, de modo que freqüentemente os processos envolvidos são inferidos com base em padrões de variação existentes, e não em observação direta. Muitas hipóteses sobre processos evolutivos podem ser testadas comparando-se os padrões de variação genética e fenotípica com aqueles previstos por modelos evolutivos. Por exemplo, a “teoria neutra” da evolução molecular por deriva genética sustenta que a variação molecular intraespecífica deveria ser maior e a divergência entre espécies mais rápida, para genes cujas mutações, em sua maioria, não têm efeito sobre o valor adaptativo do organismo, do que para genes cujas mutações, em sua maioria, têm grande efeito sobre o valor adaptativo. Segundo este modelo, genes que codificam proteínas de pouca importância, ou que não codificam nenhuma proteína funcional, deveriam apresentar variação de nucleotídeos maior do que genes que codificam proteínas funcionalmente importantes. Estudos de variação do DNA confirmaram amplamente este modelo. Este modelo é tão poderoso que atualmente os biólogos moleculares usam rotineiramente o nível de variação das seqüências entre espécies como indício de uma maior ou menor importância da função de uma seqüência de DNA recém-descrita.
- **Observação das mudanças evolutivas.** Algumas mudanças evolutivas importantes ocorrem com rapidez suficiente para

que possam ser documentadas no decorrer de uma ou de algumas vidas científicas. Isto é particularmente provável quando, devido a atividades humanas ou outras causas, o ambiente de uma população muda ou quando uma espécie é introduzida em um novo ambiente. Por exemplo, as mudanças no suprimento alimentar devido à seca nas Ilhas Galápagos causaram, no período de poucos anos, uma mudança evolutiva substancial, embora temporária, no tamanho do bico de um tentilhão; um vírus introduzido na Austrália para controlar os coelhos evoluiu para uma menor virulência em menos de uma década (e a população de coelhos tornou-se mais resistente a ele); os ratos evoluíram para a resistência ao veneno warfarin; desde a II Guerra Mundial, centenas de espécies de insetos que infestam safras e transmitem doenças desenvolveram resistência ao DDT e a outros inseticidas; e a rápida evolução da resistência a antibióticos nos microorganismos patogênicos gera um dos mais sérios problemas de saúde pública (4, 42).

- **Experimentação.** Estudos evolutivos muitas vezes envolvem experimentos tais como a colocação de populações em novos ambientes e a monitorização das mudanças, ou a seleção direta de um caráter particular pelo qual se tenha interesse. Entre os experimentos mais comuns estão aqueles que analisam as mudanças evolutivas em populações manipuladas, seja em condições naturais, seja no laboratório, usando organismos com tempos de geração curtos, capazes de evoluir rapidamente. Os pesquisadores vêm usando, por exemplo, populações de bactérias de laboratório para monitorar o curso da adaptação a temperaturas elevadas, novas dietas químicas, antibióticos e bacteriófagos (vírus que atacam bactérias), tendo caracterizado as novas mutações subjacentes a

essas adaptações (16). Um grupo de pesquisadores previu as mudanças evolutivas que ocorreriam nas características da história de vida (p. ex., velocidade de amadurecimento) dos lebetes (peixes), se eles fossem expostos a determinada espécie de peixes predadores. Eles introduziram lebetes em um rio de Trinidad onde vivia esse predador e constataram que, depois de aproximadamente seis anos, os lebetes introduzidos diferiam da população ancestral exatamente do modo previsto por eles (50).

- **O método comparativo.** *Evolução convergente* é a evolução independente, em linhagens diferentes, de características semelhantes que servem para a mesma função ou para funções semelhantes. Por exemplo, vários grupos não-aparentados de peixes que habitam águas turvas desenvolveram independentemente a capacidade de gerar um campo elétrico fraco, que lhes permite perceber objetos próximos. A evolução convergente é tão comum que muitas vezes pode ser usada para testar hipóteses. Se levantarmos a hipótese de certa função para uma característica, a sua ocorrência ou condição deveria estar correlacionada com ambientes ou tipos de vida específicos. Por exemplo, os ecólogos que se dedicam ao estudo da Evolução previram que, independentemente de suas relações filogenéticas, espécies de plantas que habitam ambientes com pouca luz, água ou nutrientes e que, por isso, não conseguem repor rapidamente os tecidos perdidos para herbívoros deveriam conter quantidades maiores de substâncias químicas defensivas do que espécies que crescem em ambientes de maior abundância. Comparando grande número de espécies de plantas que crescem em ambientes diferentes, os ecólogos que se dedicam ao estudo da Evolução encontraram provas de peso a favor desta previsão (11).



Aumentos dos números de espécies de pragas resistentes às principais classes de inseticidas. (De R.L. Metcalf em: R.L. Metcalf e W.H. Luckman (eds.), *Introduction to Insect Pest Management*, 3ª edição, p. 251, Copyright 1994 de John Wiley and Sons, N.Y.)

Pragas de Insetos: Resistência e Controle

Douglas J. Futuyma

State University of New York at Stony Brook

A Evolução é um processo dinâmico, contínuo, que pode ter um impacto direto e importante sobre o bem-estar humano. A evolução da resistência a inseticidas em espécies de insetos que constituem pragas e em outros artrópodes oferece um exemplo espetacular deste fato.¹

Desde a II Guerra Mundial, vêm sendo usados inseticidas sintéticos para o controle de insetos e ácaros que causam perdas imensas de safras e, por serem vetores de malária e outras doenças, representam grandes ameaças à saúde pública. Entretanto, muitos programas de controle químico estão fracassando ou já fracassaram, porque as espécies que constituem pragas desenvolveram resistência.

Mais de 500 espécies desenvolveram resistência a pelo menos um inseticida. Atualmente, muitas espécies que constituem pragas são resistentes a todos, ou quase todos, os inseticidas disponíveis. Além disso, algumas espécies que eram incomuns tornaram-se pragas sérias porque o uso de inseticidas extinguiu os seus inimigos naturais. À medida que os insetos foram se tornando mais resistentes, os agricultores foram aplicando níveis cada vez mais altos de inseticidas às suas plantações, a tal ponto que, atualmente, são aplicadas, nos Estados Unidos, mais de 500.000 toneladas por ano. A resistência tornou necessário o desenvolvimento de novos inseticidas, cada um deles a um custo médio de 8 a 10 anos e 20 a 40 milhões de dólares norte-americanos em pesquisa e desenvolvimento. Portanto, a evolução dos insetos impôs um enorme ônus econômico (cerca de 118 milhões de dólares US, somente nos Estados Unidos) e um ônus ambiental crescente, pelas substâncias químicas que podem colocar em perigo a saúde humana e os ecossistemas naturais.

A resistência dos insetos evoluiu rapidamente, porque a seleção natural aumenta as mutações raras que não são vantajosas em condições normais, mas casualmente conferem proteção contra substâncias químicas danosas. Entomólogos com formação em Genética Evolutiva desenvolveram estratégias para retardar a evolução da resistência. A estratégia mais eficaz, baseada tanto em modelos evolutivos como em provas, é de fornecer à espécie que constitui praga "refúgios" livres de pesticidas, nos quais os genótipos suscetíveis possam se reproduzir, impedindo desta forma que os genótipos resistentes dominem o ambiente. A estratégia oposta, que intuitivamente parece atraente – de tentar arrasar a população de insetos com "bombardeio de saturação" – simplesmente acelera a evolução da resistência porque aumenta a força da seleção natural.

Embora a evolução da resistência possa ser retardada, na maioria dos casos ela provavelmente é inevitável. Por isso, as estratégias modernas de controle de pragas combinam pesticidas com outras táticas. Por exemplo, ácaros em pomares de amendoeiras têm sido controlados pela aplicação tanto de um pesticida como de ácaros predadores, selecionados em laboratório pela resistência a pesticidas. Foram desenvolvidas variedades de plantas geneticamente resistentes a certos insetos, usando-se tanto métodos tradicionais de seleção, como engenharia genética. Por exemplo, foram produzidas por engenharia genética linhagens de várias plantações que possuem um gene bacteriano para uma proteína (toxina Bt) que é tóxica para certos insetos. Muitas vezes, as variedades de plantas resistentes a pragas foram economicamente muito lucrativas, mas a história mostrou que, quando seu plantio se generaliza, a praga de insetos acaba desenvolvendo a capacidade de atacá-las, fazendo com que tenham de ser desenvolvidas novas linhagens genéticas, às quais a praga ainda não esteja adaptada. Pelo menos uma espécie que constitui praga, a traça-das-crucíferas, já se adaptou à toxina Bt. Assim, a "corrida armamentista" entre a evolução dos insetos e a engenhosidade humana representa um desafio permanente.

¹ National Academy of Sciences (ed.), *Pesticide resistance: Strategies and tactics for management* (National Academy Press, Washington, D.C., 1986); R.L. Metcalf and W. H. Luckmann (eds.), *Introduction to insect pest management*, 3d edition (Wiley, New York, 1994); R.T. Roush and B.E. Tabashnik (eds.), *Pesticide resistance in arthropods* (Chapman and Hall, New York, 1990); B.E. Tabashnik, *Annu. Rev. Entomol.* 39:47-79 (1994); A.L. Knight and G.W. Norton, *Annu. Rev. Entomol.* 34:293-313 (1989).

IV. DE QUE MODO A BIOLOGIA EVOLUTIVA CONTRIBUI PARA A SOCIEDADE?

As numerosas subdisciplinas da Biologia Evolutiva deram incontáveis contribuições no sentido de atender necessidades da sociedade. Mencionaremos aqui apenas alguns exemplos. Iremos nos concentrar especialmente nas contribuições à saúde humana, à agricultura e recursos renováveis, produtos naturais, gerenciamento e conservação ambiental e análise da diversidade humana. Também mencionaremos algumas extensões da Biologia Evolutiva para além do campo das ciências biológicas.

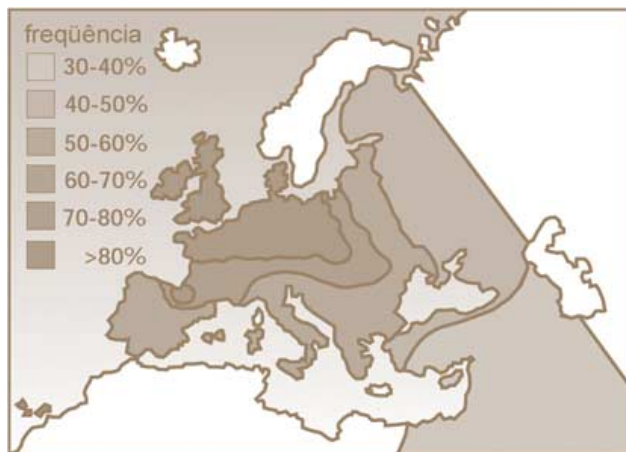
A. Saúde Humana e Medicina

- **Doenças genéticas.** Doenças genéticas são causadas por variantes de genes ou de cromossomos, embora a expressão de tais condições muitas vezes seja influenciada por fatores ambientais (inclusive sociais e culturais) e pela constituição genética de outros locos do indivíduo. Às muitas doenças clínicas causadas por variantes genéticas podemos acrescentar muitas condições comuns associadas à idade, componentes importantes das dificuldades de aprendizado e distúrbios do comportamento, todas contribuindo para o sofrimento humano e exigindo recursos médicos, educacionais e de assistência social. Cada um desses distúrbios genéticos é causado por alelos em um ou mais locos gênicos, cuja frequência varia de muito rara até moderadamente comum (como os alelos para siclemia e fibrose cística, que são bastante frequentes em algumas populações). As frequências alélicas são o tema da Genética de Populações, que pode ser aplicada de imediato a duas tarefas: determinar as razões da frequência de um alelo deletério e estimar a probabilidade de que uma pessoa herde o alelo ou desenvolva o traço. Assim, por exemplo, a alta frequência de alelos para siclemia e várias outras hemoglobinas defeituosas em alguns locais geográficos sinalizou aos geneticistas de populações a probabilidade de que algum agente da seleção natural estivesse mantendo esses alelos nas populações. Sua distribuição geográfica sugeria uma associação com a malária, tendo pesquisas ulteriores confirmado que esses alelos são

prevalentes porque os portadores heterozigotos têm maior resistência à malária. Esta é uma clara ilustração da teoria, desenvolvida por biólogos dedicados ao estudo da Evolução décadas antes da descrição do padrão ciclêmico, de que uma vantagem adaptativa do heterozigoto pode manter alelos deletérios nas populações.

Pode ser importante para os casais conhecer a probabilidade de que seus filhos herdem doenças genéticas, especialmente se elas já ocorreram em sua história familiar. O Aconselhamento Genético vem fornecendo esse tipo de orientação há muitas décadas. O Aconselhamento Genético é Genética de Populações aplicada, pois, para calcular a probabilidade de se herdar um defeito genético, baseia-se tanto na análise genealógica (Genética padrão) como no conhecimento da frequência de um determinado alelo na população geral. Da mesma forma, a avaliação das consequências para a saúde de um casamento entre pessoas aparentadas ou da maior exposição a radiações ionizantes e outros mutágenos ambientais depende criticamente de teorias e métodos desenvolvidos por geneticistas de populações (65).

A Biologia Molecular está revolucionando a Genética Médica. Agora existe a tecnologia para localizar genes e determinar sua sequência, na esperança de determinar as diferenças funcionais entre alelos deletérios e alelos normais. Os portadores de alelos deletérios podem ser identificados a partir de pequenas amostras de DNA (incluindo as obtidas por amniocentese) e a terapia genética, pela qual alelos defeituosos podem ser substituídos por alelos normais, é uma possibilidade real. Métodos e princípios desenvolvidos por biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução contribuíram para esses avanços e é provável que dêem outras contribuições no futuro. A localização do gene para determinado traço, por exemplo, não é tarefa fácil. O processo baseia-se em associações entre o gene procurado e *marcadores genéticos ligados* (p. ex., genes adjacentes no mesmo cromossomo). A solidez da associação



Gradiente de distribuição na Europa da principal mutação causadora da fibrose cística, em relação ao total dos genes

A Natureza e Distribuição das Doenças Genéticas Humanas

Aravinda Chakravarti
Case Western Reserve University

Cada população humana traz consigo sua carga singular de doenças genéticas. Assim, pessoas de ascendência européia têm maior frequência de fibrose cística, africanos e seus descendentes têm frequência aumentada de sickle cell e muitas populações asiáticas têm incidência mais alta de uma anemia chamada talassemia. Esses distúrbios raros resultam de mutações em genes individuais e exibem padrões de herança simples. As técnicas moleculares modernas permitiram a identificação de muitos genes para doenças, bem como das mudanças específicas na sequência do DNA que levam à doença. Um achado surpreendente foi que a alta frequência de muitos desses distúrbios não se deve ao fato de os genes subjacentes serem altamente mutáveis, e sim a um aumento na frequência de uma ou mais mutações

específicas. Em muitos casos, o aumento da frequência pode ter ocorrido por acaso (um efeito loteria). Por exemplo, muitas doenças genéticas são particularmente pronunciadas em isolados sociais, religiosos e geográficos, como os Amish, os Menonitas e os Hutteritas nos EUA, cujos ancestrais foram pequenos grupos de fundadores aparentados. Em outros casos, como o da fibrose cística, da sickle cell e das talassemias, há evidências consideráveis de que as mutações tenham aumentado por causa de uma vantagem na sobrevivência dos indivíduos portadores de uma cópia da mutação, que, porém, não são afetados clinicamente, podendo portanto transmitir a mutação às futuras gerações.

O conhecimento da nossa ascendência, isto é, dos genes e mutações que recebemos dos nossos antepassados e dos processos evolutivos que moldaram suas distribuições, é crucial para podermos compreender as doenças genéticas humanas. Um importante princípio revelado por estudos genéticos recentes sobre fibrose cística, sickle cell, talassemias e outras doenças é o de que os numerosos pacientes portadores da mutação mais comum de cada uma dessas doenças são portadores porque têm um ancestral comum; isto é, são parentes distantes. Conseqüentemente, esses indivíduos também têm em comum segmentos de DNA relativamente grandes, contíguos, que circundam a mutação. Os geneticistas começaram a utilizar este princípio do possível parentesco evolutivo dos pacientes como método de mapeamento e identificação de genes para doenças. Se a mutação gênica responsável estiver localizada em um segmento de DNA presente na maioria ou em todos os pacientes, o mapeamento do gene para a doença equivale a procurar, nos pacientes, segmentos de DNA comuns.

Existe atualmente um grande interesse pelas análises genéticas de distúrbios poligênicos, como câncer, hipertensão e similares, em vista do grande ônus que representam para todas as sociedades. Em cada um dos genes responsáveis por estas doenças humanas comuns, também é esperada a presença, de origem evolutiva, de mutações comuns nos pacientes. Diferentemente dos distúrbios raros, é esperado que essas mutações sejam mais comuns e tenham um segmento menor de DNA em comum nos pacientes, já que elas são muito mais antigas na população humana. Além disso, a incidência dessas doenças comuns também varia entre populações humanas diferentes, devido tanto à variação da constituição genética, como do meio ambiente. Por essas razões, é difícil identificar os genes subjacentes a essas doenças. A fim de realizar esta tarefa, os cientistas estão criando um mapa de altíssima resolução dos genes e seqüências humanas. Este mapa consiste de "marcadores", segmentos conhecidos e ordenados de DNA humano, que variam entre os indivíduos quanto à composição das seqüências. Espera-se que o princípio do mapeamento para encontrar genes de suscetibilidade e resistência a doenças pela comparação dos DNAs dos pacientes quanto a padrões de seqüências comuns tenha um papel decisivo nessas descobertas. No futuro, este e outros princípios evolutivos novos contribuirão para a identificação de novos genes para doenças e para a compreensão da atual distribuição das doenças genéticas humanas no mundo.

de um alelo com tais marcadores — a probabilidade de que um marcador no cromossomo de qualquer pessoa assinale a presença de um alelo deletério vizinho a ele — é o grau de "desequilíbrio de ligação." A teoria da Genética de Populações foi desenvolvida para prever o grau de desequilíbrio de ligação como função de fatores tais como as frequências alélicas, as taxas de recombinação e o tamanho da população. Esta teoria foi de crucial importância em um dos primeiros casos de loca-

lização e subsequente seqüenciamento de um alelo deletério comum — aquele que causa a fibrose cística. À medida que avança o trabalho de realização das recompensas prometidas pelo Projeto Genoma Humano, vai crescendo o papel desempenhado pelas teorias provenientes da Genética de Populações (29).

Determinar qual das muitas diferenças de nucleotídeos entre um alelo deletério e um alelo normal causa uma doença é impor-

tante para a compreensão de como seus efeitos podem ser remediados. Estudos evolutivos moleculares deram origem a vários métodos capazes de ajudar a distinguir uma variação na seqüência de um gene que afeta fortemente o valor adaptativo (afetando a função) de uma variação relativamente neutra. Esses métodos empregam análises de variação de seqüências de DNA, tanto intraespecíficas, como entre espécies com parentesco próximo. Estamos prevendo que esses métodos, incluindo as comparações entre genes humanos e seus homólogos em outros primatas, ajudarão a identificar as variações causadoras de doenças genéticas. Neste contexto, os crescimento dos bancos de dados de seqüências gênicas de grande número de espécies, bem como o Projeto Genoma Humano, oferecerão abundância de oportunidades para comparações.

- **Doenças sistêmicas.** Todas as doenças genéticas em conjunto afetam somente cerca de 1% da população humana. Por outro lado, cada vez mais doenças e mortes humanas estão associadas com doenças sistêmicas crônicas, como a arteriopatia coronária, o derrame, a hipertensão e o mal de Alzheimer.

Essas doenças originam-se de um complexo conjunto de interações entre genes e ambiente. Esta complexidade dificulta o estudo da ligação entre genes e doença sistêmica. Os princípios e as abordagens evolutivas já tiveram um importante impacto no estudo desta ligação (65). Assim, por exemplo, sendo conhecidas suas funções bioquímicas ou fisiológicas, alguns genes podem ser identificados como “genes candidatos” de contribuir para o aparecimento de alguma doença sistêmica. Existe, porém, tanta variação genética molecular nesses locos candidatos na população humana geral que encontrar as variantes específicas associadas com o risco de doença assemelha-se à proverbial procura da agulha no palheiro. Para estimar uma árvore gênica a partir dessa variação genética, podem-se usar técnicas filogenéticas evolutivas. Uma árvore gênica deste tipo representa a história evolutiva das variantes genéticas do gene candidato. Se, durante a história evolutiva, tiver

ocorrido qualquer mutação que altere o risco para alguma doença sistêmica, todo o ramo da árvore gênica portador daquela mutação deve apresentar a mesma associação com a doença.

Análises de árvores gênicas já foram usadas com sucesso na descoberta de marcadores genéticos indicativos de risco para arteriopatia coronária (23), risco para mal de Alzheimer (58) e a resposta dos níveis de colesterol à dieta alimentar (18). Além disso, análises evolutivas de árvores gênicas podem ajudar na identificação da mutação que realmente causa o efeito significativo sobre a saúde (23,56) — um primeiro passo crítico para a compreensão da etiologia da doença e o planejamento de possíveis tratamentos. À medida que forem identificados mais genes candidatos para doenças sistêmicas comuns, haverá maior necessidade de análises evolutivas no futuro.

- **Doenças infecciosas.** Doenças infecciosas são causadas por organismos parasitas tais como vírus, bactérias, protistas, fungos e helmintos (vermes). O controle e tratamento das doenças infecciosas requer não apenas pesquisa médica, mas também pesquisa e ações ecológicas. As perguntas críticas incluem: Qual é o organismo causador da doença? De onde ele veio? Há outras espécies hospedeiras que funcionem como reservatórios para o organismo? Como ele se propaga? Se for propagado por um vetor como algum inseto, qual é a dispersão típica do vetor e que outras propriedades ecológicas do vetor poderiam ser exploradas para controlar a propagação? Como é que o organismo causa a doença e como ela pode ser tratada com drogas ou outras terapias? Como ele se reproduz — de maneira sexuada ou assexuada ou ambas? É provável que ele desenvolva resistência a drogas ou às defesas naturais do corpo e, em caso afirmativo, com que rapidez? É provável que ele desenvolva virulência maior ou menor no futuro e em que condições ele o fará? A cada uma dessas perguntas, a Biologia Evolutiva pode e vai dar respostas.

Identificar um organismo causador de doença e o seu vetor, se houver, é assunto da Sistemática. Se for, como no caso do HIV,

um organismo previamente desconhecido, a Sistemática filogenética poderá nos dizer quais são os seus parentes mais próximos, o que imediatamente nos fornece indícios de sua área de origem, outras possíveis espécies hospedeiras e muitas de suas prováveis características biológicas, como o seu modo de transmissão. Se fosse encontrada, por exemplo, uma nova espécie de protozoário causador da malária (*Plasmodium*), poderíamos prever com segurança que ele é transportado por mosquitos *Anopheles*, assim como outras espécies de *Plasmodium*. Da mesma forma, é essencial identificar os vetores de doenças usando os métodos da Sistemática. Os progressos no controle da malária na região do Mediterrâneo foram lentos, até se descobrir que havia seis espécies quase idênticas de mosquitos *Anopheles*, diferentes em seu habitat e história de vida, dos quais apenas duas costumam transmitir o organismo causador da malária.

Os métodos da Genética de Populações são indispensáveis para a descoberta do modo de reprodução dos patógenos e de seus vetores, bem como de sua estrutura populacional — isto é, os tamanhos e as proporções de trocas entre populações locais. Por exemplo, usando marcadores genéticos múltiplos para estudar a *Salmonella* e a *Neisseria meningitidis* (a causa da doença meningocócica), geneticistas de populações descobriram que ambas essas bactérias patogênicas se reproduzem principalmente de modo assexuado, mas ocasionalmente transferem genes por recombinação, mesmo entre linhagens com parentesco distante. As variações imunológicas que os bacteriologistas têm usado tradicionalmente para classificar linhagens dessas bactérias não apresentam boa correlação com as linhagens genéticas reveladas por marcadores genéticos múltiplos, nem com variações na patogenicidade ou na especificidade do hospedeiro. Por isso, a

Vírus da Imunodeficiência Humana (HIV)

E. C. Holmes
Oxford University

Muitos vírus, mais destacadamente o vírus da imunodeficiência humana (HIV), exibem uma enorme diversidade genética — diversidade que muitas vezes aparece dentro do período de observação humana e que freqüentemente cria obstáculos às tentativas de controle e erradicação. A Biologia Evolutiva teve um papel importante na descrição da amplitude desta variação, na determinação dos fatores que foram responsáveis pela sua origem e manutenção e na avaliação de como ela pode influir no desfecho clínico de uma infecção. É possível ilustrar a importância da análise evolutiva neste contexto — particularmente em relação ao HIV, para o qual há mais dados disponíveis — em três níveis diferentes: numa escala global, no âmbito de populações infectadas e em pacientes individuais.¹

Na escala global, árvores filogenéticas mostraram que os dois vírus da imunodeficiência, HIV-1 e HIV-2, surgiram separadamente de ancestrais símios e que, dentro de cada vírus, existe uma variação genética considerável, que pode ser organizada em “subtipos” distintos. Esses subtipos diferem em sua distribuição geográfica (embora a maioria seja encontrada na África) e, possivelmente, quanto a propriedades biológicas importantes. Por exemplo, o subtipo E, do sudeste da Ásia, parece ser mais facilmente transmitido pela via sexual do que outros subtipos e é associado com a dramática propagação recente do vírus naquela parte do mundo. A identificação correta dos subtipos pela análise filogenética será um elemento vital na elaboração de futuras vacinas.

Em populações infectadas, as análises evolutivas levaram ao levantamento de hipóteses epidemiológicas importantes sobre o local de origem das diferentes linhagens de HIV, particularmente daquelas associadas com grupos de comportamento de “baixo risco”, e sobre a possibilidade de grupos de risco diferentes possuírem linhagens características. Estas informações constituirão uma parte importante de programas de intervenção comportamental, já que será possível identificar com precisão os grupos mais envolvidos na propagação do HIV. A abordagem evolutiva também foi essencial para que fossem respondidas perguntas sobre se o HIV pode ser transmitido a pacientes por pessoas que prestam assistência médica, como, por exemplo, durante cirurgias.

As análises evolutivas da variação genética no HIV também produziram informações valiosas sobre mudanças na população de vírus em um único paciente. Embora cada paciente seja infectado por muitos genótipos virais, a diversidade genética do vírus logo cai drasticamente, sugerindo que somente certos genótipos conseguem invadir com sucesso as células do hospedeiro durante os primeiros estágios da incubação. Posteriormente, a população de vírus no interior do paciente se diversifica, produzindo certos genótipos capazes de invadir órgãos específicos, como o cérebro. Também parece haver uma interação evolutiva entre o vírus e o sistema imunológico, que pode determinar quando e como o HIV acaba causando a AIDS. Portanto, a perspectiva evolutiva é essencial para a compreensão da biologia básica do HIV e talvez possa nos ajudar a compreender as suas respostas à terapia medicamentosa.

¹ A. J. Leigh Brown and E.C. Holmes, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 127-165 (1994).

previsão desses traços em estudos de saúde pública exigirá o uso de marcadores genéticos múltiplos (3, 7). Da mesma forma, os métodos da Genética de Populações podem estimar taxas e distâncias de movimento dos organismos vetores de doenças, que afetam tanto a transmissão de doenças como o potencial de controle. A análise molecular de um gene em uma espécie de mosquito mostrou que o gene tinha se propagado recentemente por três continentes, prova da enorme capacidade de dispersão desse inseto (49).

