

Capítulo 2



A base evolutiva da ecologia

CONTEÚDOS DO CAPÍTULO

- 2.1 Introdução
- 2.2 Evolução por seleção natural
- 2.3 Evolução em nível intraespecífico
- 2.4 Ecologia da especiação
- 2.5 Os efeitos das mudanças climáticas sobre a evolução e a distribuição das espécies
- 2.6 Os efeitos da deriva continental sobre a ecologia evolutiva
- 2.7 Interpretando os resultados da evolução: convergentes e paralelos

CONCEITOS-CHAVE

Neste capítulo, você:

- observará que Darwin e Wallace, os dois responsáveis pela teoria da evolução por seleção natural, foram essencialmente ecólogos
- entenderá que as características das populações variam espacialmente, tanto na escala macrogeográfica quanto na local, e que parte dessa variação é herdável
- perceberá que a seleção natural pode agir muito rápido sobre a variação de caracteres hereditários – podemos estudá-la em ação e controlá-la experimentalmente
- entenderá que o transplante recíproco de indivíduos de uma dada espécie para dentro do hábitat de outra pode mostrar a existência de um ajuste altamente especializado entre os organismos e seus ambientes
- verificará que a origem das espécies requer o isolamento reprodutivo de populações, bem como que a seleção natural força a divergência delas
- perceberá que a seleção natural ajusta os organismos em relação ao seu passado – ela não antecipa o futuro

- compreenderá que a história evolutiva das espécies restringe o que a seleção natural futura pode alcançar
- entenderá que a seleção natural pode produzir formas semelhantes a partir de linhagens ancestrais muito diferentes (evolução convergente) ou a mesma amplitude de formas em populações que se tornaram isoladas (evolução paralela)

Como disse o grande biólogo russo-americano Dobzansky, “nada faz sentido em biologia, se considerado fora do contexto evolutivo”. Da mesma forma, muito pouco faz sentido em evolução, se for considerado fora do