A potencial rapidez de evolução em populações naturais de microorganismos, muitos dos quais têm tempos de geração curtos e populações imensas, tem implicações de grande importância. Uma delas, uma lição de Evolução que deveria ter sido aprendida muito tempo antes do que o foi, é a de que se pode esperar que os patógenos se adaptem a uma seleção consistente e forte, como aquela gerada pelo uso amplo e intensivo de drogas terapêuticas. A resistência a drogas antimicrobianas evoluiu no HIV, na bactéria da tuberculose, no protozoário da malária e em muitos outros organismos vetores de doenças, tornando ineficazes os controles terapêuticos anteriormente eficazes. De fato, muitos desses organismos são resistentes a drogas, em parte porque freqüentemente genes de resistência a antibióticos são transferidos entre espécies de bactérias (42). A evolução da resistência a drogas aumentou muito o custo do tratamento, aumentou a morbidade e a mortalidade e despertou o receio de que muitas doenças infecciosas serão absolutamente intratáveis num futuro próximo (10). A Teoria da Evolução sugere que um futuro tão terrível pode ser prevenido pela redução da seleção para resistência a antibióticos e, de fato, a Organização Mundial da Saúde recomendou o uso mais criterioso e reduzido de antibióticos (67). Novos estudos sobre a genética das populações de patógenos serão importantes para futuros trabalhos de contenção.

A virulência dos patógenos também pode evoluir rapidamente. A teoria da coevolução parasita/hospedeiro prevê que, quan-

do as oportunidades de transmissão entre hospedeiros aumentam, pode se desenvolver uma maior virulência. Alguns pesquisadores postularam que importantes epidemias de gripe e outras pandemias foram causadas por mudanças evolutivas desse tipo, ocorridas em cidades populosas e entre movimentos de massas de refugiados. Analogamente, há evidências sugestivas de que o HIV tenha desenvolvido virulência maior devido às altas taxas de transmissão por contato sexual e por utilização coletiva de agulhas por parte de usuários de drogas intravenosas (17, 64). Está comprovado que a população de vírus HIV de uma pessoa infectada evolui durante o curso da infecção, sendo que alguns autores atribuem o início da AIDS - a doença em si - a esta mudança genética (45).

- **Funções fisiológicas normais.** Compreender as defesas naturais do corpo humano contra doenças infecciosas é tão importante quanto compreender as próprias doenças e, também neste caso, a Biologia Evolutiva pode trabalhar junto com a ciência médica. Por exemplo, genes do principal complexo de histocompatibilidade (MHC) desempenham um papel crítico nas respostas imunes das células: Seus produtos apresentam proteínas estranhas ao sistema imunológico. O MHC também contribui para a rejeição dos transplantes de tecidos. Alguns alelos do MHC estão associados com doenças autoimunes, como o diabetes juvenil e uma forma de artrite deformante. A variação genética do MHC é extremamente grande, o que levou os geneticistas de populações a procurar razões para esta variação. Análises moleculares revelaram que os genes do MHC devem estar sujeitos a algum tipo de seleção equilibradora que mantém esta variação. De fato, alguns alelos humanos do MHC estão genealogicamente mais próximos de certos alelos do chimpanzé do que de outros alelos humanos, o que fornece provas claras de que a seleção natural manteve a variação durante pelo menos 5 milhões de anos. A variação quase certamente é mantida pelos papéis que os diferentes alelos desempenham no combate a diferentes patógenos, mas seu papel exato requer mais estudo (39).

B. Agricultura e Recursos Naturais

- **Criação de plantas e animais.** As relações entre melhoristas de plantas e animais, geneticistas e biólogos que se dedicam ao estudo da evolução vêm de tão longa data e são tão próximas que às vezes seus campos são difíceis de distinguir, especialmente na criação de variedades melhoradas de safras e de animais domésticos. Darwin abriu sua obra *A Origem das Espécies* com um capítulo sobre organismos domesticados e escreveu um livro em dois volumes sobre *Variação em Plantas e Animais Domesticados*. Um dos fundadores da Genética de Populações, Sewall Wright, trabalhou durante anos com criação animal e um outro, R. A. Fisher, deu importante contribuição ao planejamento e à análise de testes de cultivares. Desde então, muitos geneticistas deram contribuições iguais, tanto à Genética Evolutiva como à Genética Básica e à teoria na qual se baseia a criação seletiva eficaz. Quando, ao contrário, o chefe do ministério soviético da agricultura, T. D. Lysenko, rejeitou a Teoria da Evolução, na década de 1930, ele acabou impondo ao cultivo de plantas daquele país um atraso de várias décadas.

Conceitos como herdabilidade, componentes de variância genética e correlação genética, bem como a elucidação experimental de fenômenos como o vigor híbrido, a depressão por endogamia e as bases da variação poligênica (quantitativa), desempenham papéis igualmente centrais, tanto na genética agrícola como na Teoria da Evolução. O exemplo mais recente desta interação mútua entre áreas é o desenvolvimento e a aplicação de técnicas que usam marcadores moleculares para a localização dos múltiplos genes responsáveis por traços de variação contínua, como o tamanho e o conteúdo de açúcar das frutas, e para a identificação da função metabólica desses genes (chamados locos de características quantitativas ou LCQ). Antigamente, somente alguns organismos modelos, como a *Drosophila*, eram suficientemente bem conhecidos do ponto de vista genético para fornecer essas informações. Agora, graças às pesquisas dos melhoristas de plantas, dos geneticistas de populações e do Projeto Genoma de Plantas, é possível mapear genes de interesse em praticamen-

te qualquer organismo, quer seja de uma espécie domesticada ou de uma espécie selvagem usada para estudos evolutivos.

A variação genética, matéria prima dos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução, é condição *sine qua non* para o sucesso na agricultura. Como qualquer biólogo que se dedica ao estudo da evolução sabe, uma plantação extensa e geneticamente uniforme é um alvo fácil para patógenos de plantas ou outras pragas, que se adaptarão a ela e se propagarão rapidamente. A ferrugem da batata, que causou fome em grande parte da Irlanda na década de 1840, é um dos numerosos exemplos deste fenômeno (1). Outro exemplo espetacular é a epidemia de ferrugem da folha de milho no sul nos Estados Unidos em 1970, que causou uma perda econômica estimada em US\$ 1 bilhão (dólares de 1970). Em mais de 85% da área plantada com milho, tinham sido utilizadas cepas portadoras de um fator genético (*Tcms*) que impede o desenvolvimento de flores masculinas, o que era útil para produzir variedades híbridas uniformes. Porém, o fator *Tcms* tornou o milho suscetível a uma raça mutante do fungo *Phytophthora infestans*, que se alastrou rapidamente por todo o Cinturão do Milho (Corn Belt) e para além dele. Somente a combinação de condições climáticas favoráveis com a ampla plantação de milho de constituição genética normal impediu a ocorrência de uma ferrugem ainda mais devastadora em 1971 (62).

Apesar dessas lições, por razões de eficiência econômica, ainda são amplamente usadas plantações geneticamente uniformes, mas há um reconhecimento generalizado de que é essencial manter a diversidade genética (36). Assim, é essencial constituir bancos de “germoplasma” de diferentes cepas de plantações, especialmente cepas que diferem entre si quanto a características como a tolerância à seca e a resistência a pragas. Uma fonte importante de genes potencialmente úteis são espécies selvagens aparentadas com a plantação — que, obviamente, só podem ser reconhecidas com o auxílio de uma boa Sistemática. Por exemplo, o tomate cultivado, como a maioria das espécies de plantação, é uma espécie autofertilizante (e, por isso, geneticamente homozigota)

que possui pouca variação genética, mesmo entre todas as variedades disponíveis. Ele é originário da região andina da América do Sul e chegou à América do Norte via processo de domesticação na Europa. Estudos da genética e da evolução do tomate levaram à constatação de que existem muitas espécies aparentadas nativas do Chile e do Peru e de que essas espécies apresentam uma abundante variação genética. Mais de 40 genes para resistên-

cia às principais doenças foram encontrados nessas espécies nativas e 20 deles foram transferidos por hibridação para o estoque matriz comercial de tomates. Características de qualidade de frutas também foram melhoradas desta maneira e espera-se que, nos próximos anos, seja introduzida a resistência à seca, à salinidade e às pragas de insetos, proporcionando um aumento de quatro a cinco vezes do rendimento agrícola (51).

Uma Lição da História: O Trágico Destino da Genética Evolutiva na União Soviética

Vassiliki Betty Smocovitis
University of Florida

Até a década de 1920, os cientistas soviéticos tinham adquirido reconhecimento internacional pelo seu trabalho pioneiro em muitos campos da Biologia. A mais notável entre essas realizações era uma singular escola de Genética de Populações que sintetizava descobertas da Genética e da Teoria Darwiniana da seleção natural com conhecimentos sobre a estrutura de populações selvagens de animais e plantas, a fim de compreender os mecanismos de adaptação e Evolução. Na década de 1920, Sergei Chetverikov e outros geneticistas de populações russos previram a síntese evolutiva que ocorreu no Ocidente nos anos '30 e '40. Entre as contribuições da escola russa de Teoria Evolutiva estavam o conceito de conjunto gênico, a derivação independente do conceito de deriva genética e os primeiros estudos genéticos de populações selvagens da mosca de frutas *Drosophila melanogaster*. Esta escola formou jovens evolucionistas como N. V. Timofeeff-Ressovsky e Theodosius Dobzhansky, que, mais tarde, desempenhariam papéis essenciais no estabelecimento da moderna Teoria da Evolução na Alemanha e nos Estados Unidos. A escola russa afirmava que uma mudança evolutiva consiste de mudanças nas frequências de genes mendelianos, particulados, dentro de uma população.

Este pujante centro de pesquisa evolutiva, e a maioria de seus cientistas, tiveram um fim trágico. A partir do fim da década de 1920, a Biologia em geral e a Genética em particular foram vistas cada vez mais como perigosas para o espírito político da Rússia estalinista, empenhada, naquela época, em se transformar de um estado agrário em uma nação moderna. No início dos anos '30, começou a perseguição à Genética e aos geneticistas. Ela era alimentada pela retórica de Trofim Lysenko (1898-1976), um agrônomo com pouca instrução e nenhuma formação científica, mas com grandiosas ambições para a agricultura soviética, baseadas em sua crença errônea no mecanismo lamarckiano de herança e mudança orgânica. Segundo a teoria de Lamarck e Lysenko, a exposição de organismos parentais a um fator ambiental, como baixa temperatura, induz diretamente o desenvolvimento de mudanças adaptativas que são herdadas pelos seus descendentes – uma teoria da Evolução pela herança de características adquiridas, e não pela seleção natural dos genes.

Os geneticistas e biólogos estudiosos da Evolução ocidentais já tinham mostrado que não ocorre herança lamarckiana. Declarando a Genética uma ameaça ao Estado, capitalista, burguesa, idealista e até mesmo apoiada pelos fascistas, Lysenko conduziu uma odiosa campanha de propaganda, que culminou em 1948 com a condenação oficial da Genética por Stalin e pelo Comitê Central do Partido Comunista. Entre as vítimas do Lysenkoísmo estiveram Nikolai Vavilov, um dos pioneiros da reprodução de plantas, que morreu de fome num campo de prisioneiros, e toda a escola de geneticistas de populações, que se dispersaram ou foram destruídos. O Lysenkoísmo rapidamente levou à destruição total justamente daquelas áreas da Biologia soviética que tinham alcançado notoriedade mundial na década de 1920.

A política soviética contra a Genética e a Evolução teve conseqüências desastrosas para o povo soviético. Além de uma devastadora destruição rural, só comparável àquela causada pela coletivização soviética, o Lysenkoísmo impediu o desenvolvimento da ciência agrícola. A União Soviética foi excluída da revolução agrícola global que ocorreu nas décadas da metade do século passado, alimentada em parte por inovações genéticas, como o milho híbrido. A despeito da oposição nascente, Lysenko permaneceu no poder até 1965, depois da deposição de Khrushchev. A Biologia soviética nunca conseguiu se recuperar de fato deste período. Suas promessas iniciais sobreviveram somente através de indivíduos como Dobzhansky, uma figura que se sobressai na Biologia Evolutiva, que levou para o Ocidente descobertas da Genética de Populações russa, ao imigrar para os Estados Unidos, em 1927.

As conseqüências completas do Lysenkoísmo e da Biologia estalinista ainda não foram determinadas, mas já estão sendo estudadas por estudiosos que ganharam acesso a fontes governamentais anteriormente restritas.¹ Embora discutam a respeito de detalhes, todos os estudiosos concordam que o reinado do Lysenkoísmo foi um período particularmente negro na história da ciência. É o exemplo clássico das conseqüências negativas de políticas anticientíficas mal orientadas e do controle ideológico da Ciência. A lição aprendida é que a investigação livre, o apoio governamental informado às ciências básicas e aplicada e o debate aberto de assuntos científicos – especialmente aqueles declarados como ameaçadores ou perigosos por determinados grupos de interesses – são essenciais para a saúde e prosperidade das nações.

¹ M. Adams, em: E. Mayr and W. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis* (Harvard University Press, Cambridge, MA., 1980), pp. 242-278; D. Joravsky, *The Lysenko Affair* (Harvard University Press, Cambridge, MA, 1979); N. Krementsov, *Stalinist Science* (Princeton University Press, Princeton, NJ, 1997); V. Soyfer, *Lysenko and the Tragedy of Soviet Science* (Rutgers University Press, New Brunswick, NJ, 1994).

- **Uso da biodiversidade.** O conhecimento da sistemática dos tomates, junto com a genética ecológica e a compreensão do sistema de cultivo desta planta, formou a base de uma aplicação bem sucedida, que está sendo repetida em muitas outras plantações. A engenharia genética, que possibilita a transferência de genes de praticamente qualquer espécie para qualquer outra, torna disponíveis, para fins agrícolas e outros, a vasta “biblioteca genética” dos organismos da Terra, portadores de uma tremenda variedade de genes para traços como a tolerância ao calor, a resistência a doenças e a insetos, substâncias químicas que conferem sabores e odores e muitas outras características potencialmente úteis. Se quisermos utilizar esta biblioteca no futuro, é necessário tanto que a biblioteca seja preservada — isto é, que a biodiversidade não seja perdida — e que haja bibliotecários — cientistas capazes de darem alguma orientação para que se encontrem “volumes” úteis. Esses bibliotecários serão biólogos que se dedicam ao estudo da evolução: aqueles que estudam Sistemática e Filogenia e, por isso, conhecem as espécies existentes e sabem quais delas têm probabilidade de terem genes e características semelhantes, e aqueles que estudam Genética Evolutiva e adaptação e são capazes de indicar o caminho que leva a organismos com características desejáveis.
- **Manejo de pragas.** pragas de plantas, principalmente insetos e fungos, representam anualmente um enorme ônus econômico em perda de safras e medidas de controle. A Biologia Evolutiva relaciona-se com este problema de várias maneiras. Sem contar os perigos para a saúde pública e o meio ambiente resultantes do uso excessivo de pesticidas químicos, nos últimos 40 anos, mais de 500 espécies de insetos (incluindo pragas de plantações, pragas de grãos armazenados e vetores de doenças) desenvolveram resistência a um ou mais inseticidas, algumas delas sendo resistentes a todos os inseticidas conhecidos. Nos Estados Unidos, a evolução da resistência a pesticidas aumentou em US\$1,4 bilhão o custo anual de proteção dos produtos agrícolas e florestais (47). Entomólogos agrícolas com formação em Genética Evolutiva (31,53) estão dando a sua contribuição aos esforços para retardar ou impedir a evolu-

ção da resistência, como o uso rotativo de diferentes medidas de controle e a combinação criteriosa de controles químicos e não-químicos. Dois métodos não-químicos foram muito beneficiados pelo conhecimento e pela Teoria da Evolução: o uso de inimigos naturais e o cultivo de resistência.

Inimigos naturais, como os insetos que são predadores especializados ou parasitas de espécies que são pragas, freqüentemente são procurados na região de origem da praga. Portanto, a primeira pergunta é: de onde vem a praga? Achar a resposta exige entomólogos com formação em Sistemática Evolutiva, capazes de identificar a praga usando uma taxonomia baseada em princípios evolutivos. Se a praga for uma espécie desconhecida, a melhor pista para a sua região de origem é a distribuição de espécies aparentadas — que pode ser determinada usando-se a taxonomia evolutiva. A procura de inimigos naturais utiliza os mesmos princípios. Uma vez encontrados inimigos potenciais, tais como parasitas, é crucial fazer a distinção entre espécies com parentesco próximo, muito semelhantes, pois pode ser que algumas ataquem a praga e outras ataquem somente seus parentes. Se um inimigo é aprovado para introdução, ele deve ser criado em grande número para soltura. Neste estágio, a aplicação da Genética Evolutiva é crucial, a fim de impedir que a linhagem do parasita se torne endocruzada ou involuntariamente selecionada para características que possam prejudicar sua eficácia.

Outra importante estratégia no controle de pragas é promover a seleção da resistência em plantas de safra, por meio da triagem para genes que conferem resistência no laboratório ou em canteiros, introduzindo a seguir esses genes, por meio de cruzamentos, em cepas cultivadas com outras características desejáveis. É importante conhecer a base genética da resistência, pois alguns tipos de resistência são de curta duração. Uma praga pode se adaptar a uma linhagem cultivada tão prontamente quanto se adapta a inseticidas químicos. Por exemplo, pelo menos seis importantes genes para resistência à mosca do trigo ou mosca de Hesse foram sucessi-

vamente introduzidos no trigo, por cultivo. Em todos os casos, depois de alguns anos de extensa plantação da nova cepa, a mosca superou a resistência: a cada mutação para resistência na planta, uma mutação correspondente na mosca anulava o seu efeito. Entomólogos e cultivadores de plantas com formação em Biologia Evolutiva estão trabalhando na elaboração de métodos de engenharia para resistência múltipla que prolonguem a vida eficaz de novos cultivares resistentes.

- **Engenharia Genética.** São muitas as propostas para se introduzirem diversas características em plantas de safra e para se difundirem bactérias modificadas por engenharia genética, capazes de melhorar a fertilidade do solo ou de conferir resistência a geadas a certas plantações. Sempre que tais introduções deliberadas são propostas, surgem perguntas referentes aos seus potenciais riscos. Biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução e que estudam interações gênicas perceberam a necessidade de realização de testes para se assegurar que um gene estranho não vá interagir de maneira imprevisível com os genes próprios de uma planta de safra, gerando efeitos prejudiciais. O risco mais provável talvez seja o de que tais genes possam se propagar por polinização cruzada de plantas selvagens aparentadas com as plantas de cultivo (p. ex., mostardas selvagens aparentadas com o repolho) e fazer com que elas se tornem ervas daninhas mais vigorosas. Do mesmo modo, sendo que freqüentemente há transferência de genes entre espécies de bactérias, surgiram preocupações de que populações naturais de bactérias poderiam adquirir características de bactérias produzidas por engenharia genética que as tornem mais vigorosas e potencialmente prejudiciais. Por isso, os métodos desenvolvidos por biólogos estudiosos da Evolução para determinar os efeitos adaptativos dos genes e medir as taxas de troca de genes entre populações e espécies terão aplicações valiosas.
- **Silvicultura e indústria da pesca.** Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução podem esclarecer a estrutura genética de populações e espécies por meio da análise estatística de marcadores genéticos.

Este método têm muitas aplicações. Ele permite aos pesquisadores, por exemplo, distinguir entre cardumes de espécies de peixes que migram de locais de desova diferentes. Tal distinção tem importantes implicações administrativas e políticas em casos como o da indústria do salmão, uma vez que tanto as unidades políticas que abrigam os locais de desova, como aquelas onde os peixes são recolhidos têm interesse econômico nos cardumes. Na silvicultura, os viveiros nos quais são desenvolvidas e criadas as reservas matrizes comerciais de coníferas estão sujeitos à “contaminação” genética pelo pólen de árvores selvagens, transportado pelo ar. Os métodos desenvolvidos pelos geneticistas de populações são úteis para se determinar a distância percorrida pelo pólen e para se medir os níveis de contaminação, o que afeta o valor de mercado das sementes. Os geneticistas que se dedicam ao estudo da Evolução também têm se dedicado a analisar a base genética de traços desejáveis, como a taxa de crescimento e a resistência a insetos de coníferas. Este tipo de conhecimento contribui para programas de produção de híbridos e de engenharia genética.

C. Descoberta de Produtos Naturais Úteis

Organismos do passado e do presente são fontes de incontáveis recursos naturais. Quase todos os produtos farmacêuticos, muitos produtos para o lar e muitos processos industriais (começando, por ordem histórica, com a fabricação do pão e do vinho) ou utilizam organismos vivos, ou provêm de processos biológicos ocorridos dentro de organismos. Além disso, organismos que morreram há muito tempo também fornecem recursos: combustíveis fósseis. A prospecção de combustíveis fósseis baseia-se em grande parte nas correlações de idade entre depósitos sedimentares – que, por sua vez, se baseiam em fósseis de protozoários, moluscos e de outros organismos estudados pelos paleontólogos.

Muitas espécies vivas podem mostrar-se úteis como futuras plantas de cultivo ou, especialmente, revelar possibilidades de aplicação médica, energética, industrial ou de pesquisa. De fato, os organismos podem ser considerados um “capital vivo”, segundo as palavras da Comissão Presidencial de Assesores para assuntos de Ciência e Tecnologia

dos EUA (48). Mais de 20.000 plantas diferentes foram listadas pela Organização Mundial da Saúde como tendo sido usadas com fins medicinais por populações humanas e uma fração substancial delas é realmente eficaz. Por exemplo, até muito recentemente, a malária era tratada com quinina, extraída da árvore de cinchona. Muitos outros compostos derivados de plantas e com utilidade médica foram descobertos recentemente. O taxol, um composto encontrado no teixo do Pacífico, mostrou-se promissor no tratamento do câncer de mama; a pervinca rosa do Madagascar contém duas substâncias químicas que se revelaram úteis no combate à leucemia (e vários outros tipos de câncer), tendo aumentado de 10% a 95% as taxas de sobrevivência da leucemia infantil. Diversos produtos naturais provenientes de plantas também têm aplicação industrial, sendo usados como aromatizantes, emulsificantes e aditivos em alimentos. Um extrato do crustáceo *Limulus* é a base do “teste de lise”, muito usado na indústria farmacêutica para detectar a presença de bactérias.

Os microrganismos fornecem não somente produtos, mas também processos bioquímicos úteis nas *biossínteses* (p. ex., de antibióticos, solventes, vitaminas e biopolímeros), *biodegradações* (p. ex., na decomposição de resíduos tóxicos) e *biotransformações* (em esteróides, compostos quirais e outros compostos desejados). A Biologia e Biotecnologia Moleculares modernas, por exemplo, baseiam-se na reação em cadeia de polimerases, método baseado em uma enzima estável em temperaturas elevadas, que foi descoberta em bactérias que habitam fontes termais. A indústria farmacêutica e outras iniciaram programas de triagem de produtos naturais, na esperança de fazerem outras descobertas desse tipo (ver Box 1).

A exploração da biodiversidade para a obtenção de novos produtos naturais constitui ponto de grande ênfase no relatório do Conselho Nacional de Pesquisa dos EUA, “Levantamento Biológico para a Nação” (“*A Biological Survey for the Nation*”) (38) e da Agenda de Sistemática 2000 (57), relatório sobre a importância vital da pesquisa e do treinamento em Sistemática. Duas áreas da Biologia Evolutiva estão ligadas — na verdade, indispensáveis — a essa exploração direcionada. A Sistemática fornece o inventário dos organismos e de suas relações filogenéticas, o que é essencial para a organização e, em

parte, para a previsão das características dos organismos. A Ecologia Evolutiva no sentido amplo — a análise das adaptações — aponta para organismos cujas necessidades adaptativas podem produzir características que talvez possamos utilizar. Por exemplo, neurobiólogos que estavam à procura de inibidores de neurotransmissores para fins de pesquisa foram levados com sucesso para os venenos de certas cobras e aranhas, organismos que desenvolveram justamente inibidores desse tipo para dominar suas presas. Há fungos que liberam antibióticos para controlar competidores bacterianos, bem como plantas que armazenam muitos milhares de compostos para repelir seus inimigos naturais. O estudo evolutivo-ecológico dessas adaptações está apenas começando a revelar compostos que merecem maior atenção.

D. Meio Ambiente e Conservação

Os estudos evolutivos abriram caminho para novos métodos de correção e recuperação do meio ambiente em áreas degradadas. Por exemplo, alguns tipos de grama e outras plantas adaptaram-se a solos altamente poluídos por níquel e outros metais pesados tóxicos. Amplos estudos da sistemática, da genética e da fisiologia dessas plantas formaram a base de técnicas para o replantio e a estabilização de solos tornados estéreis por atividades de mineração e até mesmo para a desintoxicação do solo e da água contaminados por metais. Descobriu-se que algumas bactérias têm a capacidade de metabolizar o mercúrio, transformando-o em uma forma menos tóxica, e, em experimentos de laboratório, seus genes para esta capacidade foram transferidos para plantas. Em outros casos, plantas que desenvolveram a capacidade de “hiperacumular” metais pesados e, desta forma, resistir a solos tóxicos agora estão sendo usadas comercialmente como tecnologia de despoluição. De modo similar, estudos sobre a ecologia evolutiva da dispersão e germinação de sementes têm o seu papel no reflorestamento de áreas de pastagem esgotadas na América tropical e no replantio de locais de aterro.

As preocupações referentes ao impacto ambiental das atividades humanas incluem as consequências da superpopulação, da alteração do habitat, a perspectiva de aquecimento global e a extinção documentada e prevista de grande número de espécies. Estudos

Determinação de Riscos e Organismos Geneticamente Modificados

Thomas R. Meagher
Rutgers University

A preocupação com a programada liberação no meio ambiente de organismos geneticamente modificados provocou uma ampla gama de recomendações para a determinação dos riscos associados com essas liberações. À medida que os cultivares transgênicos foram se aproximando da realidade comercial, a questão da determinação dos riscos deslocou-se da preocupação com os próprios organismos transgênicos para a preocupação com os efeitos de longo prazo de sua possível hibridização com seus parentes selvagens. Uma hibridização introgressiva de genes modificados, como aqueles que conferem resistência a herbicidas, com parentes selvagens de cultivares poderia, por exemplo, gerar ervas daninhas problemáticas.¹

Em relação a qualquer cultivar transgênico, a informação básica necessária para tratar desta preocupação é a probabilidade da produção híbrida com espécies aparentadas. Cultivares de colza com sementes oleosas e de outras espécies cultivadas de *Brassica* foram causas de particular preocupação, devido à pressão econômica pela introdução da colza transgênica (*Brassica napus*) em estreita proximidade com seus parentes selvagens, alguns dos quais já constituem ervas daninhas em terras de cultivo.² Dados empíricos que poderiam formar uma base científica para a determinação dos riscos desta introdução foram recentemente fornecidos por estudos com *Brassica napus* e uma espécie selvagem com parentesco próximo, *B. campestris*.³ Estes estudos sobre *Brassica* servirão de modelo, no qual poderão basear-se estudos de determinação dos riscos de cultivares polinizados por insetos.

¹J. M. Tiedje et al., *Ecology* 70:298-315 (1989); N. C. Ellstrand and C. A. Hoffman, *BioScience* 40:438-442 (1990); L. R. Meagher, Capítulo 8 de: *A New Technological Era for American Agriculture*, U.S. Congress Office of Technology Assessment, OTA-F-474 (U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 1992)

²M. J. Crawford et al., *Nature* 363:620-623 (1993); C. R. Linder and J. Schmitt, *Molecular Ecology* 3:23-30 (1994).

³T. R. Mikkelsen et al., *Nature* 380:31 (1996).

paleobiológicos sobre as mudanças climáticas, o nível do mar e a distribuição das espécies no passado permitem discernir o tipo de organismos com maior probabilidade de sofrerem os efeitos adversos do aquecimento global — a saber, aqueles com baixo poder de dispersão, reduzido alcance geográfico e baixa tolerância ecológica. Evidências provenientes de populações que evoluíram em temperaturas diferentes também podem nos ajudar a prever a diversidade de respostas a uma mudança climática e a velocidade com a qual diferentes populações conseguem se adaptar a ela (61).

Como consequência das atividades humanas, espécies e populações geneticamente singulares estão entrando em extinção num ritmo alarmante. As nossas atividades ameaçam não somente espécies conspícuas, como os grandes mamíferos e as tartarugas marinhas, mas também um sem-número de plantas, artrópodes e outros organismos menos conhecidos, que são, em conjunto, uma fonte potencial de produtos naturais, agentes de controle de pragas e outras aplicações úteis (incluindo a reciclagem de elementos químicos que permite o funcionamento de todo o ecossistema). A Biologia Evolutiva tem um papel da maior relevância na maneira de lidar com esta “crise da biodiversidade”. Uma das considerações importantes é a de quais

espécies, comunidades ecológicas ou regiões geográficas merecem os esforços de conservação mais urgentes, já que existem limites econômicos, políticos e de informação para o número de espécies que podemos salvar.

Entre os papéis da Biologia Evolutiva na conservação estão:

- O uso das informações filogenéticas para determinar quais regiões contêm a maior variedade de espécies biologicamente diferentes únicas;
- O uso dos dados e métodos da Biogeografia Evolutiva (o estudo da distribuição dos organismos) para identificar locais preferenciais — regiões com grande número de espécies geograficamente localizadas (por exemplo, Madagascar, Nova Guiné e a região de Apalachicola da Flórida e do Alabama);
- O uso de métodos genéticos e outros para distinguir espécies e populações geneticamente singulares;
- O uso da teoria da Genética de Populações para determinar o tamanho mínimo de uma população, necessário para prevenir a depressão por endogamia e para projetar corredores entre áreas de conservação

Metais Pesados e Plantas: Uma Novidade Evolutiva Torna-se uma Oportunidade Despoluição Ambiental

Thomas R. Meagher
Rutgers University

O fenômeno da tolerância das plantas a metais pesados tem atraído uma atenção considerável por parte dos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução. A tolerância a metais foi relatada pela primeira vez pelo cientista checo S. Prat em 1934 e, desde então, vem sendo muito estudada por vários cientistas, na Europa e nos Estados Unidos. Particularmente A. D. Bradshaw e seus estudantes vêm realizando amplos experimentos sobre as propriedades evolutivas de plantas que crescem em locais contaminados, como os dejetos de minas. Os achados deles incluem os seguintes:¹ plantas que crescem em locais contaminados são geneticamente adaptadas a tolerarem metais pesados; plantas com tolerância a metais não competem bem em locais não contaminados; a seleção é tão forte que a adaptação genética a locais contaminados ocorre, mesmo que haja potencial para fluxo gênico proveniente de populações próximas não-tolerantes; mesmo níveis relativamente baixos de contaminação, como a poluição por chumbo de exaustão veicular à beira das ruas em áreas urbanas, impõem uma seleção para tolerância a metais. Esta adaptação das plantas à contaminação por metais pesados tem despertado particular interesse por ser um caráter que parece ter evoluído, em parte, como resposta a uma perturbação humana.

Estudos evolutivos da tolerância a metais pesados contribuíram para a elaboração de estratégias para o tratamento de solos contaminados em vários níveis. Primeiro, esses estudos forneceram provas dos efeitos tóxicos da contaminação por metais pesados sobre genótipos não-adaptados. Antes desses estudos evolutivos, a presença de plantas em alguns locais contaminados levou a alguns perigosos erros de percepção; em época tão recente quanto 1972, a Academia Nacional de Ciências dos EUA concluiu que o chumbo não tinha efeito tóxico em plantas, uma vez que havia plantas que conseguiam crescer sobre solos contaminados! Em segundo lugar, os estudos evolutivos contribuíram para a recuperação e replantação de locais contaminados.² A variedade comercial tolerante a metais da grama *Agrostis tenuis*, conhecida como "Merlin", foi produzida diretamente a partir de populações naturais com tolerância a metais. Finalmente, estudos evolutivos mostraram que o mecanismo para a tolerância a metais é a absorção, não a exclusão, de modo que esses genótipos tolerantes a metais também são acumuladores de metais. Esta última descoberta levou, junto com pesquisas fisiológicas sobre plantas com tolerância a metais, ao uso crescente de plantas como parte de uma tecnologia de despoluição para o tratamento de locais contaminados. Segundo a Agência de Proteção Ambiental dos EUA (U.S. Environmental Protection Agency), somente nos Estados Unidos, os custos projetados para a despoluição de locais contaminados por metais serão de 35 bilhões de dólares norte-americanos nos próximos 5 anos. Plantas acumuladoras de metais, que desempenharão um papel importante neste processo de despoluição, estão sendo desenvolvidas por companhias do setor privado, como a Exxon, a DuPont e a Phytotech, em cooperação com o Departamento de Energia dos EUA e outros órgãos do governo.

¹J. Antonovics et al., *Adv. Ecol. Res.* 7:1-85 (1971); J. Antonovics, em: *International Conference on Heavy Metals in the Environment*, pp.169-186 (Toronto, Ontario, 1975); A. D. Bradshaw, *Phil Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 333:289-305 (1991).

²A.D. Bradshaw and T. McNeilly, *Evolution and Pollution* (Edward Arnold, London, 1981); D.E. Salt et al., *Bio/Technology* 13:468-474 (1995); T. Adler, *Science News* 150:42-43 (1996).

que permitam o fluxo gênico, dois processos responsáveis pela manutenção da capacidade das populações de se adaptarem a doenças e a outras ameaças;

- O uso da teoria das histórias de vida e de outras características para prever quais são as espécies mais vulneráveis à extinção;
- O uso de marcadores genéticos para controlar o tráfico de espécies ameaçadas. (Esses métodos têm sido usados para detectar a pesca ilegal de baleias e são utilizados rotineiramente para distinguir entre papagaios contrabandeados ilegalmente e os legalmente criados em cativeiro. De fato, esses pássaros têm um valor de mercado tão alto que as companhias de seguros estão exigindo caracterização por meio de DNA ("fingerprints") dos papagaios mantidos como animais de estimação).

E. Aplicações fora da Biologia

Existem benefícios recíprocos entre a Biologia Evolutiva e a ciência e tecnologia não-biológicas. A relação mais antiga desse tipo talvez seja com a Teoria Econômica. A idéia de Darwin da seleção natural foi inspirada pelas obras do economista Thomas Malthus, que salientou os efeitos da competição por recursos escassos. No século vinte, a elaboração de vários tópicos evolutivos, como a evolução das histórias de vida e o comportamento devastador, serviu-se da Teoria Econômica. Entretanto, houve também um fluxo de idéias em sentido oposto. A influência da Genética de Populações na Economia começou com a obra de Sewall Wright sobre análise de coeficiente de pista ou passagem, uma técnica estatística desenvolvida para analisar sistemas causais complexos, como os efeitos da hereditariedade e do ambiente sobre os

fenótipos. Atualmente, este método é muito utilizado para análise causal na Economia e na Sociologia. Mais recentemente, alguns economistas adotaram um dos princípios centrais da Teoria da Evolução, à qual também foi Wright quem deu forma matemática — a saber, os efeitos da contingência histórica na mudança subsequente. Economistas como Douglass North aplicaram este princípio, indicando um afastamento da teoria econômica baseada na clássica noção de que os indivíduos sabem o que é necessário para maximizar os benefícios e minimizar os custos (44).

A necessidade de se ter instrumentos para resolver problemas teóricos e práticos da Evolução incentivou progressos, tanto na Estatística, como na Matemática. R.A. Fisher, que elaborou a análise de variância, era geneticista de populações e estatístico. Ao analisar efeitos aleatórios na Evolução, Wright usou equações de difusão que inspiraram outros trabalhos sobre processos aleatórios, realizados por matemáticos como William Feller, que foi levado a desenvolver uma ampla área da Teoria da Probabilidade. Mais recentemente, a análise de árvores filogenéticas inspirou pesquisas matemáticas. Esses métodos, adequadamente modificados, terão ampla aplicação fora da Biologia Evolutiva.

A computação evolutiva e a inteligência artificial estão entre os temas mais ativos e potencialmente úteis da informática atual e estão baseadas diretamente na Teoria da Evolução. O cientista da computação John Holland (25) foi profundamente influenciado por seus colegas da Biologia Evolutiva e, junto com seus estudantes, foi o pioneiro da computação evolutiva e dos algoritmos genéticos para a solução de problemas numéricos. Esses algoritmos, que empregam critérios de maximização concebidos para mimetizar a seleção natural em sistemas biológicos, atualmente estão mostrando um grande potencial de aplicação em computadores e sistemas. A computação evolutiva é um campo tão ativo que duas revistas novas — *Evolutionary Computation* (*Computação Evolutiva*) e *Adaptive Behavior* (*Comportamento Adaptativo*) — incluem um grande número de artigos sobre como os conceitos biológicos podem ser aplicados à ciência da computação e à engenharia.

F. Compreensão da Humanidade

Dados e métodos evolutivos vêm sendo usados para tratar de muitas questões referentes à espécie humana — a nossa história, a nossa variabilidade, o nosso comportamento e cultura e, na realidade, o que significa ser humano. Alguns estudos sobre a variação e evolução humanas são inambíguos e incontroversos. Outros escritos sobre a Evolução humana e suas implicações sociais têm sido extremamente controversos — e causaram a mesma discordância entre biólogos dedicados ao estudo da evolução e em outras esferas. Esses tópicos controversos geralmente contêm dados insuficientes para apoiar as alegações feitas, ou são ocasiões em que foram usados, injustificadamente, dados científicos, para dar sustentação a discussões sociais ou éticas. Além disso, alguns escritores e jornalistas populares interpretam erroneamente os achados da evolução e da genética humanas — o que evidencia a necessidade de uma educação mais ampla a respeito destas matérias.

- **História humana.** Entre os principais tópicos de estudo da história humana, já mencionados antes neste documento, estão as nossas indiscutíveis relações com os macacos africanos, a história da evolução dos homínídeos, como revelada pelo registro fóssil, e a história das populações humanas modernas, na qual a Genética Evolutiva desempenhou o papel principal (Ver Box 2). Extensos estudos de genética de populações, em conjunto com métodos filogenéticos, também determinaram as relações genealógicas entre populações humanas. Estas relações genéticas têm uma boa correspondência com as relações entre os grupos lingüísticos, esclarecidas pelos lingüistas usando métodos modificados da Biologia Evolutiva (9). A combinação destas disciplinas forneceu uma base mais sólida às inferências sobre as principais migrações populacionais e a difusão de sistemas culturais importantes, como a agricultura e a domesticação de animais.
- **Variação dentro e entre populações.** As diferenças genéticas entre as populações humanas são pequenas, quando comparadas com a grande variação dentro delas.

Além disso, os padrões geográficos frequentemente diferem entre um gene e outro, de onde se deduz que a diferença entre populações quanto a uma característica não parece ser útil para se preverem diferenças quanto a outras características. Estes dados e princípios deram respaldo aos veementes argumentos levantados por muitos biólogos estudiosos da Evolução contra o racismo e outros tipos de conceitos estereotipados (13, 35).

- **A natureza humana.** Um dos assuntos mais controversos de todos é o que seria “natural” para a espécie humana. Este tópico desperta um enorme interesse em pessoas de todas as categorias sociais, quaisquer que sejam suas crenças a respeito da Evolução. Em contraste com outras espécies, para nós evidentemente é “natural”, por exemplo, aprender a falar e usar isto. A questão resume-se em saber quais padrões de comportamento humano são produtos da história evolutiva, quais são produtos do ambiente cultural e quais são o resultado de uma interação entre os dois. Behavioristas evolutivos documentaram, em outras espécies animais, diferenças resultantes de evolução em muitos traços comportamentais, tendo utilizado com sucesso princípios como o da seleção parental para explicar a natureza adaptativa desses comportamentos. Muitos biólogos estudiosos da Evolução, antropólogos e psicólogos mostram-se otimistas com relação à possibilidade de aplicação de tais princípios ao comportamento humano e têm apresentado explicações evolutivas para alguns comportamentos intrigantes que têm ampla distribuição entre as populações humanas, como os tabus do incesto e os papéis dos sexos. Outros biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução, antropólogos e psicólogos mostram-se céticos em relação a essas interpretações e salientam os efeitos do aprendizado e da cultura. O desafio será elaborar testes definitivos para essas hipóteses.
- **Modelos de mudança cultural.** São frequentes as analogias entre mudanças culturais e evolução biológica e, em certas ocasiões, elas influenciaram a construção de modelos de antropologia cultural. Algumas das analogias do passado foram ingênuas e erradas, como a suposição de

que a complexidade necessariamente aumenta, tanto na evolução biológica como na cultural. Mesmo as melhores entre essas analogias apresentam sérias limitações, pois alguns mecanismos de “evolução” cultural diferem muito daqueles da evolução biológica. Contudo, a forma e o conteúdo dos modelos evolutivos foram usados, com as devidas modificações, para desenvolver modelos de mudança cultural (8). Alguns desses modelos levam em conta a interação entre as mudanças culturais e genéticas, já que há provas de que uma pode influenciar a outra. Os modelos mais promissores são bastante recentes e ainda não foram adequadamente testados com dados.

- **Evolução na cultura popular e na intelectual.** Ninguém, do mais dedicado biólogo ao mais apaixonado criacionista, negaria que a idéia da Evolução teve uma enorme influência no pensamento moderno. Incontáveis livros foram escritos sobre o impacto do Darwinismo na filosofia, na antropologia, na psicologia, na literatura e na história política. A Evolução foi usada (abusada, diríamos) para justificar tanto o comunismo como o capitalismo, tanto o racismo como o igualitarismo. Tal é o poder do conceito de evolução sobre a imaginação.

O fascínio exercido pela Evolução, entretanto, não se limita às etéreas esferas do discurso intelectual. Um benefício econômico que não foi medido, mas que provavelmente é grande, decorre indiretamente do papel da Biologia Evolutiva na educação de crianças e adultos num contexto de conceitos científicos e também no fornecimento de entretenimento popular. Livros e programas de televisão sobre biodiversidade, história natural, as origens do ser humano e a vida pré-histórica (incluindo os dinossauros) são extremamente populares e oferecem uma entrada de fácil acesso para o pensamento científico abstrato. Muitas crianças começam a se interessar por assuntos de ciência, engenharia e meio ambiente através da exposição à história natural e, mais adiante, pela introdução aos princípios evolutivos que explicam a unidade, a diversidade e as adaptações da vida. Mesmo em pessoas que não seguem carreiras em ciência e engenharia, o inte-

resse pela história natural e pela Evolução acentua o pensamento crítico (a base do ideal de Jefferson de cidadãos educados). Este interesse também constitui uma considerável força econômica, por meio da compra de livros e revistas, brinquedos para crianças e visitas a museus e até mesmo do cinema. (O popular filme *Parque dos Dinossauros* não poderia ter sido feito sem os novos conhecimentos sobre os dinossauros desenvolvidos por biólogos dedicados ao estudo da Evolução nos 20 anos precedentes). As multidões de visitantes de

exposições de dinossauros em museus, a popularidade da ficção científica que utiliza temas evolutivos, a cobertura dada pelos meios de comunicação a todas as importantes descobertas de fósseis de homínidos e a cada nova idéia importante sobre a evolução humana, a ampla preocupação do público com as teorias genéticas do comportamento humano e com a possibilidade da clonagem — tudo isso comprova o fascínio, o receio e a esperança das pessoas em relação à história evolutiva e ao futuro da humanidade e do mundo.

VI. DE QUE MODO A BIOLOGIA EVOLUTIVA CONTRIBUI PARA A CIÊNCIA BÁSICA?

A. Realizações no Estudo da Evolução

Uma lista completa das realizações da Biologia Evolutiva — algumas espetaculares e outras modestas — seria muito longa. Aqui estão as descrições condensadas de alguns dos avanços mais importantes.

- Muitas séries de evidências demonstram de modo inequívoco que a Evolução ocorreu. Acredita-se atualmente que todos os organismos conhecidos sejam descendentes de um ancestral comum que existiu mais de 3,5 bilhões de anos atrás. As provas do parentesco entre todas as formas de vida incluem aspectos comuns tais como a estrutura celular, a composição de aminoácidos das proteínas, o código genético quase universal e a quase-identidade das seqüências de nucleotídeos de muitos genes que têm funções similares em organismos muito diferentes. Por exemplo, os genes que comandam os primeiros passos no desenvolvimento embrionário, especificando os eixos e as principais regiões do corpo do futuro embrião, têm seqüência, organização e funções básicas similares nos insetos e nos vertebrados; efetivamente, alguns genes de rato, se implantados no genoma de uma mosca, podem “instruir” os genes da mosca a desempenharem suas funções normais no desenvolvimento. Provas de um ancestral comum também são fornecidas por seqüências não-funcionais de DNA chamadas *pseudogenes*: genes “inativos” que perde-

ram a sua função, mas são compartilhados por um grande número de espécies. Características morfológicas, como as asas rudimentares de muitos insetos não voadores descendentes de ancestrais voadores, também comprovam a Evolução. Inferências de um ancestral comum baseadas em comparações entre espécies vivas encontraram amplo respaldo em evidências fósseis diretas de transições evolutivas. Toda a evolução dos anfíbios terrestres a partir dos peixes, dos répteis a partir dos anfíbios, das aves a partir dos dinossauros, dos mamíferos a partir dos répteis e das baleias a partir de mamíferos terrestres pode ser seguida pelo registro fóssil.

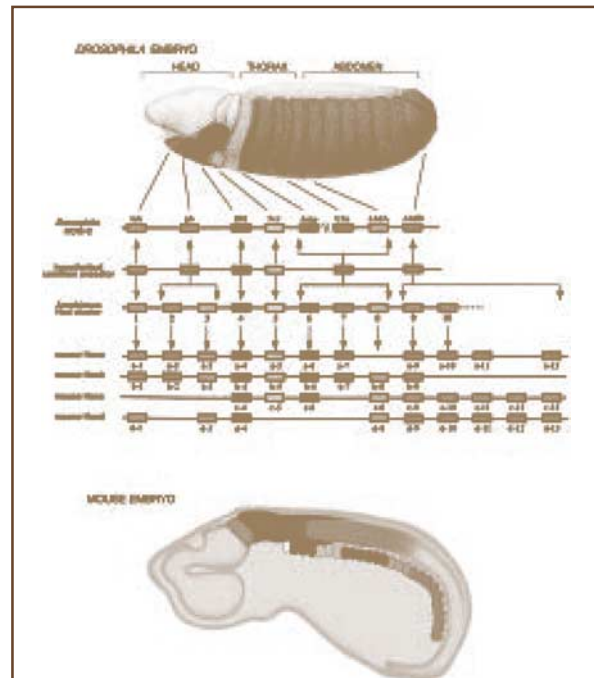
- Foram desenvolvidos com sucesso métodos de inferência filogenética ou genealógica, tendo sido estabelecidas muitas relações entre organismos (embora ainda reste muito por fazer). Os métodos de inferência filogenética fornecem evidências sobre as relações entre organismos, o que, por sua vez, fornece os fundamentos para incontáveis outros estudos. A história das mudanças evolutivas de características específicas, por exemplo, pode ser inferida a partir de sua distribuição na árvore filogenética. Podemos afirmar com segurança que, nos insetos, o comportamento social evoluiu de forma independente pelo menos 15 vezes, uma vez que o parentesco mais próximo de cada um dos 15 grupos de espécies sociais é com um

grupo não-social diferente. Além disso, comparações entre espécies de insetos sociais com parentesco próximo mostraram que a evolução de uma sociabilidade cada vez mais intrincada ocorreu por etapas.

Estudos filogenéticos revelaram ou confirmaram alguns acontecimentos notáveis da história da vida. Talvez a mais espantosa dessas descobertas seja a de que partes importantes das células dos eucariontes, como as mitocôndrias e os cloroplastos, descendem de bactérias que viviam em liberdade e tornaram-se simbiontes intracelulares. Os métodos de inferência filogenética também produzem “árvores gênicas”, diagramas das relações entre variantes gênicas dentro de uma espécie e entre espécies diferentes. Quando analisadas à luz dos modelos da Genética de Populações, as árvores gênicas podem revelar muito sobre a história das populações, como a sua idade, seu tamanho anterior e a história de sua subdivisão (ver Box 2 sobre Evolução humana).

- O ritmo e o modo da Evolução estão documentados. Dados filogenéticos e paleontológicos mostram que características diferentes evoluem a taxas diferentes dentro de uma linhagem (um padrão chamando *evolução em mosaico*), de modo que cada organismo é uma colcha de retalhos de características que se modificaram substancialmente no passado recente e de outras que sofreram poucas mudanças ao longo de muitos milhões de anos. Isto é verdade tanto para as seqüências de DNA como para as características fenotípicas. Em geral, características anatômicas individuais e conjuntos de características parecem evoluir bastante rapidamente em certas épocas da história de uma linhagem e, em outras épocas, parecem não ter evolução nenhuma. No registro fóssil, este padrão é registrado como “*estase*” interrompida ocasionalmente por breves períodos de mudanças rápidas — padrão que foi denominado “*equilíbrio pontuado*”. Há várias explicações recentes e concorrentes para este padrão. Outro padrão comum é a *irradiação evolutiva*, na qual muitas linhagens distintas divergem de um ancestral comum num período curto de tempo. Essas explosões de diversificação muitas vezes estão associadas com a evolução de uma nova

adaptação que dá acesso a novos recursos ou a um novo modo de vida (p. ex., o vôo) ou com a extinção de taxons que anteriormente dominavam o ecossistema.



Organização e expressão dos genes *Hox*. No alto: os domínios A-P da expressão dos genes *Hox* de *Drosophila* correspondem à ordem dos genes dentro do complexo *Hox*. No meio: a relação evolutiva entre os aglomerados de *Hox* de *Drosophila*, anfíbios e ratos e o complemento deduzido de genes *Hox* do ancestral comum presumido de artrópodes e cordados. Embaixo: no rato em desenvolvimento, os domínios A-P dos genes *Hox* de rato também correspondem à ordem dos genes nos complexos *Hox*. Adaptado das refs. 50, 52 e 75.

Genes com Homeobox

Sean B. Carroll
University of Wisconsin

Durante muito tempo, a evolução dos animais foi abordada através da Sistemática e da Paleontologia. Entretanto, até recentemente, a base genética da diversidade morfológica de qualquer grupo animal estava fora do alcance da Biologia. Como evoluem os planos do corpo e as partes do corpo? Uma das descobertas mais importantes da década passada foi a de que a maioria dos animais, ou todos eles, têm uma família especial de genes em comum, os genes *Hox*, que são importantes para a determinação do padrão corporal. A diversidade das características relacionadas com os *Hox* nos artrópodes (morfologia dos segmentos, número e padrão dos apêndices) e nos vertebrados (morfologia vertebral, padrão dos membros e do sistema nervoso central) sugere que os genes *Hox* tenham tido um papel importante na evolução morfológica. Estudos recentes de vários tipos diferentes de animais sugerem que grande parte da diversidade animal tenha evoluído em torno de um conjunto comum de genes *Hox* que se desdobram de maneiras diferentes e regulam genes diferentes em grupos específicos.¹

¹ S.B. Carroll, *Nature*, 376: 479-485 (1995); R.A. Raff, *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form* (University of Chicago Press, Chicago, 1996).

- Os padrões de diversificação e de extinção foram descritos com base no registro fóssil. Organismos marinhos primitivos, por exemplo, aumentaram rapidamente em diversidade, depois permaneceram num nível relativamente estável durante grande parte da era Paleozóica (545–248 milhões de anos atrás). Em seguida, a sua diversidade diminuiu abruptamente para talvez 4% de sua diversidade anterior, durante a maior extinção em massa jamais sofrida por seres vivos. A seguir, a diversidade retomou rapidamente o rumo oposto, tendo aumentado em grau maior ou menor desde então (FIGURA 2). A separação dos continentes, que criou plataformas separadas para a diversificação, contribuiu para o aumento global da diversidade, da mesma forma como a ascensão de grupos “modernos”, capazes de utilizar uma gama mais ampla de recursos ou de habitats (p. ex., plantas fluorescentes). Ao longo de todo o registro fóssil, houve alternância — extinção e surgimento de novas espécies. As causas da extinção não são muito bem compreendidas, mas o conhecimento das características biológicas dos grupos que

foram propensos à extinção no passado pode nos ajudar a prever a vulnerabilidade à extinção em espécies atuais. O padrão de extinções entre os invertebrados marinhos costeiros ao longo do tempo geológico, por exemplo, sugere que os habitantes de recifes tropicais são os mais vulneráveis.

- Foi elaborada e validada uma teoria quantitativa dos processos evolutivos fundamentais. A teoria matemática da Genética de Populações — referente às mudanças genéticas dentro e entre populações — descreve a interação e a importância relativa, em condições diversas, da taxa de mutação, da recombinação, da deriva genética, do fluxo gênico *versus* isolamento e de várias formas de seleção natural. Esses processos foram bem documentados e quantificados, tanto em populações experimentais como naturais de numerosas espécies. Assim, por exemplo, pode-se afirmar com segurança que a seleção natural exerce uma força tão maior do que a mutação sobre muitos caracteres fenotípicos que a direção e a taxa da evolução geralmente

Transições no Registro Fóssil: Baleias a partir de Ungulados

J. John Sepkoski, Jr.
University of Chicago

Baleias e golfinhos (cetáceos) são decididamente mamíferos: eles têm sangue quente, amamentam seus filhotes, têm três ossos no ouvido médio. Eles até têm vestígios parciais internos de membros posteriores. O modo exato de parentesco dos cetáceos com os outros mamíferos, entretanto, somente foi esclarecido por completo a partir dos anos '60, pela combinação de uma boa análise filogenética com descobertas paleontológicas espetaculares.

Sabe-se agora, por meio de uma série contínua de transições encontrada no registro fóssil, que os cetáceos evoluíram durante o início do Eoceno a partir de um grupo primitivo de ungulados carnívoros (mamíferos com cascos) chamados mesoniquídeos. Esse grupo tinha uma cabeça incomumente grande para o tamanho do seu corpo e dentes adaptados para esmagar tartarugas. Portanto, alguns mesoniquídeos deviam viver perto de águas habitadas por tartarugas.

O fóssil mais antigo incluído no gênero Cetacea é o *Pakicetus*, um crânio da camada ribeirinha do Baixo Eoceno do Paquistão. A estrutura do crânio é de cetáceo, mas os dentes são mais parecidos com os dos mesoniquídeos do que com os das baleias modernas com dentes. Um fóssil mais completo, igualmente do Paquistão, mas de depósitos marítimos rasos, é o *Ambulocetus* do início do Eoceno Médio. Os membros anteriores frontais e os fortes membros traseiros deste animal tinham patas grandes (e ainda com cascos) que podiam servir como nadadeiras e podiam ser viradas para trás como as dos leões marinhos. O *Ambulocetus* teria sido capaz de se locomover entre o mar e a terra. O mais importante, porém, é que as vértebras da parte baixa do dorso do *Ambulocetus* tinham uma articulação altamente flexível, que tornava o dorso capaz de executar um forte movimento para cima e para baixo, método usado pelos cetáceos modernos para nadar e mergulhar.

Em depósitos marítimos do Paquistão um pouco mais recentes, foram encontrados mais dois cetáceos fósseis, *Indocetus* e *Rodhocetus*. Esses animais tinham membros posteriores que provavelmente eram funcionais, mas o *Rodhocetus* tinha perdido a fusão das vértebras no local onde, nos mamíferos terrestres, a pelve se articula com a coluna vertebral. A perda desta fusão permitia uma flexibilidade ainda maior no movimento dorso-ventral da natação e sugere que este animal não se aventurava muito freqüentemente a ir para a terra, se é que o fazia.

O *Basilosaurus*, de rochas do Eoceno Superior do Egito e dos Estados Unidos, é uma baleia mais moderna, com nadadeiras anteriores para pilotar e uma espinha dorsal completamente flexível. Assim mesmo, ao longo desta espinha dorsal, há vestígios da origem terrestre do *Basilosaurus*: membros posteriores completos, embora já pequenos, sem articulação com a espinha dorsal e provavelmente não-funcionais. Na evolução posterior dos cetáceos, esses membros posteriores ficaram ainda mais reduzidos, perdendo os artelhos e a rótula, necessários para a locomoção em terra.

são impostas pela seleção, embora a mutação afinal seja necessária para que possa haver evolução. Os modelos da Genética de Populações também mostram a maneira pela qual vários fatores, como certas formas de seleção natural e de estrutura populacional, mantêm a variação genética em vez de erodi-la.

- A teoria dos processos evolutivos foi estendida com sucesso aos dados moleculares. Por exemplo, a teoria neutra da evolução molecular, uma extensão da teoria da deriva genética desenvolvida na década de 1930, prevê que a maior variação deve ocorrer nas partes funcionalmente menos críticas de um gene. Em uma das muitas confirmações desta teoria, foram experimentalmente induzidas mutações em várias partes de um gene da bactéria *Escherichia coli*. Como previsto, provou-se que mutações naquelas regiões que diferem pouco entre diferentes espécies de bactérias prejudicavam a função enzimática, enquanto mutações em regiões que variam muito entre as espécies tinham pouco efeito (15).
- Descobriu-se que as populações são altamente variáveis geneticamente. Tanto as técnicas clássicas como as moleculares revelaram uma ampla variação genética dentro e entre populações. Certamente, à exceção de gêmeos idênticos, nunca houve dois seres humanos que fossem geneticamente idênticos. As tarefas que restam são as de explicar de forma mais completa por que esta variação existe, de determinar por que algumas características são geneticamente mais variáveis do que outras e de descobrir quão prontamente a seleção natural consegue transformar esta variação em novas adaptações a diversos desafios ambientais.
- Esses altos níveis de variação genética têm várias implicações. Acima de tudo, eles podem permitir que as populações evoluam rapidamente quando há mudanças ambientais, em vez de terem de esperar que ocorram justamente as mutações certas. O reservatório da variação genética contribuiu para o sucesso da *seleção artificial* (seleção deliberada feita por humanos) de características desejáveis em plantas de cultivo e em animais domésticos e é res-

ponsável por outros exemplos de evolução rápida, como o desenvolvimento de resistência a inseticidas em muitas espécies de insetos.

- O processo da Evolução pode ser observado e estudado diretamente. A existência da variação genética e o contínuo aparecimento de novas variações genéticas por mutação e recombinação permitem-nos estudar grande número de processos evolutivos — à medida que ocorrem. Estudos de bactérias, por exemplo, mostraram que a evolução adaptativa pode basear-se em novas mutações e não somente na variação pré-existente (22). Muitas vezes, mudanças adaptativas observadas têm efeitos colaterais deletérios que, se forem suficientemente grandes, podem limitar uma adaptação ulterior. Porém, às vezes, ocorrem mudanças genéticas subsequentes que corrigem esses efeitos colaterais. Por exemplo, populações de uma mosca varejeira que ataca ovelhas desenvolveram resistência ao inseticida diazinon. Inicialmente, as populações resistentes apresentaram atraso de desenvolvimento e anormalidades físicas, mas, mais adiante, esses traços diminuíram, devido à seleção de outros genes que melhoraram os efeitos deletérios (32).
- Os mecanismos pelos quais surgem novas espécies foram esclarecidos. Embora ainda haja muitas coisas a serem aprendidas a respeito da especiação, muito já se aprendeu sobre as mudanças genéticas subjacentes a esse processo. Nos animais, parece que a especiação tipicamente envolve a divergência entre populações geograficamente separadas, uma vez que os genes que se tornam predominantes em uma população são incompatíveis com os da outra. Estudos genéticos mostraram que, em certos casos, esta incompatibilidade é causada por um pequeno número de genes, sugerindo que a especiação ocorreu rapidamente, enquanto, em outros casos, a responsabilidade é de interações entre um grande número de genes, implicando um processo de especiação lento e gradativo. Certos modos de especiação têm maior prevalência em plantas do que em animais, como a especiação por *poliploidia* (multiplicação de conjuntos inteiros de cromossomos). Algumas espécies selva-

gens de plantas que evoluíram por poliploidia foram “recriadas” diretamente em experiências de laboratório.

- Foram documentadas muitas formas de seleção natural. Por exemplo, a seleção não age somente por meio de diferenças na sobrevivência e na reprodução das fêmeas, mas também por meio de diferenças no sucesso de acasalamento dos machos, denominado *seleção sexual*. Este processo implica competição entre os machos ou preferência das fêmeas por machos com certas características. Experiências mostraram que a seleção sexual é responsável por muitos comportamentos e traços anatômicos elaborados, até bizarros, dos machos, como os enormes chifres dos veados e as fulgurantes penas e elaboradas exibições dos machos de muitas aves.

Tradicionalmente, a seleção natural era definida como diferenças de sobrevivência ou de reprodução entre *indivíduos* fenotipicamente diferentes *dentro de populações* de uma espécie. Agora sabemos que a seleção também pode estar em diferenças na sobrevivência ou reprodução *entre* os próprios *genes* (seleção gênica), *entre grupos inteiros* de indivíduos (seleção de grupo) e *entre espécies ou taxa mais altas*. A seleção gênica pode ser especialmente potente. “Genes egoístas” são genes que, por meio de diversos mecanismos, propagam um número maior de cópias em uma população do que outros genes. Por exemplo, *elementos transponíveis* são seqüências de DNA que se replicam e se propagam por todo o genoma. Tais genes podem não beneficiar, ou até prejudicar, o organismo ou a espécie como um todo.

- Teorias baseadas na seleção natural explicaram a evolução de muitas características intrigantes. Citamos dois exemplos de uma longa lista: o comportamento cooperativo e a senescência.
- Comportamento cooperativo. O *comportamento altruísta*, como o de animais adultos que não conseguem dar cria e, em vez disso, ajudam outros indivíduos a criar os filhotes, parece difícil de explicar, porque tais genótipos “altruístas” desviam uma energia que, de outra forma, poderiam usar para sua própria re-

produção ou sobrevivência. Como podemos então explicar o comportamento cooperativo de muitos animais? Uma das principais respostas a esta pergunta é a seleção parental. Um indivíduo que ajuda outros pode legar às gerações subseqüentes um número menor de seus próprios genes, mas pode supercompensar isso aumentando a sobrevivência e a reprodução de seus parentes, que são portadores de muitos genes iguais aos seus. Estudos mais aprofundados revelam que, de fato, a maioria dos comportamentos cooperativos é dirigida a parentes e não à espécie em geral.

- Senescência. Se a seleção natural consiste, em parte, de diferenças na sobrevivência, por que os organismos sofrem senescência e têm uma duração limitada de vida, mais curta ou mais longa, dependendo da espécie? A teoria matemática dos ciclos de vida mostra que filhos nascidos em uma fase tardia da vida de um dos pais contribuem menos para os números futuros da população do que filhos nascidos mais cedo. Conseqüentemente, a reprodução em fases tardias da vida contribui com menor número de genes para a população do que a reprodução precoce. Portanto, a vantagem genética de sobreviver para reproduzir diminui com a idade. Por isso, se genes que aumentam a sobrevivência ou a reprodução no início da vida tiverem efeitos colaterais deletérios em fases mais tardias, eles podem ser selecionados por causa de seu efeito sobre a reprodução precoce, causando porém a senescência como efeito colateral. Esta é mais uma hipótese respaldada por estudos de populações experimentais de *Drosophila* (53).
- Os processos de co-evolução foram elucidados. Os ecólogos que se dedicam ao estudo da Evolução estão elaborando e testando hipóteses sobre o modo pelo qual espécies que interagem afetam reciprocamente a sua evolução. Por exemplo, o antagonismo entre presa e predadores e entre hospedeiros e parasitas ou patógenos pode levar a “corridas armamentistas” evolutivas, nas quais cada um muda, em resposta a mudanças do outro. As adapta-

ções resultantes podem ser intrincadas: as plantas, por exemplo, desenvolveram diversas defesas químicas contra herbívoros e patógenos, incluindo compostos como a nicotina, a cafeína e o ácido salicílico (aspirina ou AAS), que os humanos usam para diversos fins. Entretanto, cada uma dessas defesas foi vencida por algumas espécies de insetos, que desenvolveram mecanismos fisiológicos para neutralizá-las.

- Chegou-se a uma melhor compreensão do desenvolvimento que constitui a base da evolução de características complexas. Uma pergunta que vem de longa data refere-se ao modo pelo qual evoluem as características anatômicas complexas, especialmente as novas, como as penas das primeiras aves. Para responder esta pergunta, teremos de entender como podem mudar as vias normais de desenvolvimento das características morfológicas. Os recentes avanços espetaculares da Biologia do Desenvolvimento são igualados pelos estudos das mudanças evolutivas dos mecanismos de desenvolvimento. Nas salamandras, por exemplo, mudanças evolutivas dos genes que afetam a produção de hormônios, ou as respostas de vários tecidos a esses hormônios, influenciaram a taxa e os tempos do desenvolvimento, dando origem a espécies que conservam muitas características juvenis ao longo de toda a sua vida adulta. Tais mudanças podem ter efeitos importantes e de grande alcance; por exemplo, algumas salamandras que atingem apenas um tamanho minúsculo deixam de desenvolver determinados ossos e têm crânios extremamente alterados. Estudos moleculares do desenvolvimento das moscas de frutas do gênero *Drosophila* descobriram genes seletores (reguladores principais), que regulam a ação de outros genes de posição inferior na hierarquia de comando, que determinam a identidade e as características dos segmentos do corpo do inseto. Estudos evolutivos comparativos mostram a existência de homólogos desses genes nos mamíferos e também em outros animais. Todos esses genes seletores regulam genes de nível inferior que diferem entre um grupo de organismos e outro, dando origem, desta forma, a características diferentes. Analogamente, foram encontrados genes que podem regular o desenvolvimento das

flores em todas as plantas florescentes. É notável que esses genes seletores que regulam o desenvolvimento de flores tenham algumas semelhanças na seqüência do DNA com genes seletores de animais. A maioria dos avanços da biologia evolutiva do desenvolvimento é muito recente; este campo está crescendo rapidamente.

- Muitos aspectos da Evolução humana foram elucidados por pesquisas recentes em paleoantropologia, sistemática filogenética e genética molecular de populações. As seqüências de DNA mostram que os humanos têm parentesco próximo com os macacos africanos, especialmente os chimpanzés. A semelhança superior a 98% das seqüências de DNA entre humanos e chimpanzés implica a sua divergência de um ancestral comum há cerca de 6 a 8 milhões de anos. Quase todos os anos, são descobertos na África Oriental hominídeos primitivos com muitos traços parecidos com os dos macacos (como cérebro pequeno, ossos dos dedos e dos dedos dos pés curvos e características dentárias). Os fósseis de hominídeos mais antigos já descobertos têm cerca de 4,4 milhões de anos, aproximando-se da época do ancestral comum sugerida pelos dados de DNA. Algumas populações fósseis de hominídeos apresentam uma transição gradativa de uma para a outra.

Há uma considerável controvérsia em torno da hipótese, baseada em estudos de variação do DNA, de que todas as populações humanas da atualidade seriam descendentes de uma única população africana que se espalhou por todo o continente eurasiático cerca de 100.000 a 200.000 anos atrás, substituindo as populações de *Homo sapiens* que tinham ocupado essa região anteriormente. Segundo esta hipótese, as diferenças genéticas entre as populações humanas modernas das diferentes partes do globo terrestre tiveram pouco tempo (na escala evolutiva) para se desenvolver. Na realidade, embora existam algumas diferenças genéticas regionais de características como os traços faciais e as freqüências dos grupos sanguíneos, de um modo geral, todas as populações humanas são geneticamente muito semelhantes. A maioria das variações genéticas humanas é encontrada dentro das populações e não

entre elas. Portanto, se todos os seres humanos fossem extintos, à exceção de uma única tribo em algum lugar da Terra, pelo menos 85% da variação genética que existe hoje continuaria presente na futura população originária daquela tribo sobrevivente (40).

B. Contribuições para Outras Disciplinas Biológicas

No início do século vinte, a maioria dos biólogos recebia uma formação ampla, de modo que muitos deles traziam para a sua pesquisa um enfoque tanto mecanicista, como evolutivo. Muitos geneticistas, por exemplo, motivados por questões evolutivas, contribuiriam tanto para a Teoria da Evolução como para o nosso entendimento dos mecanismos genéticos. Hermann Muller, por exemplo, deu muitas contribuições importantes para a Genética Evolutiva e também ganhou um Prêmio Nobel pela descoberta de que a radiação causa mutações.

Entretanto, com o crescimento da ciência e o crescimento explosivo da informação, a Biologia passou a se fragmentar cada vez mais em subdisciplinas especializadas e os biólogos passaram a receber uma formação cada vez mais limitada. Conseqüentemente, muitos biólogos que trabalham em áreas como a Biologia Molecular e a Neurobiologia têm pouca base de Biologia Evolutiva e desconhecem as contribuições potenciais dela para as suas disciplinas. Apesar disso, a influência mútua entre a Biologia Evolutiva e as outras disciplinas continuou e, em algumas áreas, aumentou. Poderemos esboçar apenas alguns exemplos das contribuições dos dados e abordagens evolutivos às outras ciências biológicas.

- **Biologia Molecular.** As abordagens evolutivas contribuíram para elucidar a estrutura do RNA ribossômico, o meio químico responsável pela tradução da informação contida no DNA em estrutura de proteína. O RNA ribossômico tem uma estrutura secundária composta de alças de seqüências não-pareadas de nucleotídeos e caudas de pares de bases, combinadas de maneira semelhante à estrutura de dupla hélice do DNA (pareamento de bases de Watson-Crick). Métodos químicos e biofísicos, como a cristalografia de raios X, forneceram algumas informações sobre a

estrutura de RNAs de tamanho reduzido, mas foram ineficazes na resolução da estrutura de RNAs maiores, como o RNA ribossômico. Entretanto, análises filogenéticas de seqüências de RNA ribossômico de diversas espécies identificaram as regiões evolutivamente conservadas da molécula, fornecendo as bases para a especificação daqueles segmentos que mantêm sua estrutura secundária por pareamento Watson-Crick. Desta forma, uma inferência feita a partir da análise evolutiva trouxe dados fundamentais a respeito da estrutura desses componentes onipresentes e vitais do maquinário da síntese de proteínas (43). Em outra aplicação da análise filogenética, biólogos moleculares deduziram a seqüência de proteínas ancestrais, sintetizaram-nas e examinaram suas propriedades (2, 26).

Os genomas dos organismos eucariontes, incluindo os mamíferos, variam muito de tamanho, devido à variação de muitas vezes enorme número de seqüências repetidas de DNA. Além disso, essas seqüências repetidas variam muito quanto à sua seqüência e organização. Durante muitos anos, elas foram atribuídas à “hipótese do DNA egoísta” (12, 14, 46), que afirma que o DNA repetitivo não tem função nenhuma no organismo, mas é propagado porque qualquer seqüência de DNA capaz de se replicar com sucesso e de ser transmitida às gerações subseqüentes tem uma vantagem seletiva em relação a seqüências com capacidade menor de fazê-lo. Esta teoria deu origem a novos estudos sobre o DNA repetitivo e há cada vez mais evidências de que este DNA às vezes pode ter um papel mais funcional do que se pensava antes.

O código genético é redundante. Muitos dos aminoácidos que compõem as proteínas são codificados no DNA por várias tríades de nucleotídeos (codons) que diferem na posição três do nucleotídeo. Poderia-se esperar que os vários codons sinônimos para um aminoácido particular tivessem a mesma freqüência no DNA, mas é muito comum que um deles seja muito mais freqüente do que os outros, padrão chamado “viés do codon” (“codon bias”). Os biólogos moleculares que se dedicam ao estudo da Evolução alegaram que a se-

leção natural poderia ser responsável por esses padrões. Esta seleção teria de ser fraca, uma vez que codons sinônimos não diferem em seus efeitos sobre os produtos protéicos que realizam as funções bioquímicas das quais depende a sobrevivência do organismo. A teoria da Genética de Populações prevê que uma seleção fraca deve ser mais eficaz em populações grandes do que nas pequenas. Conforme previsto por esta teoria, o viés do codon é mais pronunciado em organismos como as bactérias e as leveduras, cujas populações são enormes, do que nos mamíferos, nos quais elas são muito menores. Portanto, é de fato provável que a seleção natural faça uma escolha entre codons sinônimos, o que deixa a pergunta de quais seriam as diferenças de mecanismo entre codons sinônimos que poderiam afetar a sobrevivência ou a reprodução. Uma das principais hipóteses é a de que a tradução do RNA mensageiro para proteína poderia ser mais eficiente, se a interação com os RNAs de transferência envolvidos na síntese de proteínas for realizada por um codon comum e não por vários codons diferentes (5). É desta forma que a pesquisa evolutiva indica o caminho para a pesquisa de mecanismos moleculares fundamentais.

- **Biologia do Desenvolvimento.** As semelhanças entre embriões de espécies cujas formas adultas são radicalmente diferentes estiveram entre as principais fontes de Darwin como provas da Evolução. Grande parte da Embriologia das décadas depois de Darwin preocupou-se com as diferenças entre organismos em desenvolvimento e com o desenvolvimento como fonte de provas para as relações filogenéticas. No início do século vinte, porém, as atenções voltaram-se para os mecanismos do desenvolvimento e a Embriologia tornou-se uma ciência experimental, muito distante dos estudos evolutivos. Assim mesmo, alguns biólogos que estudam o desenvolvimento reconheceram que alguns fenômenos embriológicos somente podiam ser compreendidos à luz da história evolutiva. A notocorda, por exemplo, somente aparece durante um curto período do desenvolvimento dos mamíferos, desaparecendo em seguida. Ela tem um papel essencial, pois induz o desenvolvimento do siste-

ma nervoso; porém, a sua mera existência somente pode ser explicada pelo fato de ser uma característica estrutural funcionalmente importante durante toda a vida dos vertebrados primitivos. O papel da notocorda no desenvolvimento evoluiu nos primórdios da história dos vertebrados e foi por causa deste papel que ela foi mantida nos embriões dos mamíferos, muito depois de sua função estrutural em seus ancestrais ter sido substituída pela evolução da coluna vertebral óssea.

Está ocorrendo atualmente uma retomada da interação entre a Biologia do Desenvolvimento e a Biologia Evolutiva, em parte por causa de uma renovada atenção para o desenvolvimento por parte dos biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução e, em parte, por causa de comparações entre espécies de genes que têm papel crítico no desenvolvimento. A abordagem comparativa forneceu, por exemplo, descobertas vitais sobre a função de genes envolvidos no desenvolvimento ocular e sobre os mecanismos de morfogênese do olho. Na Suíça, Walter Gehring e seu grupo de pesquisa descobriram recentemente que um sistema semelhante de controle genético do desenvolvimento ocular prevalece nos insetos e nos mamíferos e talvez se aplique a todos os animais. De fato, eles descobriram que um gene que controla o desenvolvimento ocular em mamíferos, quando transplantado em moscas de frutas *Drosophila*, pode induzir o desenvolvimento dos olhos de insetos, que são tão diferentes. A característica chave deste sistema genético é um único gene seletor, que inicia a formação ocular e parece regular a atividade dos numerosos outros genes que contribuem para o desenvolvimento ocular (21). Esta característica comum traz uma vantagem prática: insetos e outras espécies animais, que são mais fáceis e menos dispendiosos de estudar do que seres humanos, podem ser utilizados como modelos para aperfeiçoar a nossa compreensão das bases genéticas e do desenvolvimento das malformações oculares congênitas e hereditárias, bem como o seu diagnóstico e possível tratamento, com a certeza de que o conhecimento derivado dessas espécies pode ser aplicado de forma significativa à espécie humana.

- **Fisiologia e Morfologia.** A Biologia Evolutiva influenciou por muito tempo o estudo da fisiologia de animais e plantas e pode trazer muitas outras contribuições que somente agora estão sendo desenvolvidas. Algumas dessas contribuições terão influência sobre o campo da fisiologia humana, incluindo áreas correlatas como a medicina esportiva e a psicologia clínica; outras trarão avanços na nossa compreensão dos mecanismos fisiológicos básicos e de suas aplicações a áreas como a medicina, a agricultura e a ciência veterinária (20).

A Fisiologia Evolutiva inclui o estudo de funções fisiológicas em espécies que ocupam ambientes diferentes. Foram descobertos muitos mecanismos interessantes de lidar com ambientes extremos, aprofundando a nossa compreensão da fisiologia e da bioquímica. Foram descobertas proteínas que impedem a formação de cristais de gelo nas células de peixes antárticos que vivem em águas próximas do ponto de congelamento. Estudos de mamíferos mergulhadores, como as focas, forneceram conhecimentos sobre como esses animais conseguem manter suas funções sem respirar por longos períodos de tempo em pressões elevadas — dados que repercutem na fisiologia dos mergulhadores humanos. Outro exemplo traz conseqüências para o controle do pH sanguíneo durante cirurgias a coração aberto (66). Em geral, essas cirurgias são facilitadas pelo resfriamento do corpo, diminuindo-se com isso a frequência cardíaca. O resfriamento do corpo eleva o pH sanguíneo e os clínicos têm considerado isso como um “problema” a ser resolvido ajustando-se o pH ao nível encontrado na temperatura normal do corpo (37°C). Entretanto, especialistas em fisiologia comparada salientaram que, em animais ectotérmicos, como os répteis, normalmente o pH sanguíneo se eleva à medida que a temperatura corporal cai, sem causar efeitos adversos. Este reconhecimento levou a mudanças na conduta referente à hipotermia cirúrgica.

A teoria e os métodos da Genética Evolutiva podem contribuir para a nossa compreensão da base da variação intraespecífica das funções fisiológicas. Esses métodos têm sido amplamente usados, por

exemplo, para descrever até que ponto as diferenças fisiológicas entre um organismo e outro se devem a diferenças genéticas (“natureza”) versus ajustes individuais a variáveis ambientais (“criação”). Um desses métodos é a seleção artificial de características fisiológicas. Mudanças evolutivas induzidas pelo homem em populações experimentais mostraram que características como a tolerância ao álcool e à temperatura e a capacidade de aprender são influenciadas por genes. Em populações que foram alteradas por seleção artificial, a procura por características que sofreram mudanças correlatas pode revelar candidatos a mecanismos fisiológicos subjacentes à variação. Características que possam afetar a senescência estão sendo procuradas em populações experimentais de *Drosophila* e do nematódeo *Caenorhabditis elegans*, nos quais se conseguiu atrasar a maturidade por meio da seleção artificial (27, 53). Em outros estudos, estão sendo selecionadas populações de ratos com diferentes níveis de atividade, a fim de determinar se essas diferenças interferem ou não na saúde, no tempo de vida ou na reprodução das fêmeas (como pode ocorrer nos humanos). Uma vez que os dados humanos desse tipo são não-experimentais e de difícil interpretação, esses estudos de modelos animais podem dar muitas contribuições.

- **Neurobiologia e Comportamento.** Os traços comportamentais evoluem exatamente como as características morfológicas e, como elas, muitas vezes são extremamente semelhantes em espécies com parentesco próximo. Estudos filogenéticos do comportamento forneceram exemplos de como certos comportamentos complexos, como as exibições de cortejo de certas aves, evoluíram a partir de comportamentos ancestrais mais simples.

Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução vêm trabalhando muito com as contribuições relativas dos genes e da experiência (aprendizado, no sentido amplo) para a variação do comportamento, tendo mostrado que elas diferem, dependendo da característica e da espécie. No âmbito do esforço para compreender como a seleção natural atuou sobre o componente genético da variação, a fim de moldar comporta-

mentos adaptativamente importantes, os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução desenvolveram uma ampla gama de modelos matemáticos que prevêm os comportamentos passíveis de serem desenvolvidos, dependendo do ambiente ecológico e social de cada espécie. Alguns deles relacionam-se com modelos econômicos. Por exemplo, modelos de comportamento predador previram com sucesso as “decisões” de rapina tomadas por aves e outros animais, diante da variação da qualidade e da distribuição espacial do alimento.

O estudo evolutivo do comportamento animal uniu-se à psicologia comparativa em várias áreas de pesquisa, como o estudo do aprendizado. Está claro atualmente que a seleção natural fomentou a capacidade de aprender a desempenhar tarefas diferentes em espécies diferentes e que essas adaptações podem ser estudadas de uma maneira muito semelhante à das adaptações morfológicas. Certas espécies de aves, por exemplo, diferem sensivelmente quanto à capacidade de lembrar os locais em que foi guardado o alimento; esta capacidade é extremamente alta naquelas espécies que tipicamente escondem sementes ou outros alimentos.

Embora os neurobiólogos reconheçam que os mecanismos que estudam são adaptações, eles geralmente não estudam os mecanismos comportamentais em termos expressamente evolutivos. Até agora, a Biologia Evolutiva contribuiu muito pouco para o entendimento dos processos moleculares na neurobiologia e os pontos de contato entre a Neurobiologia e a Biologia Evolutiva têm sido muito poucos. Existem, entretanto, algumas exceções notáveis, especialmente nos estudos comparativos e evolutivos dos mecanismos sensoriais e da neuroanatomia. Por exemplo, o tamanho da região que controla o canto no cérebro de aves canoras difere entre populações e espécies que variam quanto ao número de cantos diferentes que emitem. Em algumas espécies de corujas capazes de localizar a presa na total escuridão, aglomerados de células cerebrais que processam as informações referentes ao som têm uma organização espacial tal que formam literalmente um mapa do ambiente tridimensional do qual são recebidos os sons. Estudos comparativos deste tipo, baseados na compreensão das exigências adaptativas das diferentes espécies, podem portanto levar a uma nova compreensão dos mecanismos comportamentais.

VII. O QUE O FUTURO RESERVA PARA A BIOLOGIA EVOLUTIVA?

A. Ciência Aplicada

Como já discutido acima, a Biologia Evolutiva deu diversas contribuições às necessidades da sociedade. Suas contribuições potenciais, entretanto, ultrapassam de longe as que já foram dadas até agora. Em contraste com algumas outras disciplinas biológicas, como a Bioquímica e a Ecologia, nas quais são enfatizadas, tanto na formação como na pesquisa, as aplicações à saúde ou às ciências ambientais, o desenvolvimento de um campo explícito de “Biologia Evolutiva Aplicada” está apenas começando (19, 33, 41).

A história da Biologia Evolutiva mostra que as interações benéficas entre ciência básica e aplicada podem fluir nos dois sentidos. A Genética Evolutiva aproveitou a pesquisa genética destinada a melhorar safras e animais domésticos. Estudos de mudanças por mutação das capacidades metabólicas de

microrganismos, realizados em parte por causa de suas aplicações industriais, lançaram luz sobre a evolução de vias bioquímicas. Estudos genéticos e filogenéticos de milho e de outras plantas de safra trouxeram conhecimentos sobre as taxas de evolução e as mudanças de vias de desenvolvimento. O estudo da hemoglobina ciclêmica e de outros polimorfismos humanos forneceu algumas das melhores análises dos modos de seleção natural. A evolução da resistência a pesticidas e a drogas em insetos que constituem pragas, em ervas daninhas, ratos e bactérias patogênicas, a evolução de características de ciclo de vida em populações de peixes superexploradas e em pragas de insetos introduzidas, a evolução da virulência em vírus e bactérias e a co-evolução entre insetos e plantas foram os temas de alguns dos melhores estudos de casos de dinâmica evolutiva.

Este retrospecto mostra que, muitas vezes, os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução podem tratar questões básicas trabalhando com sistemas de relevância direta para as necessidades da sociedade. Certamente, os sistemas para tratar determinados problemas intelectuais básicos muitas vezes não terão uma utilidade social imediata, embora freqüentemente seja difícil prever de antemão quais as questões da ciência básica que levarão a avanços úteis. Além disso, diante de alguns dos resultados discutidos acima, reiteramos a importância de se explorar e compreender a diversidade dos organismos como um objetivo intelectual. Em muitos casos, porém, a pesquisa sobre um organismo ou sistema de relevância social pode trazer um avanço para a ciência básica e também contribuir para as necessidades da sociedade. Prevemos que os biólogos dedicados ao estudo da Evolução desempenharão esse papel duplo cada vez mais.

É importante enfatizar que grande parte do progresso esperado na Biologia Evolutiva Aplicada exigirá e será inseparável do progresso da pesquisa básica. Como em outras disciplinas biológicas, estudos de organismos e de sistemas modelo (incluindo não somente espécies padrão de laboratório, como as leveduras, a *Drosophila* e a *Arabidopsis*, mas também uma variedade de espécies selvagens) trarão conhecimentos aplicáveis às necessidades da sociedade. Da mesma forma, os avanços conceituais e teóricos da Biologia Evolutiva Básica contribuirão para o progresso da Biologia Evolutiva Aplicada. Importantes progressos serão feitos nas áreas das ciências da saúde, da agricultura, dos produtos naturais, do meio ambiente e conservação, do desenvolvimento de tecnologias e do intercâmbio educacional e intelectual com outras disciplinas acadêmicas e com o público em geral.

Ciências da Saúde

Os avanços na aplicação das disciplinas evolutivas à saúde humana pertencem a várias categorias.

- **Diversidade genética humana.** As pesquisas sobre a diversidade genética humana complementarão o Projeto Genoma Humano, que acabará seqüenciando todo o genoma humano. Essas pesquisas fornecerão dados, em nível molecular, sobre a imensa diversidade genética que existe

dentro e entre as populações humanas. As técnicas da Genética de Populações e a análise filogenética serão aplicadas às informações que surgem explosivamente sobre a variação humana, para determinar a história das populações (p. ex., seus tamanhos, movimentos e intercâmbios no passado) e continuarão a fornecer ferramentas para a identificação das lesões genéticas associadas com doenças e defeitos hereditários (como no caso da fibrose cística, do câncer de mama e outros). Comparações evolutivas de seqüências de DNA humano com as de outras espécies trarão conhecimentos sobre as funções dos genes. Os geneticistas de populações analisarão as bases genéticas de traços variáveis interessantes, como as reações a agentes alergênicos. Genes que conferem adaptações a fatores ambientais como patógenos e alimentação serão identificados pelo estudo das diferenças genéticas entre e dentro das populações. Os métodos utilizados pelos geneticistas que se dedicam ao estudo da Evolução serão aplicados à diversidade humana, a fim de elucidar casos de herança complexa de doenças (p. ex., aquelas devidas a interações entre genes múltiplos) e de estudar interações genótipo/ambiente — as diferentes expressões de características como a resistência a doenças em diferentes condições ambientais.

- **Identificação genética.** A Genética de Populações desenvolveu e continua aperfeiçoando métodos analíticos de identificação de indivíduos e de relações entre indivíduos a partir de um perfil de marcadores geneticamente variáveis. Esta metodologia também utiliza marcadores genéticos ligados, para determinar a probabilidade de que um indivíduo seja portador de genes de interesse particular (p. ex., aqueles que causam uma doença genética). À medida que os geneticistas que estudam a Evolução aperfeiçoarem esses métodos e os aplicarem aos dados referentes à diversidade genética humana, será possível utilizar os marcadores moleculares com maior segurança e precisão para fins como o aconselhamento de indivíduos quanto à probabilidade de que eles ou seus filhos venham a ser portadores de uma doença genética, a determinação de paternidade e análises médico-legais.

- **Genética evolutiva do desenvolvimento.** Dados comparativos referentes às bases genéticas e mecânicas do desenvolvimento de diversos vertebrados e outros organismos lançarão muita luz sobre os mecanismos do desenvolvimento humano. Tais estudos contribuirão para a nossa compreensão das bases dos defeitos hereditários e de outros defeitos congênitos humanos, podendo acabar sendo úteis no desenvolvimento de terapias gênicas.
- **Mecanismos e evolução da resistência a antibióticos.** Estudos genéticos, filogenéticos e bioquímicos comparativos de bactérias, protistas, fungos, helmintos e outros parasitas ajudarão a identificar os alvos dos antibióticos. A rápida evolução da resistência a antibióticos em patógenos previamente suscetíveis coloca-nos diante da necessidade vital de um estudo evolutivo, com o objetivo de se compreenderem os mecanismos de resistência, sua taxa de evolução, fatores que podem limitar esta evolução e maneiras de preveni-la ou combatê-la.
- **Virulência do parasita e resistência do hospedeiro.** Os estudos evolutivos das interações parasita/hospedeiro, usando tanto sistemas de modelos como parasitas e patógenos humanos, estão apenas começando a determinar as condições que levam os parasitas a se tornarem mais virulentos ou mais benignos. Os geneticistas e ecólogos que se dedicam ao estudo da Evolução precisam elaborar uma teoria geral, preditiva da evolução e da dinâmica populacional dos patógenos e de seus hospedeiros, especialmente para organismos de evolução rápida, como o HIV, e para espécies de hospedeiros de migração rápida, como o ser humano moderno. Também são necessárias análises da variação genética da resistência a patógenos, tanto no homem como em outros hospedeiros.
- **Epidemiologia e ecologia evolutiva de patógenos e parasitas.** Doenças novas e outras que ressurgiram têm aparecido como importantes ameaças à saúde pública e outras provavelmente o farão no futuro. Os biólogos estudiosos da Evolução podem ajudar de várias maneiras os esforços de combate a essas ameaças. O rastreamento e o estudo da filogenia de

organismos relacionados com patógenos conhecidos (p. ex., vírus de outros primatas e vertebrados) podem permitir que os pesquisadores identifiquem patógenos com potencial para entrarem na população humana. Estudos genéticos, ecológicos e filogenéticos de patógenos novos e emergentes (p. ex., o hantavírus e o espiroqueta da doença de Lyme) podem elucidar suas origens, suas taxas e modos de transmissão, bem como as circunstâncias ecológicas que levam a surtos ou à evolução de uma maior virulência. Estudos experimentais de sistemas modelo, incluindo organismos relacionados com patógenos conhecidos, podem identificar os mecanismos de virulência e os fatores genéticos e ambientais que influem na resistência a drogas. (Naturalmente, estudos desse tipo também serão relevantes para plantas de safra e animais domésticos, bem como para populações selvagens de importância econômica, como os peixes).

Agricultura e recursos biológicos

Assinalamos acima as numerosas maneiras pelas quais a Biologia Evolutiva têm estado intimamente ligada à agricultura e ao gerenciamento de recursos biológicos, como as florestas e a pesca. O espectro de contribuições futuras nestas áreas é imenso. Sali-entamos apenas alguns dentre os tópicos mais importantes a serem seguidos.

- **Resistência a pesticidas.** A despeito dos novos métodos alternativos de controle de pragas, o uso criterioso de pesticidas indubitavelmente continuará sendo indispensável. A evolução da resistência a pesticidas em insetos, nematódeos, fungos e ervas daninhas é um problema econômico sério, que requer muita atenção. Isto exigirá estudos sobre a genética e os mecanismos fisiológicos da resistência, estudos de dinâmica das populações e a elaboração de métodos para limitar ou retardar a evolução da resistência.
- **Alternativas no controle de pragas.** Será importante incluir considerações evolutivas na avaliação de muitos métodos alternativos de controle de pragas, como a mistura intra e inter-cultivares ou o desenvolvimento de plantas transgênicas portadoras de fatores de resistência que as protegem contra insetos ou outras pragas. Ex-

perimentos mostraram, por exemplo, que as pragas do tabaco são capazes de se adaptar ao tabaco transgênico portador de uma toxina bacteriana, evidenciando a necessidade de estudos sobre a variação genética das respostas dos insetos às safras transgênicas. Existe um potencial enorme para o uso transgênico dos incontáveis compostos secundários e de outras propriedades das plantas selvagens, que as protegem contra insetos e patógenos. O rastreamento experimental e filogenético desses fatores naturais de resistência deve mostrar-se compensador. O vasto campo da Ecologia Evolutiva que lida com compostos secundários de plantas e com as interações entre plantas e os insetos e fungos que são seus inimigos é relevante para este esforço. Será importante analisar os efeitos fisiológicos dos fatores naturais de resistência sobre os organismos que constituem pragas, os mecanismos pelos quais alguns insetos e fungos superam seus efeitos e a variação genética das respostas das espécies-alvo aos fatores naturais de resistência.

- **Diversidade genética em organismos de importância econômica.** A produção de alimentos, fibras e produtos florestais têm sido expressivamente melhorada, ao longo da história, pela exploração da variação genética e os métodos para isso beneficiaram-se de informações de grande profundidade da Biologia Evolutiva. Juntos, os cientistas estudiosos da Evolução e da agricultura utilizarão o mapeamento de LCQ (locos de características quantitativas) e outros métodos, a fim de localizar os genes para traços importantes das plantas, como a resistência a patógenos e a pressões ambientais, e de elucidar as bases de seus mecanismos. Tais estudos também atenderão os interesses da ciência básica e de seus pesquisadores interessados nas adaptações das plantas aos fatores ambientais. Estudos semelhantes sobre plantas selvagens localizarão genes para traços úteis, que podem ser transferidos para plantas de safra por meio da engenharia genética. Programas de pesquisa desse tipo utilizarão princípios e informações provenientes de estudos sobre filogenia e adaptação das plantas. A tarefa de importância vital de desenvolver e manter bancos de germoplasma (i. é, armazenar a diversidade ge-

nética das plantas de safra e seus parentes para necessidades futuras) continuará a depender de estudos da variação entre e dentro das populações.

- **Pesca.** Vários tipos de estudos evolutivos foram e continuarão sendo importantes no gerenciamento da pesca comercial e esportiva. Marcadores genéticos moleculares ajudarão os pesquisadores a distinguir as populações reprodutoras e as rotas de migração de espécies como o bacalhau e o salmão. O estudo da evolução de características de ciclo de vida, como a taxa de crescimento e a idade de maturação, permitirão aos gestores avaliar os efeitos genéticos e demográficos do período de pesca sobre as populações de peixes. Em relação a certas espécies de peixes mantidas em grandes criadouros, será útil a realização de estudos genéticos e fisiológicos da adaptação a diferentes ambientes e do valor adaptativo apresentado neles. Os projetos de grandes criadouros também incluirão o uso de peixes transgênicos, que ainda se encontram nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Produtos e processos naturais

A indústria farmacêutica e outras indústrias estão procurando ativamente novos produtos e processos, rastreando plantas, animais e microrganismos (33). Em função de suas implicações comerciais, a busca e o desenvolvimento de novos produtos e processos levanta questões sérias na legislação sobre patentes e no direito internacional, além da publicação de dados científicos que ultrapassam a finalidade deste relatório, mas que afetarão os compromissos e as atividades dos pesquisadores científicos. Os estudos evolutivos darão grande contribuição à pesquisa e ao desenvolvimento, resultando na descoberta de muitos produtos e processos novos.

- **Sistemática e filogenia.** A documentação da diversidade dos organismos potencialmente úteis é o fundamento de todo o trabalho subsequente. Isto foi reconhecido, por exemplo, pela Comissão Presidencial de Assessores para Ciência e Tecnologia dos EUA (48) e pelas companhias farmacêuticas que financiaram inventários de biodiversidade na Costa Rica e em outros lugares. O aspecto filogenético da Sistemática é crucial no direcionamento dos pes-

quisadores para espécies aparentadas com aquelas nas quais já foram encontrados compostos ou vias metabólicas potencialmente úteis, uma vez que espécies aparentadas podem ter propriedades semelhantes, talvez até mais eficazes. A sistemática de bactérias, protistas, fungos e outros organismos inconspícuos é muito pouco conhecida e exige ampla investigação.

- **Estudos de adaptação.** Antibióticos, fatores de resistência para uso em plantas de safra transgênicas e outros produtos naturais úteis poderão ser descobertos estudando-se os mecanismos químicos de competição entre fungos e microrganismos, as defesas das plantas contra seus inimigos naturais, bem como as ceras, esteróides, terpenos, hormônios e incontáveis outros compostos utilizados pelos organismos com fins adaptativos diversos.
- **Estudos genéticos e fisiológicos.** Bactérias, leveduras e outros microrganismos têm capacidades metabólicas extremamente diversificadas. Deles originaram-se a penicilina, a enzima polimerase usada no seqüenciamento do DNA e importantes processos industriais de fermentação, biossíntese e biodegradação. A indústria prevê que “podem-se esperar grandes avanços no bioprocessamento a partir da futura exploração da biodiversidade ainda não explorada da terra e do mar” (30). No entanto, a maioria dos microrganismos ainda não foi descrita e caracterizada, as capacidades fisiológicas da maioria deles são desconhecidas e há poucas informações disponíveis a respeito de sua diversidade genética ou de que tipos de novas capacidades metabólicas possam surgir por mutação. Pesquisadores com formação em Genética Evolutiva, Fisiologia e Sistemática darão importantes contribuições a esta área.

Meio ambiente e conservação

Os princípios evolutivos são de aplicação imediata na conservação de espécies e ecossistemas raros e ameaçados; de fato, muitos dos principais biólogos conservacionistas vêm desenvolvendo pesquisas em Biologia Evolutiva Básica. A Biologia Evolutiva também pode esclarecer questões de gerenciamento ambiental com conseqüências diretas sobre a saúde e o bem-estar huma-

nos. Destacamos aqui apenas algumas das necessidades de estudos evolutivos nos campos do gerenciamento e da conservação ambientais.

- **Biorremediação.** O termo *biorremediação* refere-se basicamente à utilização de organismos (especialmente bactérias e plantas) para a despoluição de derramamentos e toxinas, o tratamento de esgotos e a recuperação de solos degradados. A Biologia Evolutiva pode contribuir com o uso da biorremediação identificando espécies ou linhagens genéticas com propriedades desejáveis, sabendo quais são os agentes da seleção natural que dão origem a essas propriedades e identificando as condições que favorecem a persistência dos organismos úteis. Conhecem-se bactérias capazes de degradar bifenilas policloradas (BPCs) e outros contaminantes persistentes, mas não se sabe se esta capacidade é característica de certas espécies ou se ela se desenvolve *in situ*, pela seleção de mutações novas. A comunidade de bactérias envolvida no tratamento de esgotos passa por uma mudança de composição durante o processo, mas os papéis da alternância de espécies *versus* mudança genética no metabolismo das espécies persistentes são desconhecidos. A Genética Evolutiva e a Sistemática, junto com a ecologia e fisiologia microbianas, devem continuar a dar importantes contribuições a esta e outras questões referentes à biorremediação.
- **Introduções não planejadas.** Muitas das nossas pragas mais sérias, incluindo ervas daninhas, insetos, os dinoflagelados das marés vermelhas e o molusco *Dreissena polymorpha* (zebra mussel), causam os danos de maior monta em regiões nas quais não são nativos. O Departamento de Agricultura dos EUA instituiu procedimentos de quarentena, com o intuito de prevenir tais introduções. O advento da engenharia genética despertou preocupações quanto à evasão de microorganismos, plantas, peixes ou outros organismos vigorosos e geneticamente novos e quanto à possibilidade de genes para novas capacidades se propagarem por hibridização entre organismos transgênicos e selvagens, transformando espécies benignas em novas pragas. Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução vêm determinando ativa-

mente esses riscos (60). Estudos sobre o fluxo gênico inter e intra-específico, bem como avaliações dos efeitos dos genes sobre o valor adaptativo devem complementar os estudos ecológicos dos organismos relevantes, se quisermos prever os possíveis efeitos não propositais da liberação de transgênicos. A Sistemática continuará sendo importante em seu tradicional papel de identificar os organismos introduzidos.

- **Previsão dos efeitos das mudanças ambientais.** Dentre os numerosos efeitos das atividades humanas sobre o meio ambiente, o possível efeito mais universal é o aquecimento global. Muitas outras alterações ambientais, como a desertificação, a salinização da água doce e a chuva ácida, têm efeitos mais localizados, embora profundos, tanto sobre as espécies selvagens, como sobre os recursos biológicos. Prever e, se possível, prevenir os efeitos de tais mudanças é uma meta importante para os estudos ecológicos, mas a Biologia Evolutiva também está diante de grandes desafios. Precisamos, particularmente, alcançar um entendimento muito maior das condições nas quais as populações se adaptam a mudanças ambientais *versus* migração ou entrada em extinção e que tipos de espécies seguirão esses rumos. Também precisamos compreender as condições que favorecem “irrupções”, nas quais espécies novas se adaptam a novos ambientes e neles se dispersam rapidamente. A agricultura e a urbanização produziram muitos ambientes novos e tais espécies irrompidas podem não ser benignas. Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução documentaram muitos exemplos de espécies que se adaptaram rapidamente e muitas que não o fizeram, havendo, porém, necessidade de uma teoria mais completa sobre vulnerabilidade *versus* potencial para adaptação rápida (28). Estudos paleobiológicos podem complementar os estudos genéticos e ecológicos, fornecendo as histórias detalhadas das mudanças na composição de comunidades e na distribuição de espécies por ocasião das mudanças ambientais do passado. A Paleobiologia também pode ajudar-nos a elaborar generalizações a respeito dos tipos de espécies e comunidades mais vulneráveis.

- **Preservação da biodiversidade.** A alteração de habitats, a coleta intencional e não-intencional de populações naturais e outras atividades humanas constituem uma grave ameaça à permanência de muitas espécies. Inevitavelmente, terão de ser feitas escolhas difíceis na alocação de recursos e nem todas as espécies e ecossistemas ameaçados serão salvaguardados.

A Biologia Evolutiva e a Ecologia trabalham de mãos dadas na abordagem dessas questões (34). São necessários esforços intensos para se descrever a diversidade, a distribuição e as exigências ecológicas dos organismos, especialmente daqueles de regiões em que os habitats naturais estão sendo perdidos mais rapidamente. A Sistemática Evolutiva, a Biogeografia e a Genética Ecológica fornecem as informações necessárias para a elaboração de diretrizes para a preservação de uma maior diversidade genética.

Crises anteriores da biodiversidade podem ser observadas no registro fóssil e os paleontólogos estudiosos da Evolução podem usar esses registros como experiências naturais sobre as conseqüências da perda de biodiversidade, as características das espécies de maior risco e a natureza e escala de tempo da recuperação biótica. Por exemplo, muitos eventos de extinção no passado geológico foram seguidos imediatamente por irrupções de espécies de ervas daninhas com grande capacidade competitiva. Precisamos aprender muito mais a respeito desse processo, já que não há nenhuma garantia de que as espécies “pós-desastre” que possam surgir em regiões atuais que sofreram extensas perdas de biodiversidade serão benignas (55). Analogamente, as crises de biodiversidade do passado estão associadas a marcados declínios da produtividade primária. Este fato é relevante para o bem-estar futuro da humanidade, considerando que o seu consumo atual é estimado em 25% da produtividade primária global.

Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução também estão estudando problemas tão relevantes quanto o tamanho populacional mínimo necessário para que uma espécie conserve uma variação genética suficiente para evitar a depressão de

endogamia e para se adaptar a doenças, mudanças climáticas e outras perturbações; os fatores que causam a extinção; o papel das populações múltiplas na dinâmica genética e ecológica de longo prazo das espécies; o papel das interações entre espécies na manutenção de populações viáveis; e os efeitos da co-evolução entre espécies que interagem sobre os processos dinâmicos nos ecossistemas. A biologia da preservação será reforçada por novas pesquisas referentes a esses problemas tão mal compreendidos.

Alguns dos esforços de preservação baseiam-se nos bancos de germoplasma (para plantas) e na reprodução em cativeiro (para animais). A teoria da Genética de Populações tem um papel crucial nesses esforços. Por exemplo, em populações pequenas em cativeiro, pode-se evitar a depressão de endogamia aplicando-se os princípios da Genética de Populações (59).

Desenvolvimento tecnológico.

Em todas as ciências, a necessidade de resolver problemas estimula o desenvolvimento de novas técnicas e tecnologias. Como já assinalado anteriormente, a maioria das tecnologias de aplicação ampla desenvolvidas, pelo menos em parte, em função da necessidade de resolver problemas evolutivos foi nas áreas da estatística, da computação e do gerenciamento de dados. Estamos prevenindo que, à medida que a Biologia Evolutiva for lidando com problemas ainda mais complexos e conjuntos de dados mais ricos, as colaborações entre os biólogos estudiosos da Evolução levarão a outras inovações técnicas nessas áreas. Algumas áreas com probabilidades de progresso serão a análise da dinâmica de sistemas complexos, não lineares; rotinas de busca otimizadas — p. ex., para a estrutura de árvores filogenéticas; computação evolutiva — i.é., o desenvolvimento de algoritmos “que evoluem”, para a solução eficiente de problemas; e aplicações na inteligência artificial e na vida artificial baseadas em computadores.

A compreensão da Ciência pelo público.

Importantes desafios para a Biologia Evolutiva residem não somente no domínio da pesquisa, mas também no domínio da compreensão e da apreciação da ciência pelo público, o que é necessário tanto para o apoio à

pesquisa, como para a consciência e a compreensão exigidas de uma cidadania educada, numa era cada vez mais científica e tecnológica. Muitas pesquisas feitas com estudantes e com o público em geral mostraram que os Estados Unidos ocupam uma posição relativamente baixa entre as nações industrializadas quanto ao seu domínio de Ciência e Matemática. Este é um motivo de séria preocupação para todas as disciplinas científicas e, na realidade, para todos os órgãos e organizações responsáveis pelo futuro dos recursos humanos do país, com referência ao desenvolvimento técnico e econômico.

Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução têm aguda consciência da necessidade de uma ampliação do ensino e da compreensão da Ciência. O assunto da Biologia Evolutiva inclui tópicos que influem diretamente na saúde e no bem-estar das pessoas, como as doenças hereditárias, a terapia gênica, as doenças infecciosas e a evolução da resistência a antibióticos nos patógenos, a produção de alimentos, o gerenciamento de pragas agrícolas, a engenharia genética, a biorremediação, a preservação e os efeitos do aquecimento global. Questões relativas à Evolução, como as diferenças genéticas entre populações humanas, a história fóssil da vida e, no fundo, a realidade da própria Evolução, são temas freqüentes de discursos públicos. Entretanto, grande parte do público não compreende a Genética Básica e a Biologia Evolutiva. Por incrível que possa parecer na era das naves espaciais e dos supercomputadores, as pesquisas revelam que mais da metade do público dos EUA nem mesmo acredita na veracidade científica da Evolução, o princípio unificador de toda a Biologia.

Embora alguns biólogos profissionais tenham dedicado grandes esforços à educação do público, os maiores esforços para atingir o público dos Estados Unidos têm sido feitos por organizações como o Centro Nacional para Educação Científica (National Center for Science Education) e o principal papel educativo tem sido desempenhado pelos professores das escolas secundárias. Os biólogos profissionais devem dedicar esforços maiores à educação do público, fazendo uso de oportunidades como comunicados à imprensa, compromissos com a mídia e exposições em museus. Eles devem aproveitar todas as oportunidades para destacar as dimensões evolutivas de fenômenos biológicos que chamam a atenção do público; por exemplo, pra-

gas e organismos causadores de doenças não “sofrem mutação” ou “desenvolvem” resistência a drogas meramente — eles *evoluem* para a resistência. Maiores esforços no ensino da Evolução e de assuntos correlatos também são necessários, tanto no nível universitário, como no secundário.

B. Ciência Básica

A pesquisa sobre Evolução está progredindo em muitas frentes, mas o que ainda não se conhece ultrapassa de muito aquilo que se conhece. Em algumas áreas, temos simplesmente menos informações do que deveríamos ter (por exemplo, os conhecimentos sobre a história da diversidade no registro fóssil são muito incompletos). Em outros casos, fizeram-se tentativas de responder perguntas usando-se apenas um ou alguns sistemas de estudo e não sabemos até que ponto essas respostas podem ser generalizadas. (Por exemplo, os números de genes que contribuem para o isolamento reprodutivo entre espécies foram descritos para algumas espécies de *Drosophila*, mas apenas para poucos outros tipos de organismos). Em muitos casos, obtiveram-se provas a favor ou contra uma ou várias das hipóteses concorrentes, mas a gama completa de hipóteses ainda não foi testada adequadamente. (Das várias hipóteses que poderiam explicar as vantagens da reprodução sexuada, somente algumas foram testadas). Algumas questões que vêm de longa data resistiram à análise até pouco tempo atrás, mas novas técnicas parecem muito promissoras. (A questão de como evoluem as vias do desenvolvimento é um exemplo bem evidente). Especialmente na Biologia Molecular, foram descobertos fenômenos inteiramente novos que demandam explicações e entendimento evolutivo.

Estamos prevendo para os próximos dez ou vinte anos um progresso virtualmente sem precedentes da Biologia Evolutiva Básica, desde que haja apoio adequado para a pesquisa e a formação de jovens pesquisadores. Nesta seção, relacionamos algumas das áreas nas quais o progresso é particularmente desejável e factível, dadas as técnicas atuais e os avanços técnicos que podem ser previstos para o futuro próximo. Embora, sem dúvida, muitos biólogos estudiosos da Evolução fariam acréscimos a esta lista, as questões e desafios de alta prioridade que se seguem representam um consenso entre biólogos dedi-

cados ao estudo da Evolução de diversas especialidades e abordagens. Agrupamos estas questões de pesquisa em várias categorias, que são de igual importância e prioridade.

Teoria e técnica.

Grande parte da pesquisa em Evolução foi conduzida pela teoria (freqüentemente matemática), que levanta hipóteses, fornece previsões ou expectativas exatas, restringe a interpretação dos dados e muitas vezes especifica o tipo de dados necessários para testar uma hipótese. A formação de teóricos da Evolução continua sendo de grande importância. Entre as numerosas áreas que requerem mais trabalho teórico estão:

- o desenvolvimento continuado da teoria coalescente, usada para inferir processos evolutivos a partir de “árvores gênicas”;
- o desenvolvimento da teoria da relação entre as filogenias dos genes e as filogenias das espécies e populações;
- trabalhos teóricos adicionais sobre árvores filogenéticas, por exemplo, métodos para comparar e avaliar as árvores, para inferir a história da evolução dos caracteres a partir da sua distribuição filogenética e para inferir processos evolutivos a partir da estrutura das árvores;
- o desenvolvimento da teoria da Genética de Populações para sua aplicação a tópicos insuficientemente explorados, como a natureza e as conseqüências evolutivas das interações gênicas, das interações genes-ambiente e a evolução de traços poligênicos com arquiteturas genéticas diferentes;
- desenvolvimento de modelos de otimização para a análise da evolução do comportamento, dos ciclos de vida e de outros traços fenotípicos;
- modelos de mudanças evolutivas das vias de desenvolvimento; e
- modelos preditivos da co-evolução de espécies que interagem.

Toda pesquisa depende de avanços nas técnicas. Os métodos moleculares e outros métodos experimentais tiveram grande influ-

ência sobre a pesquisa da Evolução, mas a Biologia Evolutiva depende também, e talvez de forma singular, de métodos analíticos, estatísticos e numéricos (computacionais). No futuro, a pesquisa em Evolução exigirá progressos particularmente de:

- métodos de busca e manipulação de grandes quantidades de dados, como seqüências de DNA;
- aperfeiçoamento dos métodos de probabilidade máxima e outros procedimentos estatísticos para a análise de dados de genética de populações (p. ex., marcadores moleculares de sistemas de acasalamento);
- métodos de alinhamento de diferentes seqüências de DNA;
- aperfeiçoamento dos métodos de análise filogenética (como assinalado acima); e
- aperfeiçoamento dos métodos de mapeamento fino de locos para traços quantitativos.

História Evolutiva.

Descrever e explicar a história da Evolução é um dos principais objetivos da Biologia Evolutiva. Este objetivo é alcançado principalmente usando-se métodos filogenéticos, discutidos abaixo, e estudos paleobiológicos. As metas prioritárias da Paleobiologia incluem:

- uma história mais completa da diversidade da vida ao longo do tempo, especialmente das bactérias e de outras formas de vida durante os primeiros cinco sextos da história da vida (a era Pré-cambriana);
- melhores dados e métodos para testar hipóteses referentes às causas da variação (entre períodos de tempo e entre *taxa*) das taxas de especiação, extinção e diversificação (incluindo a responsabilidade tanto pela extinção em massa, como de fundo, sendo esta última particularmente mal entendida);
- uma melhor compreensão dos mecanismos de adaptação e das limitações a ela impostas durante acontecimentos históricos singulares, como a aparentemente explosiva origem da diversidade animal e a

colonização da terra por plantas e artrópodes;

- uma explicação para as diferenças entre *taxa* quanto à sua suscetibilidade a extinções em massa e sua posterior recuperação;
- uma melhor compreensão das seqüências comuns de eventos evolutivos que sucederam extinções em massa, incluindo expansões maciças de espécies de ervas daninhas e as escalas de tempo características da recuperação dos ecossistemas — dois fatos relacionados com a atual crise de biodiversidade; e
- uma descrição mais completa da história e da taxa de evolução de caracteres e das correlações entre caracteres, em linhagens em evolução (esses dados são necessários para se testar grande número de hipóteses, como a do “equilíbrio pontuado”).

Sistemática.

Os estudos sistemáticos contribuem para o nosso conhecimento sobre a história da Evolução. Também podem ser usados para testar hipóteses referentes a processos evolutivos, pela inferência da seqüência e do tempo de ramificação de linhagens e da seqüência e taxa de mudança de suas características. Recentemente, o aperfeiçoamento dos métodos analíticos e dos dados fez com que a Sistemática se tornasse um campo muito mais vibrante e rigoroso do que já foi, mas ainda resta muito por fazer. Entre os desafios mais importantes estão:

- Documentar a diversidade dos organismos vivos. As estimativas do número de espécies vivas variam muito. No que diz respeito a bactérias, protistas, fungos, nematódeos, ácaros e muitos grupos de insetos, a maioria das espécies provavelmente ainda não foi descrita, embora esses grupos exerçam papéis extremamente importantes nos ecossistemas e incluam muitas formas que têm conseqüências diretas sobre o bem-estar humano. Um inventário completo dos organismos vivos e de suas características biológicas fornecerá para a Ecologia, a Biologia Evolutiva e outras ciências biológicas o mesmo tipo de fundamento que os levantamentos geológicos fornecem às ciências da terra e às indús-

trias extrativistas. Reconhecendo a biodiversidade como “capital vivo”, um grupo de especialistas da Comissão Presidencial de Assessores para Ciência e Tecnologia dos EUA (President’s Committee of Advisors on Science and Technology) recomendou um aumento substancial dos investimentos na descoberta de espécies, na análise filogenética e genética da diversidade e em coleções de museus, herbários e o restante da infraestrutura da Sistemática (48).

- “Aumentar a árvore da vida”. Foram desenvolvidas estimativas de filogenia para uma pequena minoria de *taxa* e mesmo essas poucas estimativas já foram amplamente usadas para testar hipóteses em muitas áreas da Biologia e da Ecologia Evolutivas. Uma das altas prioridades da Sistemática Evolutiva deve ser a elaboração de um número maior (e mais sólido) de árvores filogenéticas, abrangendo toda a gama de organismos vivos e extintos. Tais árvores podem ser unidas sucessivamente para a construção de uma filogenia de toda a vida. Quanto mais completa essa árvore da vida, melhor ela servirá como estrutura organizadora para dados biológicos de todos os tipos e como base para que incontáveis hipóteses sejam testadas. Para a realização de tudo isso, serão indispensáveis bancos de dados de amplo acesso, para o armazenamento de estimativas filogenéticas.
- Aperfeiçoar os métodos de inferência, avaliação e uso das filogenias para testar hipóteses. Por exemplo, os métodos estatísticos existentes para a determinação da confiança a ser depositada numa árvore filogenética provavelmente serão substituídos. Métodos para se usar a estrutura das árvores para a determinação de diferenças nas taxas de diversificação entre grupos ainda estão sendo desenvolvidos.
- Desenvolver bases teóricas e empíricas para a integração da história filogenética com os processos evolutivos. Os pesquisadores precisam achar maneiras de reunir a teoria com os dados sobre os processos evolutivos e os procedimentos de inferência filogenética, a fim de criarem

uma teoria da Biologia Evolutiva plenamente integrada.

Especiação.

Talvez nenhum dos principais tópicos da Biologia Evolutiva seja tão difícil e controverso quanto a especiação, em parte porque, em geral, o seu progresso é rápido demais para estar completamente documentado no registro fóssil, mas lento demais para ser observado dentro do prazo de vida de um pesquisador. Precisamos de abordagens novas, que já estão despontando no horizonte, para que sejam respondidas algumas das mais importantes perguntas referentes a esse processo, que é a origem da diversidade biológica.

- Diferenças de caracteres entre espécies recém-formadas, especialmente aquelas capazes de impedir a troca de genes entre elas, devem ser caracterizadas geneticamente e quanto aos seus mecanismos. Isto quer dizer que precisamos conhecer não somente o número e a localização dos genes envolvidos (estimados apenas em poucos casos), mas também os efeitos ligados ao desenvolvimento ou bioquímicos pelos quais as diferenças gênicas causam isolamento reprodutivo e outras diferenças de caracteres.
- Os processos causadores da especiação precisam ser determinados. Se a responsável pela especiação é, em geral, a seleção, a deriva genética ou uma combinação das duas, é uma questão importante e ainda não resolvida. Se a causa, em geral, for a seleção, os agentes da seleção terão de ser identificados.
- A rapidez e a previsibilidade da especiação precisam ser determinadas. Não sabemos se inevitavelmente populações isoladas se tornam espécies diferentes, com que velocidade ocorre a especiação ou se as taxas dependem dos *taxa* ou de condições ambientais. Também precisamos conhecer o grau de isolamento geográfico necessário para a especiação.

Genética Evolutiva.

A Genética Evolutiva, incluindo a Genética de Populações, tem um papel importante na teoria e na análise da evolução dos caracte-

teres e da especiação. Entre os principais desafios da Genética Evolutiva incluímos os seguintes:

- Uma nova teoria sobre tópicos explorados inadequadamente. Tais tópicos incluem a natureza das interações gênicas (*epistasia*) e suas conseqüências evolutivas; processos genéticos em metapopulações, aglomerados de populações locais sujeitas à extinção e à recolonização; e os processos genéticos que levam à especiação.
- Explicar os níveis de variação genética em populações naturais. Novos métodos, especialmente a análise da variação das seqüências de DNA, estão nos dando informações muito mais exatas e maiores conhecimentos sobre este problema antigo. Além disso, surgirá uma maior compreensão dos processos evolutivos, à medida que forem integrados, nos estudos em nível populacional, estudos de variação das seqüências de DNA.
- Descrever “paisagens mutacionais” — isto é, caracterizar a variação que aparece por meio da mutação. Se existem ou não estados de caracteres “proibidos” que nunca podem aparecer, se as mutações agem sinergicamente e quais poderiam ser seus efeitos pleiotrópicos — eis algumas dentre as muitas perguntas com implicações importantes.
- Caracterizar a base genética da variação intra e interespecífica de caracteres. Identificar os locos responsáveis pela variação dos caracteres e os efeitos de seus mecanismos sobre o desenvolvimento, a morfologia e a fisiologia serão tarefas factíveis, à medida que forem aperfeiçoados os métodos de mapeamento (locos para traços quantitativos). Uma vez identificados esses genes candidatos, será possível integrar os estudos sobre sua função no desenvolvimento com estudos sobre sua variação e evolução.
- Desenvolver uma teoria preditiva sobre a adaptabilidade e a resposta a mudanças ambientais. O aquecimento global e outras mudanças ambientais tornam imperativo que saibamos quando populações têm probabilidade de terem sucesso ou de fracassarem na adaptação a ambientes novos ou

modificados. Isso exigirá a compreensão do que é que rege as taxas de evolução.

- Compreender a genética de populações da extinção. Comparativamente, sabe-se pouco a respeito dos papéis de fatores como a cessação do fluxo gênico e a depressão de endogamia em populações em processo de encolhimento e, no entanto, este conhecimento será essencial na preservação da biodiversidade e no planejamento de refúgios para espécies ameaçadas.

A evolução de genes e genomas.

A interface intensamente ativa entre a Biologia Evolutiva e a Genética Molecular continuará a fornecer informações sobre a evolução da estrutura dos genes e dos genomas. É bem possível que sejam revelados novos fenômenos moleculares que provoquem interpretações evolutivas. Do ponto de vista dos nossos conhecimentos atuais, entre os assuntos que exigem estudos adicionais estão os seguintes:

- Uma análise adicional da evolução das taxas de mutação e recombinação. As questões importantes incluem saber se taxas “ótimas” evoluem ou não, quais os processos evolutivos que levam à variação das taxas de recombinação entre e dentro dos genomas e quais poderiam ser os mecanismos dessa variação.
- A documentação e determinação das conseqüências evolutivas de novas fontes de variação genética, como a transferência lateral de genes entre espécies, elementos transponíveis e trocas recombinantes desiguais.
- Uma compreensão mais profunda da evolução das relações de ligação entre genes e das mudanças no número e na estrutura dos cromossomos.
- A análise dos papéis da seleção e de outros fatores na evolução do DNA codificante e do DNA não codificante.
- A análise da evolução do conteúdo de informações dos genomas, tanto de uma perspectiva filogenética, como dos mecanismos, bem como uma análise evolutiva do acondicionamento de informações em genomas, padrões de grande escala no

DNA e os processos pelos quais evoluem novas funções gênicas.

- A análise da seleção gênica e do conflito dentro dos genomas (p. ex., distorção de segregação, evolução da expressão gênica, etc.).

Evolução e desenvolvimento.

Os processos pelos quais evoluem as vias do desenvolvimento e, inversamente, os efeitos dos processos de desenvolvimento sobre os rumos que a Evolução pode seguir são de profundo interesse, não somente para os biólogos que se dedicam ao estudo do desenvolvimento, mas também para os paleobiólogos, sistematas e todos os biólogos que tratam da evolução de caracteres fenotípicos. Graças aos avanços moleculares e a outros avanços técnicos na Biologia do Desenvolvimento, pode-se prever um progresso sem precedentes nesta área que, na realidade, já está em curso. O estudo de quase todos os aspectos do desenvolvimento será compensador, mas várias abordagens e tópicos serão particularmente importantes:

- A análise teórica de como os fenótipos podem ser alterados ou restringidos pelas vias do desenvolvimento.
- A análise da relação entre desenvolvimento e a base genética da variação dos caracteres, tanto dentro e entre espécies. Isto exigirá estudos comparativos e experimentais sobre as diferenças de desenvolvimento entre genótipos e entre *taxa* próximos, complementando as amplas comparações taxonômicas, tradicionais na Biologia do Desenvolvimento.
- A compreensão das bases genéticas das diferenças fenotípicas e de como os genes adquirem novos papéis no desenvolvimento.
- A análise da base do desenvolvimento de caracteres complexos e novos do ponto de vista evolutivo.
- A identificação das restrições impostas à Evolução pelo desenvolvimento e seus mecanismos subjacentes.
- A compreensão das relações entre homologia filogenética e biológica. Caracteres

filogeneticamente homólogos (i.é, caracteres possuídos por vários *taxa* diferentes e pelo seu ancestral comum) às vezes apresentam vias de desenvolvimento notavelmente diferentes. Um dos principais desafios para os biólogos que estudam o desenvolvimento evolutivo é compreender como o fundamento genético de um caráter pode mudar, mesmo que sua forma madura permaneça relativamente constante. Inversamente, é importante compreender como os papéis exercidos no desenvolvimento por genes conservados passam a diferir entre um *taxon* e outro (6, 63).

- A análise dos mecanismos de desenvolvimento de organismos modulares, como plantas e corais, comparados com formas não-modulares, como artrópodes e vertebrados.
- A compreensão da evolução dos sistemas de auto-reconhecimento e de não-auto-reconhecimento. A compatibilidade ou incompatibilidade entre células, mediada em grande parte por fatores de superfície celular, rege fenômenos tais como a união de óvulos e espermatozóides, as interações pólen/estigma (p. ex., auto-incompatibilidade), os processos do sistema imunológico e a migração e adesão de células no desenvolvimento animal. Uma melhor compreensão desses fenômenos terá amplas implicações para temas como a especiação, os sistemas de procriação das plantas, a evolução dos caracteres e a resistência a doenças.

Evolução de caracteres fenotípicos.

As diversas subdisciplinas da Biologia Evolutiva que tomam como tema classes específicas de características fenotípicas continuarão a tratar de problemas importantes, alguns dos quais se encontram nos estágios iniciais de análise. A amostra de desafios que segue não é de modo algum exaustiva.

- Elaborar critérios para a avaliação das diferenças entre valores teóricos ótimos e valores observados para caracteres fenotípicos.
- Justificar a variação na taxa de evolução entre caracteres e entre *taxa*. A necessidade mais premente é de desenvolver métodos para distinguir os papéis relativos de

sempenhados por fatores “externos” (p. ex., fontes de seleção ecológicas) e “internos” (p. ex., correlações genéticas, restrições impostas pelo desenvolvimento) na determinação das taxas evolutivas.

- Desenvolver e testar teorias sobre a evolução de séries de caracteres correlacionados, quer pela função, quer pelos seus fundamentos genéticos e de desenvolvimento. Como determinamos quais os caracteres que evoluirão em conjunto, ou como muda o grau de correlação ao longo do tempo de evolução?
- Desenvolver e testar empiricamente teorias sobre a evolução de uma grande classe de caracteres interessantes, como:
 - reprodução sexuada *versus* assexuada, variações nos mecanismos de determinação sexual, endogamia *versus* exogamia e outros aspectos dos sistemas de procriação;
 - caracteres sexualmente selecionados;
 - os mecanismos do comportamento, incluindo substratos neurais e controles hormonais;
 - os mecanismos pelos quais os organismos respondem a ambientes que variam, como plasticidade fenotípica, aprendizado, dispersão e aclimação fisiológica;
 - tolerância fisiológica de variáveis ambientais, como temperatura, disponibilidade de água, toxinas ambientais e alimentares;
 - estruturas morfológicas e vias bioquímicas complexas; e
 - a amplitude das dietas, do uso do habitat e da distribuição geográfica das espécies.

Evolução de interações e comunidades ecológicas.

Cerca de 30 anos atrás, os ecólogos estudiosos da Evolução esperavam explicar características importantes de comunidades ecológicas, como a diversidade de espécies e a estrutura da rede alimentar, desenvolvendo

uma teoria de interações entre espécies, baseada tanto na Evolução como na demografia. Os progressos em direção a esse objetivo foram modestos por várias razões, incluindo a complexidade das comunidades e o fato de, no passado, não terem sido levados suficientemente em consideração os efeitos da história evolutiva e geológica. Parece estar surgindo uma ecologia mais pluralista das comunidades (52), na qual a história e os processos evolutivos terão papéis essenciais. As áreas prioritárias de pesquisa incluem:

- desenvolvimento de métodos para a identificação e quantificação dos efeitos da história evolutiva e ambiental sobre a composição das comunidades e sobre as mudanças dinâmicas nas comunidades;
- elaboração e teste de teorias sobre os efeitos da variação genética e das mudanças evolutivas sobre a estabilidade das interações entre espécies e sobre a extinção *vs.* persistência, diante de mudanças biológicas e ambientais;
- elaboração e teste de hipóteses para justificar os limites da distribuição ecológica e geográfica das espécies;
- desenvolvimento de métodos para distinguir os efeitos da co-evolução e reunião de espécies sobre a composição e estrutura das comunidades;
- elaboração e teste de teorias preditivas sobre a co-evolução de espécies que interagem, incluindo:
 - interações hospedeiro/parasita e a evolução de virulência e resistência em patógenos e seus hospedeiros;
 - interações mútuas, especialmente aquelas envolvendo simbiontes microbianos, incluindo a estabilidade dos mutualismos e seu papel na estrutura da comunidade;
 - competição entre espécies, incluindo sua importância e conseqüências evolutivas; e
 - co-evolução difusa — i.é, a dinâmica evolutiva de interações complexas entre espécies múltiplas.

- elaboração e teste de teorias sobre os efeitos da Evolução sobre propriedades de ecossistemas (p. ex., produtividade,

alternância de nutrientes) e os efeitos dessas propriedades sobre o ambiente físico.

VIII. MECANISMOS PARA ENFRENTAR OS DESAFIOS DO FUTURO

Se quisermos tornar realidade a grande promessa que a Biologia Evolutiva encerra, tanto para a Ciência Básica como para a Aplicada e também para a Educação, precisaremos de mais verbas para pesquisa, mecanismos estruturais e fundações educativas. As sugestões e recomendações que vêm a seguir, para cada uma dessas áreas, devem acelerar o progresso em direção aos objetivos descritos na seção anterior.

A. Progredir na Compreensão pela Pesquisa

A velocidade do progresso e as realizações de uma ciência dependem fundamentalmente do nível de financiamento para uma pesquisa acurada e das políticas e mecanismos que regem sua distribuição. Aí estão incluídas iniciativas de pesquisa, alocações para grandes projetos colaborativos *versus* programas baseados em pesquisadores individuais, além de cargos permanentes em universidades e outros estabelecimentos de ensino superior, institutos, órgãos e corporações. O desenvolvimento de novos rumos na pesquisa precisa ser deliberadamente incentivado, a fim de superar as limitações das fontes tradicionais de financiamento da pesquisa e poder manter o potencial de progresso, tanto na frente básica, como na aplicada. Estas considerações levam às seguintes recomendações para promover a pesquisa no campo da Evolução:

- **Pesquisa interdisciplinar.** Sendo a interdisciplinariedade uma característica inerente à Biologia Evolutiva, a troca de idéias, informações e técnicas é importante, tanto entre as subdisciplinas da Biologia Evolutiva, como entre os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução e pesquisadores de outras disciplinas, biológicas e não-biológicas. Insistimos energicamente em que sejam estabelecidos mecanismos que incentivem a colocação da Evolução como tema central de pesquisas

interdisciplinares, talvez por meio de patrocínios para a realização de workshops anuais sobre temas interdisciplinares, coordenados pelos órgãos nacionais ou sociedades científicas apropriados. Tais workshops seriam estruturados de modo a promover a troca de idéias e a demonstração de técnicas, e seu propósito seria o de incentivar colaborações em pesquisa que, de outra maneira, poderiam não ocorrer. Consideraríamos a possibilidade de reunir biólogos estudiosos da Evolução com pesquisadores de campos como a Biologia do Desenvolvimento, a Neurobiologia, a Endocrinologia, a Microbiologia, as Ciências da Computação e muitas outras.

- **Workshops de treinamento intensivo.** Em vista do rápido progresso que está ocorrendo na tecnologia molecular, na computação, na análise de dados e em outras áreas das Ciências da Evolução e de outras ciências biológicas, os pesquisadores somente podem esperar ter uma carreira longa e produtiva, se se mantiverem atualizados em relação aos novos desenvolvimentos. Recomendamos a implantação de workshops anuais dedicados ao treinamento intensivo em novas técnicas. Esses workshops também seriam coordenados pelos devidos órgãos de financiamento ou sociedades científicas. O propósito de tais workshops difere do desenvolvimento explícito de pesquisas interdisciplinares descrito no item anterior.
- **Manutenção do financiamento de programas de pesquisa individuais.** Uma quantidade considerável de discussões tem-se concentrado no valor de diversos programas desenvolvidos em laboratórios individuais, com verbas de escala relativamente modesta, em comparação com projetos grandes que requerem a colaboração entre numerosos laboratórios. Em alguns campos da ciência, projetos de grande escala são os mais eficazes, até mesmo es-

senciais. Na Biologia Evolutiva, certos projetos grandes e coordenados podem, de fato, exercer um papel importante. Exemplos de projetos desse tipo incluem o desenvolvimento de bancos de dados para dados paleontológicos, filogenéticos e outros dados sobre biodiversidade, dados sobre diversidade humana e similares.

Entretanto, a Biologia Evolutiva, refletindo a diversidade do seu assunto, progrediu graças ao intercâmbio de idéias, princípios e dados, provenientes de pesquisadores individuais de cada uma de suas subdisciplinas. Por isso, asseveramos o destacado valor dos programas de pesquisa individuais.

- **Reconhecimento, tanto das contribuições de sistemas modelo bem estudados, como de sistemas diversos.** Alguns campos da Biologia progrediram, em grande parte, graças à concentração primária em alguns sistemas modelo, como a bactéria *E. coli*, o nematódeo *Caenorhabditis* e a planta *Arabidopsis*. Analogamente, certas áreas da Biologia Evolutiva, como a Genética de Populações, fizeram grandes progressos utilizando as volumosas informações e técnicas disponíveis para sistemas modelo como a *Drosophila*. Muitas outras subdisciplinas da Biologia Evolutiva podem aproveitar de modo semelhante as pesquisas sobre sistemas modelo; por exemplo, a Biologia Evolutiva do Desenvolvimento será favorecida pelos estudos comparativos de grupos de organismos que incluem organismos modelo tais como *Drosophila*, *Caenorhabditis* e *Arabidopsis*. É, contudo, inerente à Biologia Evolutiva, cujo objetivo é descrever e compreender a história completa e a diversidade dos organismos, não poder ficar restrita a algumas espécies modelo. A fim de compreender a diversidade da vida e suas implicações para a empreitada humana, precisa ser mantida uma tensão criativa entre os estudos de modelos bem conhecidos e a exploração da diversidade mais ampla dos organismos.
- **Bancos de dados.** Grande parte do progresso da Biologia Evolutiva depende da análise de dados obtidos por numerosos pesquisadores. Por exemplo, os bancos de dados de seqüências de DNA são amplamente usados, não somente por biólogos
- **Sites PELP (LTER).** Os ecólogos têm obtido dados importantes nos *sites* sobre Pesquisas Ecológicas de Longo Prazo (PELP), localizados em vários biomas dos Estados Unidos, por meio de apoio da NSF para infra-estrutura e pesquisa. Além de fornecer dados sobre mudanças ecológicas e ambientais de longo prazo, esses *sites* são recursos potenciais para pesquisadores que estudam mudanças genéticas de longo prazo em populações, incluindo mudanças de características mediadoras das respostas dos organismos a mudanças climáticas. Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução devem ser incentivados a aproveitarem as oportunidades especiais de financiamento associadas com esses *sites*, para a realização de estudos evolutivos cuidadosamente estruturados.
- **Centros de pesquisa sobre Biologia Evolutiva.** Sugerimos que a comunidade de biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução discuta até que ponto seria aconselhável e factível a implantação de um ou mais centros de pesquisa sobre Biologia Evolutiva. As principais funções de tais centros seriam: (1) organizar workshops dos tipos descritos acima; (2) providenciar locais de trabalho para cientistas visitantes, a fim de apoiar a análise de dados, publicação e interação entre subdisciplinas; (3) gerenciar bancos de dados e redes de comunicação eletrônica para os cientistas que estudam a Evolução; e (4) promover a comunicação interdisciplinar entre as numerosas subdisciplinas da Biologia Evolutiva.

- **Identificação de um papel mais explícito para a Biologia Evolutiva nas missões de diversos órgãos federais (EUA).** Nos Estados Unidos, grande proporção da pesquisa básica em Biologia Evolutiva é mantida pela National Science Foundation (Fundação Nacional para a Ciência). Sem negar as necessidades legítimas de outras disciplinas quanto a verbas maiores, proporcionais aos custos crescentes e às acentuadas perspectivas de progresso naqueles campos, apoiamos enfaticamente os esforços despendidos pela NSF para obter maiores fundos orçamentários para a pesquisa básica naquelas ciências biológicas, inclusive a Biologia Evolutiva, que estão progredindo em direção a níveis de conhecimentos sem precedentes. A pesquisa evolutiva básica e aplicada estão intimamente relacionadas com as missões de muitos órgãos financiadores, por causa de suas aplicações na saúde, agricultura, recursos naturais e outras necessidades sociais. Conclamamos esses órgãos a reverem as maneiras pelas quais vários assuntos estudados pelos biólogos estudiosos da Evolução podem contribuir para as suas missões. O Apêndice IV sugere áreas de pesquisa que são diretamente relevantes para as metas de alguns órgãos federais dos Estados Unidos, bem como indústrias, fundações particulares e alguns órgãos internacionais.

B. Progredir na Compreensão pela Educação

A educação formal não somente forma a mão-de-obra da nação em cada uma das áreas de conhecimento e metodologia especializados dos quais a sociedade depende, mas forma também uma cidadania informada, capaz de tomar decisões pensadas e de se adaptar a mudanças. À medida que a ciência e a tecnologia modificam o nosso mundo num ritmo cada vez mais acelerado, aumenta constantemente a importância de as pessoas compreenderem e usarem as informações produzidas pelas ciências, incluindo a Biologia. Entretanto, um relatório da Academia de Ciências dos Estados Unidos (37) assinalou com preocupação que “o ensino de Ciências nas escolas públicas da nação é freqüentemente desfigurado pela grave omissão” da Evolução. Uma vez que, conforme assinalado pelo relatório, a Evolução exerce pa-

pel central na Ciência Biológica moderna e em suas aplicações às necessidades da sociedade, apresentamos as seguintes recomendações para a Educação, incluindo tanto o ensino formal como a divulgação de informações para o público:

- **Formação de professores para o ensino elementar (K-12).** Uma educação excelente nos níveis elementar, médio e colegial é vital para todos os estudantes. Nos EUA, a preparação inadequada em Ciências dos estudantes do ensino elementar, médio e colegial é uma causa amplamente reconhecida de preocupação nacional. O nível de compreensão da Evolução e de assuntos correlatos, como a Genética, é particularmente precário. Os currículos do curso colegial freqüentemente dão pouca ou nenhuma cobertura à Evolução. Além disso, muitos professores bem-intencionados, porém sobrecarregados de trabalho, não conseguem se manter atualizados com uma parte dos mais importantes progressos na área e, conseqüentemente, cobrem o tema de maneira inadequada. Por isso, recomendamos que os órgãos responsáveis pela educação aumentem seus esforços pela educação continuada dos professores em Biologia Evolutiva e assuntos correlatos, mantendo cursos de verão e workshops, que serão recompensados com promoção profissional. Conclamamos os biólogos profissionais a contribuírem para esses esforços. Cursos desse tipo devem enfatizar o processo de investigação científica e o pensamento crítico, o progresso feito neste campo em relação a conceitos e informações e a relevância da Evolução para a vida humana e as necessidades da sociedade. Materiais de ensino variados estão disponíveis para tais programas.
- **Currículos para os níveis superior e universitário.** Os nossos comentários dizem respeito a cursos oferecidos tanto para quem pretende como para quem não pretende obter um diploma de Biologia. Em muitos ou na maioria dos estabelecimentos de ensino superior, o curso de Evolução é optativo, feito por uma minoria de estudantes de Biologia que, em sua maioria, não o consideram relevante para suas carreiras médicas ou outras. Para a maioria dos formados em Biologia, o contato com a Evolução pode ter-se limitado a pou-

co mais do que algumas semanas (ou menos) de curso de introdução à Biologia. Isso não os prepara para reconhecerem ou compreenderem a relevância dos conceitos e das informações da Evolução para a saúde humana, a agricultura, a ciência do meio ambiente ou mesmo para a pesquisa em Biologia Molecular ou outras disciplinas biológicas. Os departamentos de Biologia de algumas das principais universidades dos EUA (p. ex., a Universidade Cornell, a Universidade do Colorado e a Universidade da Califórnia) reconheceram que os conceitos evolutivos são tão fundamentais e integrantes das Ciências Biológicas quanto a Genética e a Biologia Molecular e estabeleceram que o curso de Evolução seria requisito para todos os formados em Biologia. Em virtude do papel unificador que a Evolução desempenha na Biologia, de sua relevância para a interpretação dos dados em todas as disciplinas biológicas, suas numerosas aplicações – já demonstradas e potenciais – às necessidades da sociedade e sua posição como um dos mais importantes desenvolvimentos intelectuais na história das idéias ocidentais, conclamamos insistentemente outros estabelecimentos de ensino superior a incluírem um curso de Evolução nos requisitos para os formandos em Biologia.

Muitos departamentos de Biologia oferecem aos estudantes que não pretendem se formar em Biologia cursos sobre temas de importância vital, como Genética e Ecologia. Pelas razões descritas acima, a Evolução é um elemento igualmente importante para a compreensão da Biologia por parte de uma pessoa instruída. Se bem dado, um curso desse tipo irá intrigar e empolgar os estudantes e lhes dará não somente uma compreensão técnica de questões que afetam sua vida, mas também uma perspectiva esclarecida sobre questões sociais e filosóficas e uma maior compreensão da história viva das idéias. Insistimos energicamente em que seja oferecido um curso de Evolução para estudantes que não pretendem se formar em Biologia em todos os estabelecimentos de ensino superior.

- **Inclusão da Ciência da Evolução na formação especializada avançada.** Conforme já foi esclarecido pelo presente documento, elementos de Biologia Evolutiva são

de profunda relevância para campos como a medicina, a saúde pública, o direito, a agronomia, a silvicultura, a química de produtos naturais e a ciência do meio ambiente. Entretanto, a formação pós-graduada na maioria desses campos muitas vezes deixa de cobrir até mesmo os conceitos evolutivos mais simples e mais relevantes, como a natureza e a importância da variação genética. Além disso, já notamos que a maioria dos estudantes não recebe quase nenhum ensino de Evolução no curso de graduação. Insistimos para que as escolas de formação profissional e os programas de pós-graduação nessas áreas incorporem material evolutivo relevante em seus currículos.

- **Aumento da formação pós-graduada em Biologia Evolutiva e suas aplicações.** Assinalamos acima que verbas de treinamento podem contribuir imensamente na preparação de estudantes de pós-graduação para carreiras excelentes e inovadoras em pesquisa. Verbas para pesquisa em nível de doutorado são igualmente importantes. Na Biologia Evolutiva, é habitual que estudantes de doutorado realizem pesquisas de tese sobre temas relacionados com a pesquisa de seu orientador, mas que não fazem parte integrante dos projetos de pesquisa do orientador, não podendo ser mantidas pelas verbas do orientador. Este costume promove o raciocínio independente, a inovação, a autoconfiança e o aprendizado para além da esfera de conhecimentos do orientador, o que o torna apropriado para um campo cujo assunto é a diversidade biológica. Existem programas de financiamento de pesquisa de doutorado na NSF e em alguns outros órgãos, mas em quantidade desproporcional às necessidades e aos retornos esperados. Recomendamos com insistência a implantação de verbas para apoio de teses por parte de órgãos que ainda não as oferecem.
- **Cargos nos corpos docentes de nível superior.** Tanto por razões educativas como para promover o desenvolvimento da excelência em pesquisa na Biologia moderna, é essencial que os departamentos de Biologia dos estabelecimentos de ensino superior incluam docentes em várias das subdisciplinas da Evolução. Os docentes de Biologia Evolutiva têm, tipicamente, uma

visão ampla, interdisciplinar, que favorece a comunicação com os colegas de outras disciplinas, sendo que, muito frequentemente, eles atraem alguns dos mais destacados estudantes de pós-graduação dos programas de doutorado em Biologia. O mais importante é que a Biologia Evolutiva é uma disciplina intelectualmente dinâmica, que unifica a Biologia vai além dos seus limites. Sendo que ela abrange uma variedade de subdisciplinas, da Evolução Molecular à Sistemática e à Paleobiologia, nenhum membro do corpo docente consegue ser versado o suficiente para representar a disciplina inteira. De fato, muitas universidades abrigam departamentos ou programas com nomes tais como “Ecologia e Biologia Evolutiva”, que incluem especialistas em várias ou muitas subdisciplinas da Evolução. Disciplinas emergentes, como a Biologia Evolutiva do Desenvolvimento e a Neurobiologia Evolutiva, precisam ser complementadas por disciplinas mais tradicionais, como a Sistemática e a Genética de Populações que, embora sendo antigas, estão abordando perguntas novas com novos métodos e técnicas.

C. Progredir na Compreensão pela Comunicação

- **Comunicação entre a comunidade científica e os órgãos federais.** Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução precisam comunicar aos órgãos federais e a outras instituições de apoio à pesquisa básica ou aplicada a relevância da Biologia Evolutiva para as missões desses órgãos.
- **Uma Comissão Nacional de Biologia Evolutiva.** O crescimento exponencial da pesquisa em muitas frentes foi acompanhado pelo aumento do número de sociedades, revistas e reuniões anuais especializadas e por uma tendência para uma maior especialização das pesquisas e perspectivas dos estudantes. Esforços para combater essas tendências, como reuniões conjuntas da Sociedade para o Estudo da Evolução (Society for the Study of Evolution), da Sociedade de Biólogos Sistemáticos (Society of Systematic Biologists), da Sociedade Americana de Naturalistas (American Society of Naturalists) e da Sociedade de Biologia Molecular e Evolução (Society for

Molecular Biology and Evolution), bem como simpósios organizados pela Sociedade de Paleontologia (Paleontological Society), foram recebidos entusiasticamente, indicando um amplo interesse por mecanismos que possam unir a área. Além disso, os biólogos estudiosos da Evolução reconhecem a importância de serem visíveis em suas interações com o público, com os educadores e com órgãos governamentais e privados de fomento à pesquisa. Por isso, sugerimos que as sociedades profissionais reflitam se seria desejável e factível a constituição de uma comissão orientadora ou consultiva de Biologia Evolutiva, mantida em conjunto. O grupo de membros para esta comissão poderia ser indicado e estruturado de maneira muito semelhante à dos conselhos editoriais de revistas já existentes. Seus potenciais papéis poderiam incluir: (1) estabelecer e manter um *site* na Internet, com *links* para os *sites* de sociedades científicas relevantes, para a divulgação de informações de amplo interesse; (2) responder a indagações de órgãos financiadores sobre tendências e necessidades da pesquisa e comunicar as opiniões de consenso geral a esses órgãos; (3) ajudar a coordenar workshops e outros mecanismos para o avanço da formação e da pesquisa; (4) conscientizar os administradores de universidades e outros educadores das necessidades educativas e de treinamento; (5) comunicar avanços importantes à mídia; (6) coordenar os esforços para a educação do público quanto a aspectos evolutivos de temas como o racismo, a engenharia genética e o conflito entre Criacionismo e Ciência da Evolução; e (7) manter os cientistas a par da legislação relevante para a Biologia Evolutiva e educar os legisladores e suas equipes quanto às questões evolutivas relevantes para a legislação pendente. Uma Comissão desse tipo poderia ser constituída por meio de um consórcio de sociedades científicas, lideradas por uma sociedade específica, como a Sociedade Americana de Naturalistas (American Society of Naturalists) ou a Sociedade para o Estudo da Evolução (Society for the Study of Evolution).

- **Reorganização do apoio financeiro para a pesquisa em Evolução.** A maior parte da pesquisa básica em Biologia Evolutiva nos Estados Unidos é mantida pela Funda-

ção Nacional para a Ciência (National Science Foundation). As verbas de pesquisa para as várias subdisciplinas da Biologia Evolutiva são concedidas por numerosas divisões e assessorias dentro da NSF. Esta estrutura serve para financiar pesquisas que se situam nitidamente dentro de muitas das subdisciplinas, porém propostas interdisciplinares frequentemente enfrentam dificuldades porque alguns assessores das áreas relevantes não estão familiarizados com o contexto nos quais tais propostas se inserem. Por exemplo, pesquisas que estão no limite entre a Paleobiologia e a Biologia Evolutiva do Desenvolvimento, entre a Genética Molecular e a Ecologia Evolutiva ou entre a Genética de Populações e a Sistemática podem correr “risco duplo” na obtenção de financiamento. Sugerimos que a NSF considere a possibilidade de constituir uma unidade única, possivelmente sobre “Biodiversidade e Mudanças Bióticas”, que possa tratar de maneira abrangente o espectro da pesquisa em Evolução, incluindo a pesquisa interdisciplinar, que traz contribuições tão notáveis para o progresso científico.

- **Verbas de treinamento para pós-graduação e pesquisa.** A saúde e o progresso de qualquer disciplina depende do treinamento dos estudantes de pós-graduação, que serão a próxima geração de pesquisadores. Para tanto, é necessário um aumento das oportunidades de obtenção de verbas para o treinamento de estudantes de pós-graduação e para a pesquisa, a fim de fomentar as amplas perspectivas básicas e aplicadas discutidas aqui. O que mais irá beneficiar a pesquisa básica e aplicada serão verbas de treinamento para áreas interdisciplinares, Biologia Evolutiva Aplicada e Biologia Evolutiva Teórica. Treinar uma geração de pesquisadores na interface entre a Biologia Evolutiva básica e aplicada trará ainda o benefício adicional de exportar o pensamento evolutivo para algumas disciplinas aplicadas, cuja compreensão pode aumentar graças à perspectiva evolutiva.
- **Oportunidades de pós-doutorado e meio-de-carreira.** Vagas de pós-doutorado e licenças para pesquisa com a carreira já em andamento são vitais para permitir que os

pesquisadores aprendam ou desenvolvam novas técnicas ou iniciem novos programas de pesquisa, especialmente aqueles com uma dimensão interdisciplinar ou aplicada. Atualmente, o apoio para vagas de pós-doutorado e pesquisa de meio-de-carreira está aquém das necessidades. Aumentar as fontes para esse apoio será importante para o progresso, tanto da Biologia Evolutiva básica, como da aplicada.

- **Treinamento em áreas subdesenvolvidas.** Em várias áreas importantes da Biologia Evolutiva, o número de jovens cientistas que formarão o futuro corpo de pesquisadores é altamente inadequado. Talvez as mais notáveis dessas áreas sejam (1) a Biologia Evolutiva Matemática e Estatística, incluindo a construção de modelos e a análise de dados; (2) a Sistemática e Biologia de grupos de organismos inadequadamente estudados e/ou que incluem espécies importantes para a sociedade humana (p. ex., microrganismos, protistas, algas, fungos, plantas, insetos, nematódeos); e (3) a Paleobiologia Evolutiva, concentrada na especiação e na biodiversidade. Para tratar dessa necessidade vital, os estudantes de doutorado precisam ser treinados nessas áreas e é necessário que se abram para eles oportunidades de emprego, como cargos nos departamentos de Biologia de universidades e de outros estabelecimentos de ensino superior.
- **Alcance e educação do público.** O maior desafio para os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução, e para todos os cientistas, é transmitir informações novas e interessantes ao público em geral. A Biologia Evolutiva enfrenta o desafio adicional de atingir e convencer uma parcela do público que é cética ou mesmo hostil em relação ao próprio conceito de Evolução. Embora a Evolução quase não gere controvérsias em muitos outros países, nos Estados Unidos ela é uma questão política e educativamente volátil (ver Apêndice I, “Evolução: Fato, Teoria, Controvérsia”). Porém, sem o seu fundamento evolutivo, a Biologia não pode ser uma ciência moderna, pois, por mais completas que sejam as nossas descrições dos fenômenos biológicos, não conseguimos entender suas causas inteiramente, a não ser fazendo re-

ferência aos processos evolutivos e à história evolutiva. Sem a Evolução, muitas das aplicações potenciais da Biologia às necessidades da sociedade não serão desenvolvidas e nem mesmo exploradas. Nenhuma questão da educação do público quanto a temas biológicos é mais urgente ou importante do que a comunicação da natureza, das implicações e aplicações da Evolução.

Nos termos mais contundentes possíveis, instamos os cientistas que estudam a Evolução a se empenharem na educação do público e instamos as instituições de ensino a comunicarem ao público a realidade, vitalidade e importância da Evolução para a sociedade. Os possíveis veículos para fazê-lo incluem:

- Palestras públicas para grupos de escolas e cidadãos locais;
- Exposições em museus sobre a moderna Biologia Evolutiva e as provas da Evolução;
- Comunicados à imprensa sobre avanços empolgantes na pesquisa evolutiva;
- Cartas para jornais e revistas e cobertura imperiosa da Evolução nas colunas científicas;
- Monitorização dos livros-texto e comunicação sobre as reações aos editores e conselhos escolares;
- Mensagens dirigidas aos telespectadores e ouvintes de rádio; e
- Apoio às organizações que contribuem para a educação do público sobre Biologia.

IX. CONCLUSÃO

Pesquisadores em Biologia Molecular e do Desenvolvimento, Fisiologia, Ecologia, Comportamento Animal, Psicologia e Antropologia e outras disciplinas continuam a adotar como estrutura os métodos, princípios e conceitos da Biologia Evolutiva. Analogamente, a pesquisa aplicada em Silvicultura, Agricultura, Pesca, Genética Humana, Medicina e outras áreas vem atraindo cada vez mais cientistas com formação em Biologia Evolutiva. Os biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução expandiram sua visão, tratando tanto de questões básicas que permeiam todas as disciplinas biológicas, como de problemas colocados pelas necessidades da sociedade. Como resultado, tanto do rápido crescimento desta “força de trabalho evolutiva”, como dos avanços tecnológicos em áreas como a metodologia molecular, a computação e o processamento de informações, o progresso da Biologia Evolutiva e áreas correlatas é mais veloz hoje do que jamais foi. Com o apoio apropriado e necessário para a educação e a pesquisa, as disciplinas evolutivas darão contribuições ainda maiores para o conhecimento aplicado e básico.

No domínio aplicado, os biólogos estudiosos da Evolução estão assumindo suas responsabilidades sociais. Existem muitas ma-

neiras pelas quais a sua disciplina pode ajudar a humanidade:

- pela compreensão e combate das doenças genéticas, sistêmicas e infecciosas;
- pela compreensão das adaptações fisiológicas humanas a estresses, patógenos e outras causas de problemas de saúde;
- pelo melhoramento de safras e mitigação dos prejuízos causados por patógenos, insetos e ervas daninhas;
- pelo desenvolvimento de ferramentas para analisar a diversidade genética humana em suas aplicações à saúde, ao direito e à compreensão do comportamento humano;
- pelo uso e desenvolvimento responsável de recursos biológicos;
- pela remediação dos danos ao meio ambiente;
- pela previsão das conseqüências das mudanças ambientais globais e regionais; e
- pela conservação da biodiversidade e descoberta de seus usos.

Na ciência básica, estamos no limiar do(a):

- completa documentação da biodiversidade e da descrição das relações filogenéticas entre todos os organismos;
- compreensão mais completa das causas das principais mudanças na história da vida;
- descoberta e da explicação dos processos evolutivos ao nível molecular;
- compreensão de como evoluem os mecanismos do desenvolvimento e como dão origem a novas estruturas anatômicas;
- elucidação dos processos que tanto causam como restringem as adaptações fisiológicas, endocrinológicas e anatômicas;
- desenvolvimento de uma compreensão mais profunda do significado adaptativo e dos mecanismos do comportamento; e
- elaboração de uma teoria preditiva da co-evolução entre espécies, como a dos

patógenos e parasitas com seus hospedeiros, e dos efeitos da co-evolução sobre populações e comunidades ecológicas.

A Biologia Evolutiva desempenha um papel central na complexidade dos sistemas biológicos. A Evolução é a fonte da biocomplexidade. O apoio contínuo e acentuado a este campo é vital para a maximização do progresso da pesquisa nacional, tanto no âmbito básico, como no aplicado. Em termos de necessidades da sociedade para o século vinte e um, a hora investir na Biologia Evolutiva é agora, enquanto ainda está em tempo de mudar tendências atuais ou de nos prepararmos melhor para lidar com suas conseqüências. Os níveis populacionais atuais e projetados resultarão em impactos ambientais crescentes, numa crescente pressão sobre a produção de alimentos, em desafios ainda maiores à diversidade biológica e em maiores oportunidades para o aparecimento de novas doenças. Uma base científica sadia em Biologia Evolutiva é um elemento essencial para nos prepararmos a enfrentar essas questões. A Biologia Evolutiva tem de estar no centro da agenda nacional de pesquisa em Biologia, do mesmo modo como está no centro do campo da Biologia.

BIBLIOGRAFIA

1. Adams, M. W., A. H. Ellingboe e E. C. Rossman. 1971. Biological uniformity and disease epidemics. *BioScience* 21:1067-1070.
2. Adey, N. B., T. O. Tollefsbol, A. B. Sparks, M. H. Edgell, e C. A. Hutchison, III. 1994. Molecular resurrection of an extinct ancestral promoter for mouse L1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 91:1569-1573.
3. Beltran, P., e 10 outros autores. 1988. Toward a population genetic analysis of *Salmonella*: genetic diversity and relationships among strains of serotypes of *S. choleraesuis*, *S. derby*, *S. dublin*, *S. enteridis*, *S. heidelberg*, *S. infantis*, *S. newport*, and *S. typhimurium*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 85:7753-7757.
4. Bishop, J. A., e L. M. Cook (eds.). 1981. *Genetic Consequences of Man Made Change*. Academic Press, London.
5. Bulmer, M. 1998. Evolutionary aspects of protein synthesis. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 5:1-40.
6. Carroll, S. B. 1995. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates. *Nature* 376:479-485.
7. Caugant, D., L. Moco, C. Frasc, L. Froholm, W. Zolinger e R. Selander. 1987. Genetic structure of *Neisseria meningitidis* populations in relation to serogroup, serotype, and outer membrane protein pattern. *J. Bacteriol.* 169:2781-2792.
8. Cavalli-Sforza, L. L. e M. W. Feldman, 1981. *Cultural Transmission and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
9. Cavalli-Sforza, L. L., P. Menozzi e A. Piazza, 1994. *The History and Geography of Human Genes*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
10. Cohen, M. L. 1992. Epidemiology of drug resistance: implications for a post-antimicrobial era. *Science* 257:1050-1055.
11. Coley, P.D., J. P. Bryant e F. S. Chapin III. 1985. Resource availability and antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
12. Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
13. Dobzhansky, Th. 1962. *Mankind Evolving*. Yale University Press, New Haven, CT.
14. Doolittle, W. F. e C. Sapienza. 1980. Selfish genes, the phenotypic paradigm and genomic evolution. *Nature* 284:601-603.
15. Dubose, R. F. e D. L. Hartl. 1991. Evolutionary and structural constraints in the alkaline phosphatase of *Escherichia coli*. In R. K. Selander, A. G. Clark, and T. S. Whittam (eds.), *Evolution at the Molecular Level*, pp.58-76. Sinauer, Sunderland, MA.
16. Dykhuizen, D. E., 1990. Experimental studies of natural selection in bacteria. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21:393-398.
17. Ewald, P. W. 1994. *Evolution of Infectious Disease*. Oxford University Press, Oxford.
18. Friedlander, Y., E. M. Berry, S. Eisenberg, Y. Stein e E. Leitersdorf, 1995. Plasma lipids and lipoproteins response to a dietary challenge – Analysis of four candidate genes. *Clinical Genetics* 47:1-12.
19. Futuyma, D. J. 1995. The uses of evolutionary biology. *Science* 267:41-42.
20. Garland, T., Jr. e P. A. Carter. 1994. Evolutionary physiology. *Annu. Rev. Physiol.* 56:579-621.
21. Halder, G., P. Callaerts e W. J. Gehring. 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* 267:1788-1792.
22. Hall, B. G. 1983. Evolution of new metabolic functions in laboratory organisms. In M. Nei and R. K. Koehn (eds.), *Evolution of Genes and Proteins*, pp. 234-257. Sinauer, Sunderland, MA.
23. Haviland, M. B., R. E. Ferrell e C. F. Sing. 1997. Association between common alleles of the low-density lipoprotein receptor gene region and interindividual variation in plasma lipid and apolipoprotein levels in a population-based sample from Rochester, Minnesota. *Human Genetics* 99:108-114.
24. Heywood, V. H. (ed.). 1995. *Global Biodiversity Assessment*. United Nations Environmental Programme. Cambridge University Press, Cambridge.
25. Holland, J. 1992. *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. MIT Press, Cambridge, MA.
26. Jermann, T. M., J. G. Opitz, J. Stackhouse, e S. A. Benner. 1995. Reconstructing the evolutionary history of the artiodactyl ribonuclease superfamily. *Nature* 374:56-59.
27. Johnson, T. E, 1990. Increased life-span of age-1 mutants in *Caenorhabditis elegans* and lower Gompertz rate of aging. *Science* 249:908-912.
28. Kareiva, P. M., J. G. Kingsolver e R. M. Huey (eds.). 1993. *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer, Sunderland, MA.
29. Lander, E. 1996. The new genomics: global views of biology. *Science* 274:536-539.
30. Laskin, A. 1994. P.14 in L. R. Meagher and T. R. Meagher (eds.), *Leaping into the Future with Evolutionary Biology*. Rutgers University, New Brunswick, NJ.
31. McKenzie, J. A. 1996. *Ecological and Evolutionary Aspects of Insecticide Resistance*. Academic Press, San Diego.
32. McKenzie, J. A. e G. M. Clarke. 1988. Diazinon resistance, fluctuating asymmetry, and fitness in the Australian sheep blowfly. *Genetics* 120:213-220.
33. Meagher, L. R. e T. R. Meagher. (eds.) 1994. *Leaping into the Future with Evolutionary Biology: The Emerging Relevance of Evolutionary Biology Applied to Problems and Opportunities*. [Report of a workshop.] Rutgers University, New Brunswick, NJ.
34. Meffe, G. K. e R. M. Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Second edition. Sinauer, Sunderland, MA.
35. Montagu, A. 1974. *Man's Most Dangerous Myth: The Fallacy of Race*. Oxford University Press, London.
36. National Academy of Sciences – National Research Council. 1972. *Genetic Vulnerability of Major Crops*. National Academy Press, Washington, D.C.
37. National Academy of Sciences, Working Group on Teaching Evolution. 1998. *Teaching about Evolution and the Nature of Science*. National Academy Press, Washington, D.C.
38. National Research Council. 1993. *A Biological Survey for the Nation*. National Academy Press; Washington, D.C.

39. Nei, M. e A. L. Hughes. 1991. Polymorphism and evolution of the major histocompatibility complex loci in mammals. In R. K. Selander, A. G. Clark, and T. S. Whittam (eds.), *Evolution at the Molecular Level*, pp. 222-247. Sinauer, Sunderland, MA.
40. Nei, M. e A. K. Roychoudhury, 1982. Genetic relationship and evolution of human races. *Evolutionary Biology* 14:1-59.
41. Nesse, R. M., e G. C. Williams. 1994. *Why We Get Sick: The New Science of Darwinian Medicine*. Times Books, NY.
42. Neu, H. C. 1992. The crisis in antibiotic resistance. *Science* 257:1064-1073.
43. Nollan, H. F. 1984. Structure of ribosomal RNA. *Annu. Rev. Biochem.* 53:119-162
44. North, D. C. 1990. *Institutions, institutional change, and economic performance*. New York: Cambridge University Press.
45. Nowak, M. A., R. M. May e R. M. Anderson. 1990. The evolutionary dynamics of HIV-1 quasispecies and the development of immunodeficiency disease. *AIDS* 4:1095-1103.
46. Orgel, L. E. e F. H. C. Crick. 1980. Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284:604-606.
47. Pimentel, D. e nove outros autores others. 1992. Environmental and economic costs of pesticide use. *BioScience* 42:750-760.
48. President's Committee of Advisors on Science and Technology. 1998. *Teaming with Life: Investing in Science to Understand and Use America's Living Capital*.
49. Raymond, M., A. Callaghan, P. Fort e N. Pasteur. 1991. Worldwide migration of amplified insecticide resistance gene in mosquitoes. *Nature* 350:151-153.
50. Reznick, D., H. Bryga e J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359.
51. Rick, C. M. e R. T. Chetelat. 1995. Utilization of related wild species for tomato improvement. *Acta Horticulturae* 412:21-
52. Ricklefs, R. E. e D. Schluter (eds.). 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
53. Rose, M. R. 1991. *The Evolutionary Biology of Aging*. Oxford University Press, Oxford.
54. Roush, R. T. e B. E. Tabashnik (eds.). 1990. *Pesticide Resistance in Arthropods*. Chapman and Hall, NY.
55. Sepkoski, J. J., Jr. 1997. Biodiversity: past, present, and future. *Journal of Paleontology* 71:533-539.
56. Sing, C. F., M. B. Haviland, A. R. Templeton e S. L. Reilly. 1995. Alternative genetic strategies for predicting risk of atherosclerosis. In F. P. Woodford, J. Davignon and A. D. Sniderman (eds.), *Atherosclerosis X. Excerpta Medica International Congress Series*, pp. 638-644. Elsevier, Amsterdam.
57. Systematics Agenda 2000: Charting the Biosphere. 1994. Dept. of Ornithology, American Museum of Natural History, New York.
58. Templeton, A. R. 1995. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping or DNA sequencing. V. Analysis of case/control sampling designs: Alzheimer's disease and the apolipoprotein E locus. *Genetics* 140:403-409.
59. Templeton, A. R. e B. Read. 1983. The elimination of inbreeding depression in a captive herd of Speke's gazelle. In C. M. Schonewald-Cox et al. (eds.), *Genetics and Conservation*, pp. 241-261. Benjamin Cummings, Menlo Park, CA.
60. Tiedje, J. M., R. K. Colwell, Y. L. Grossman, R. E. Hudson, R. E. Lenski, R. N. Mack, e P. J. Regal. 1989. The planned introduction of genetically engineered organisms: ecological considerations and recommendations. *Ecology* 70:298-315.
61. Travis, J., e D. J. Futuyma. 1993. Global change: lessons from and for evolutionary biology. In P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver, and R. M. Huey (eds.), *Biotic Interactions and Global Change*, pp. 251-263. Sinauer, Sunderland, MA.
62. Ullstrup, A. J. 1972. The impacts of the southern corn leaf blight epidemics of 1970-1971. *Annu. Rev. Phytopathol.* 10:37-50.
63. Wagner, G. P. 1996. Homologues, natural kinds, and the evolution of modularity. *Am. Zool.* 36:36-43.
64. Ward, J. W. e quatorze outros autores. 1989. The natural history of transfusion-associated infection with human immunodeficiency virus: factors influencing the rate of progression to disease. *New England J. Med.* 321:947-952.
65. Weiss, K. M. 1993. *Genetic Variation and Human Disease*. Cambridge University Press, Cambridge.
66. White, F. N. 1989. Temperature and acid-base regulation. *Adv. Anesth.* 6:67-96.
67. Williams, R. J. e D. L. Heymann. 1998. Containment of antibiotic resistance. *Science* 279:1153-1154.

APÊNDICE I

EVOLUÇÃO: FATO, TEORIA, CONTROVÉRSIAS

Quando os biólogos se referem à Teoria da Evolução, eles usam a palavra “teoria” da forma como ela é usada em toda a Ciência. Ela não significa uma mera especulação ou uma hipótese sem fundamento. Aliás, segundo o *The Oxford English Dictionary*, é “uma hipótese que foi *confirmada ou estabelecida* por observação ou por experimentação e é proposta ou aceita como justificativa dos fatos conhecidos; uma afirmação das *leis, princípios ou causas gerais* de alguma coisa conhecida ou observada” (palavras em itálico dos autores). O complexo conjunto de princípios que explicam as mudanças evolutivas constitui uma teoria no mesmo sentido da “Teoria dos Quanta” na Física ou da “Teoria Atômica” na Química: foi elaborada a partir de provas, testada e refinada e esclarece literalmente milhares de observações feitas ao longo da totalidade da Ciência Biológica e da Paleontologia.

Como *todas* as teorias científicas, a Teoria da Evolução é *atualmente a melhor explicação*. Resistiu a incontáveis testes e tentativas de provar o contrário, mas ainda está sendo refinada, modificada à luz de novos conhecimentos e expandida para esclarecer fenômenos de descoberta recente. A Teoria Genética teve uma história igual, tendo progredido dos primeiros princípios simples de Mendel até o complexo conjunto de princípios moleculares que constituem a Teoria da Hereditariedade de hoje, sendo constantemente refinada e modificada, embora seus princípios essenciais tenham permanecido válidos durante um século. O mesmo acontece com a Teoria da Evolução.

A Evolução é também um fato? Todos os fatos, menos os mais triviais, começam como hipóteses não testadas — como a hipótese de que a Terra gira em torno do sol. Eles adquirem “fatorialidade” à medida que mais e mais provas se acumulam a seu favor e que resistem às tentativas de refutá-las. As provas e as tentativas de refutação podem assumir várias formas além das simples observações; na realidade, as provas mais poderosas não são meras observações e sim a conformidade com previsões feitas pela hipótese a

respeito do que deveríamos ver, se ela for verdadeira ou se ela for falsa. Não observamos a Terra dando a volta em torno do sol; aceitamos esta hipótese por causa das numerosas observações astronômicas verificadas — e, mais recentemente, observações feitas por naves espaciais — que estão em conformidade com as previsões da hipótese. Assim, a hipótese de Copérnico agora é um fato — uma afirmação sustentada por tantas provas que a utilizamos como se fosse verdadeira.

Os biólogos aceitam como um fato que todos os organismos, vivos e extintos, são descendentes, com incontáveis mudanças, de uma ou, no máximo, algumas poucas formas de vida originais. Para Darwin, em 1859, isto era uma hipótese, para a qual ele apresentou provas abundantes provenientes da anatomia comparativa, da embriologia, do comportamento, da agricultura, da paleontologia e da distribuição geográfica dos organismos. Desde aquela época, todos os muitos milhares de observações feitas em cada uma dessas áreas reforçaram a essência da hipótese de Darwin. A essas observações foram acrescentadas abundantes provas com que Darwin nem poderia ter sonhado, oriundas especialmente da Paleontologia e da Biologia Molecular. O acúmulo de um século de tais provas estabelece *a descendência, com modificações, de ancestrais comuns* como um *fato* científico. Como explicamos este fato — quais poderiam ser seus princípios e suas causas — é a *teoria* do processo evolutivo, partes da qual são sujeitas a quantidades variadas de debates científicos, modificações e ampliação.

Afirmar que a Evolução é um fato é confrontar-se com controvérsias, pois provavelmente nenhuma afirmação em toda a Ciência desperta tanta oposição emocional quanto a evolução biológica. Apesar disso, nenhuma hipótese científica diferente da descendência comum com modificações consegue elucidar e fazer previsões a respeito da unidade, diversidade e propriedades dos organismos vivos. Nenhuma outra hipótese sobre a origem da diversidade biológica é respaldada por provas tão esmagadoras e nenhuma hipótese concorrente gera tamanha riqueza de estudos científicos e tem tantas implicações para as Ciências Biológicas e suas aplicações para as necessidades da sociedade.

EVOLUÇÃO E CRENÇA ESPIRITUAL: UM CONFLITO NECESSÁRIO?

A Teoria da Evolução é controversa porque é percebida por algumas pessoas como sendo incompatível com crenças religiosas, especialmente no que diz respeito à natureza e às origens humanas. Nos Estados Unidos, a assim chamada oposição criacionista à Evolução fala tão alto que chegou a ameaçar o financiamento de órgãos federais para a pesquisa evolutiva, a despeito de seu valor científico básico e de suas numerosas aplicações. De igual importância é o fato de ela ter levado os sistemas de ensino público a minimizarem a educação em Ciência Evolutiva, contribuindo para um amplo analfabetismo científico. (Um estudo de 1988 sobre o domínio da Ciência por jovens de todo o mundo classificou os norte-americanos entre os 25 por cento mais baixos, atrás de estudantes de países como o Japão, a Inglaterra e a Hungria). Mais da metade dos norte-americanos acreditam que o ser humano foi criado em sua forma atual cerca de 10.000 anos atrás, embora já faça quase um século que a realidade da Evolução — incluindo a Evolução humana — não gera controvérsias sérias entre os cientistas (37).

Padres, pastores, rabinos e o Papa João Paulo II ratificaram a validade da Ciência Evolutiva, ratificando ao mesmo tempo a validade espiritual dos ensinamentos da Bíblia. Existem, na realidade, alguns clérigos que ensinam sobre a Evolução e até fazem pesquisas evolutivas. Entre os próprios biólogos que se dedicam ao estudo da Evolução, há ateus, agnósticos e devotos praticantes de várias religiões. A maioria dos teólogos parece concordar com a idéia de que considerar que a fé em Deus é ou não compatível com a aceitação da Evolução é questão de decisão individual. A maioria dos biólogos que estudam a Evolução concorda que as questões

referentes à crença espiritual não podem ser decididas pela Ciência, que, pela sua natureza, é limitada a determinar causas naturais observáveis, não pode pronunciar-se a respeito de assuntos sobrenaturais e não pode dar respostas a perguntas filosóficas ou éticas fundamentais.

Este último ponto precisa ser enfatizado. Os antievolucionistas acusaram a Evolução de despojar a sociedade de todo fundamento da moralidade e da ética e de ensinar uma visão materialista do mundo, o que justificaria a lei do mais forte. Mas a Ciência da Evolução nunca ensinou nada disso e, praticada corretamente, não pode ensinar qualquer coisa desse tipo, pois a ciência em si não tem conteúdo moral ou ético, para o bem ou para o mal. Quer a ciência seja a Física, quer a Biologia Evolutiva, ela somente nos ensina como é e como funciona o mundo observável. Ciências como a Física, a Química, a Geologia, a Fisiologia e a Neurobiologia, exatamente como a Biologia Evolutiva, não admitem causas sobrenaturais para as ações dos átomos, a energia do sol, a saúde ou as doenças do corpo humano ou os poderes do cérebro humano. Estas ciências reconhecem somente causas naturais, materiais, e nós nos baseamos em suas teorias naturalistas quando construímos aviões, sintetizamos novos plásticos, ouvimos a previsão do tempo ou consultamos os nossos médicos. Não aplicaríamos princípios religiosos a essas atividades, da mesma forma que não procuraríamos médicos, engenheiros ou químicos para nos darem orientação moral. O mesmo ocorre com a Ciência da Evolução: nem mais nem menos materialista do que qualquer outra ciência, ela não oferece orientação moral, somente uma análise desapassionada sobre como funcionam e como se formaram os sistemas biológicos. Qual o uso que faremos dessas informações, cabe aos indivíduos e à sociedade decidir.

APÊNDICE II

COMO ESTE DOCUMENTO FOI PRODUZIDO

Atendendo a convite dos presidentes de suas respectivas sociedades, representantes* da American Society of Naturalists (ASN), da Society for the Study of Evolution (SSE), da Society for Molecular Biology and Evolution (SMBE), da Ecological Society of America (ESA), da Society of Systematic Biologists (SSB), da Genetics Society of America (GSA), da Animal Behavior Society (ABS) e da Paleontological Society (PS) reuniram-se em Indianapolis, Indiana, de 22 a 23 de abril de 1995, para discutir a necessidade de se preparar um relatório que definisse os desafios e as oportunidades com que a Ciência da Evolução estava se deparando. O propósito desse documento seria o de servir como declaração sobre a natureza e a importância deste campo, para ser utilizada, de modo igual, pelos responsáveis pelas políticas, por educadores e cientistas.

Foi reunido um grupo de trabalho representando as principais disciplinas da Biologia Evolutiva, para fazer uma minuta do documento de trabalho a ser apresentada aos membros das nossas respectivas sociedades. Por ocasião do workshop de abril de 1995, foram eleitos os co-presidentes D. Futuyma (editorial) e T. Meagher (organizacional), para redigirem um rascunho de propostas para a

obtenção de financiamento para o apoio a workshops destinados a elaborar o relatório e a coordenar e supervisionar sua redação e publicação. Este projeto recebeu o apoio da A. P. Sloan Foundation e da National Science Foundation. Foram publicados comunicados sobre a existência do grupo de trabalho e suas incumbências nas revistas *The American Naturalist*, *Ecology*, *Evolution*, *Genetics*, *Molecular Biology and Evolution* e *Science*.

O grupo de trabalho reuniu-se em outubro de 1995 (em Lawrenceville, NJ) e em março de 1996 (em Chicago, IL) para discutir o conteúdo do relatório e distribuir as tarefas de redação e pesquisa. Entre as reuniões, os membros do grupo de trabalho mantiveram contatos regulares via e-mail. O relatório foi distribuído para os conselhos executivos das sociedades científicas relevantes em 1996-1997, a fim de receber críticas e comentários, e uma cópia do documento foi colocada na Internet em 1997, para ser analisada e comentada pela comunidade científica em geral, com anúncios e informações de acesso colocados em várias das revistas mencionadas acima. A reunião final do grupo de trabalho realizou-se em abril de 1997 (em Palo Alto, CA), para tratar de questões de balanço geral do documento final e nomear um grupo de trabalho menor para supervisionar a publicação definitiva do relatório.

*Douglas Futuyma (ASN), Leslie Real (ASN, ESA), Thomas Meagher (SSE), Walter Fitch (SMBE), Carol Lynch (SSE), Linda Maxson (SMBE), Charles Langley (GSA), J. John Sepkoski, Jr. (PS), Zuleyma Tang-Martinez (ABS) e Michael Donoghue (SSB), Mark Courtney como observador para a NSF.

APÊNDICE III

GLOSSÁRIO DE TERMOS FREQUENTEMENTE USADOS

Alelo: Uma de várias formas alternativas de um gene, que difere das outras formas na seqüência de nucleotídeos e, geralmente, em seu efeito sobre determinado caráter.

Alelos neutros: Dois ou mais alelos que não diferem quanto ao seu efeito sobre o valor adaptativo. Alelos deste tipo são chamados "*seletivamente neutros*".

Biodiversidade: O número de alelos ou categorias taxonômicas de uma área geográfica específica (abrangendo desde uma região localizada até a Terra inteira). O número de categorias taxonômicas é frequentemente descrito como "*diversidade taxonômica*" ou, simplesmente, "*diversidade*."

Caráter: Um traço específico, p. ex., "dentes molares". Um *estado de caráter* é uma de várias formas alternativas de um traço, p.ex., o número específico de molares. Um *caráter quantitativo* varia de maneira contínua (p. ex., peso) e não descontínua, geralmente devido aos efeitos tanto do ambiente como da ação de vários ou muitos genes, daí o termo *caráter "poligênico"*.

Categoria taxonômica (ou *taxon*, pl. *taxa*): Entidade denominada na classificação biológica, como uma espécie (p.ex., *Homo sapiens*) ou uma ordem (p.ex., Primatas). *Categoria taxonômica superior* é uma categoria acima do nível de espécie (p.ex., um gênero ou uma família) e idealmente representa um grupo de espécies descendentes de seu ancestral comum mais recente.

Deriva genética: Mudanças aleatórias nas frequências dos alelos dentro de uma população, devidas a uma distribuição aleatória de genes.

Desenvolvimento: As mudanças que um organismo individual sofre durante sua vida, desde o ovo, a semente, etc., passando pela maturidade, até a morte.

Espécie: No conceito da maioria dos biólogos estudiosos da Evolução, uma espécie é uma população de organismos que – real ou potencialmente – trocam genes por meio de cruzamentos e são reprodutivamente isolados de outras populações desse tipo

por diferenças biológicas que reduzem ou impedem a troca de genes. *Especiação* é a origem de duas ou mais espécies pela divisão de uma espécie ancestral em populações reprodutivamente isoladas.

Extinção: A morte de todos os indivíduos de uma população, uma espécie ou uma classe taxonômica superior, em determinado local.

Extinção em massa: Grande aumento do número de extinções (com uma concomitante diminuição da diversidade) ao longo de um intervalo de tempo geologicamente curto (anos até muitos milhares de anos).

Fenótipo: Característica(s) observável(is) de um organismo, p.ex., cor dos olhos, frequência respiratória, número de descendentes produzidos. O fenótipo é frequentemente determinado tanto por fatores genéticos como ambientais.

Filogenia: O padrão histórico de ramificação, produzido pela especiação ou pelo isolamento de populações, que resultou em uma diversidade de categorias taxonômicas ou de populações diferenciadas.

Fixação: A condição de um alelo que substitui todos os outros alelos em uma população, de modo que sua frequência é igual a 1 (i.é., 100%).

Fluxo gênico: Movimento de genes de uma população para outra (geralmente da mesma espécie), resultante do deslocamento de indivíduos ou de seus gametas.

Fóssil: Qualquer vestígio reconhecível de um organismo antigo, preservado em um sítio geológico.

Frequência alélica: Proporção de cópias de um gene em uma população representando um alelo específico. Se a população tem N indivíduos, cada um com 2 cópias do gene, o número total de genes na população é $2N$.

Gameta: Uma célula, como um óvulo ou um espermatozóide, que se une a outra célula para formar um novo organismo.

Gene: Unidade da hereditariedade, geralmente uma seqüência de DNA que codifica uma proteína ou outro produto que influi no de-

envolvimento de um ou mais caracteres. Cada aminoácido de uma cadeia de proteína é codificado por um ou mais conjuntos de três bases (tríades) específicos, constituídos de quatro tipos de bases nucleotídicas.

Genótipo: Uma combinação específica de alelos em um ou mais locos. Organismos como os humanos têm duas cópias de cada gene em cada um da maioria dos locos (um proveniente da mãe e um proveniente do pai); o genótipo em determinado loco é *homozigoto* se as duas cópias forem do mesmo alelo, e *heterozigoto* se forem alelos diferentes.

Loco (pl., locos): O local de um cromossomo que é ocupado por um gene; este termo é freqüentemente usado para se referir ao próprio gene.

Mutação: Alteração da seqüência do DNA de um gene, originando-se daí um novo alelo.

Pleiotropismo: Os efeitos de um único gene sobre mais de um caráter.

Polimorfismo: A presença, em uma população, de dois ou mais alelos num determinado loco genético.

População: Grupo local de indivíduos de uma espécie; em organismos de reprodução sexuada, os membros de uma população cruzam entre si mais freqüentemente do que com membros de outras populações.

Seleção: Abreviação de "*seleção natural*," i.é., diferenças consistentes na taxa de sobrevivência ou de reprodução entre genótipos ou alelos diferentes, devido a diferenças nos fenótipos por eles produzidos.

Teoria coalescente: Um segmento da teoria da Genética de Populações, que utiliza as relações entre seqüências de DNA para inferir os processos evolutivos que afetaram genes e populações.

Valor adaptativo: A contribuição para a geração seguinte de um genótipo, em relação à de outros genótipos, refletindo a sua probabilidade de sobrevivência e sua capacidade reprodutiva.

APÊNDICE IV

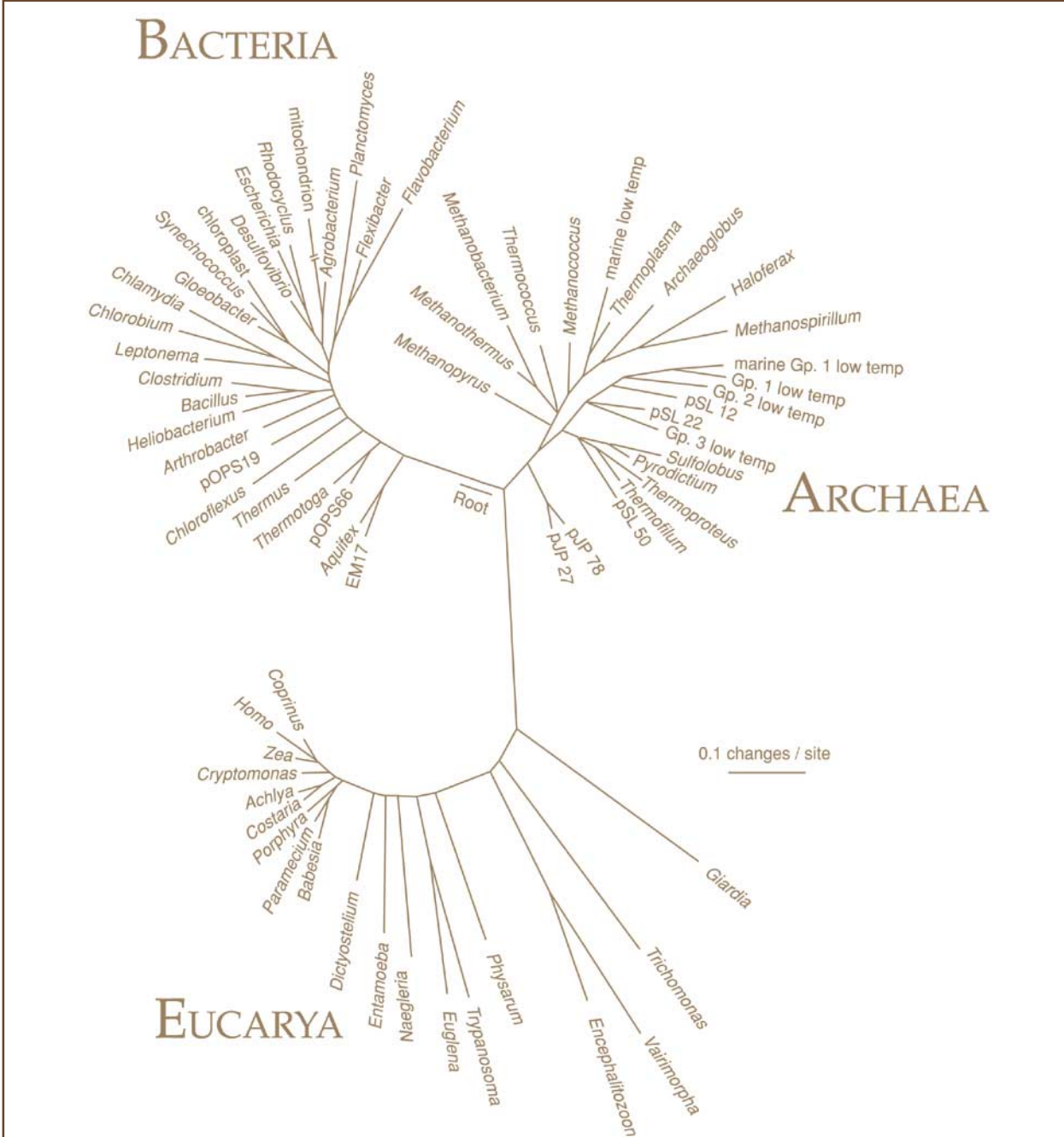
ASSOCIAÇÃO ENTRE A PESQUISA EVOLUTIVA E AS MISSÕES DE ÓRGÃOS OFICIAIS

Descrevemos aqui um campo emergente, o da Biologia Evolutiva Aplicada, que inclui pesquisas orientadas diretamente para necessidades da sociedade, bem como uma pesquisa básica que claramente constitui pré-requisito para o desenvolvimento de aplicações. O progresso nessas áreas tem uma relação direta com as missões de diversos órgãos e irá claramente contribuir para suas necessidades e objetivos. De fato, certos órgãos apoiam a pesquisa em algumas das subdisciplinas da Biologia Evolutiva. Entretanto, muitos dos órgãos relacionados abaixo têm financiado muito pouco da pesquisa evolutiva que poderia impulsionar seus objetivos. Exemplos de possíveis associações entre órgãos oficiais e áreas da pesquisa evolutiva relevantes para suas missões incluem:

- **National Institutes of Health (NIH) (Institutos Nacionais de Saúde):** Evolução e diversidade da organização do genoma; Evolução Molecular; teoria da Genética de Populações; mapeamento de LCQ (locos de características quantitativas); evolução dos mecanismos de desenvolvimento; Morfologia e Fisiologia Evolutivas; mecanismos de adaptação a estresses ambientais; co-evolução (de patógenos ou parasitas e hospedeiros); técnicas numéricas e analíticas para o uso de dados moleculares; epidemiologia genética; diagnóstico genético; evolução da resistência a drogas em microorganismos; variação humana; abordagens evolutivas da base biológica do comportamento humano; mecanismos de comportamento relacionados com funções cognitivas; funções hormonais e seus efeitos sobre o comportamento.
- **U.S. Department of Justice (Departamento de Justiça dos EUA):** Identificação genética; genética de populações de polimorfismos moleculares; métodos analíticos.
- **U.S. Department of Agriculture (USDA) (Departamento de Agricultura dos EUA):** Variação genética e mapeamento de LCQ de plantas; evolução molecular e evolução do desenvolvimento das plantas; sistemas de cultivo de plantas; fisiologia evolutiva de plantas, animais domésticos e insetos; resistência natural a pragas em plantas selvagens; genética, ecologia, comportamento e sistemática de plantas, insetos, nematódeos, fungos e outros patógenos de plantas; co-evolução parasita/hospedeiro; genética e ecologia evolutiva dos organismos de solo; evolução da resistência a toxinas naturais e a pesticidas e herbicidas sintéticos; análise estatística e numérica de dados.
- **Environmental Protection Agency (EPA) (Agência de Proteção Ambiental):** Genética, Ecologia e Evolução aplicadas à biorremediação; evolução microbiana; adaptação a mudanças ambientais globais e locais; genética e adaptabilidade de populações pequenas e/ou ameaçadas; biodiversidade (incluindo sistemática, biogeografia, evolução das interações entre espécies e paleobiologia das mudanças das comunidades).
- **U.S. Department of the Interior (Departamento do Interior dos EUA):** Biorremediação de ambientes danificados; genética e fisiologia evolutivas dos recursos florestais e de pesca; adaptação a mudanças ambientais globais e locais; genética e adaptabilidade de populações pequenas e/ou ameaçadas; evolução dos ciclos de vida e dos sistemas de cultivo/criação de populações de safra; análise de biodiversidade (p. ex., inventário, sistemática, biogeografia, percepção remota do habitat, interações entre espécies); métodos teóricos, estatísticos e numéricos.
- **Department of Defense (DOD) (Departamento de Defesa dos EUA):** Sistemática, genética e ecologia evolutiva de parasitas, patógenos e vetores de doenças; sistemática e ecologia evolutiva de organismos marinhos; adaptação a mudanças globais

passadas e presentes; caracterização genética de indivíduos pelo DNA (“fingerprinting”).

- **National Air and Space Administration (NASA) (Administração Nacional Aero-Espacial); National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA) (Administração Nacional Oceanográfica e Atmosférica):** Análise da biodiversidade da vegetação e dos sistemas marinhos (incluindo sistemática, biogeografia, ecologia evolutiva); efeitos da composição das espécies, das interações entre espécies e da variação genética sobre os processos dos ecossistemas; adaptação a mudanças ambientais globais e locais; estudos paleobiológicos de comunidades e ambientes; métodos estatísticos e analíticos; origens da vida e exobiologia; adaptação a ambientes extremos.
- **World Health Organization (Organização Mundial da Saúde):** Epidemiologia e biogeografia de doenças; evolução da resistência a doenças; aparecimento de doenças novas; relações ecológicas e evolutivas entre doenças e seus vetores.
- **UNESCO (UNEP—United Nations Environmental Programme) (Programa Ambiental das Nações Unidas):** O apoio dado A *Estimativa da Biodiversidade Global (Global Biodiversity Assessment)* do UNEP cita a importância dos estudos paleobiológicos sobre respostas biológicas às mudanças globais e descreve a importância da Biologia Evolutiva para a nossa compreensão da biodiversidade e seu manejo (24).
- **Indústria:** As descrições acima das aplicações passadas e potenciais da Ciência da Evolução a objetivos tais como a biorremediação, o desenvolvimento de produtos naturais e a biotecnologia deixam claro que diversas indústrias considerarão útil apoiar as pesquisas em áreas como a análise comparativa de genes e genomas; mapeamento de LCQ de microrganismos; a genética evolutiva de organismos transgênicos e suas interações com espécies selvagens; co-evolução em sistemas microbianos; adaptabilidade e ecologia evolutiva dos organismos de solo, ervas daninhas e espécies que constituem pragas; evolução da resistência a antibióticos, pesticidas e herbicidas; análises adaptativas das propriedades químicas de plantas e outras espécies; sistemática e biodiversidade de microrganismos, plantas e outras espécies.
- **Fundações particulares:** Fundações particulares podem exercer um papel essencial no lançamento de pesquisas em direções que não podem ser financiadas de imediato por órgãos federais. Nesta categoria, projetos de pesquisas verdadeiramente inovadoras e, por isso, de natureza “de alto risco/altos ganhos”; projetos interdisciplinares e com probabilidades de se situarem entre as áreas tradicionalmente financiadas pelos órgãos públicos; ou que estão fora de moda (talvez por exigirem coleta de mais dados sobre temas tradicionais) têm maiores probabilidades de se beneficiarem da flexibilidade que fundações particulares muitas vezes podem exercer.



Árvore filogenética universal, mostrando as relações entre Bacteria (p.ex., a maioria das bactérias e algas verdes-azuis), Archaea (p. ex., metanógenos e halófilos) e Eucarya (p. ex., protistas, plantas, animais e fungos).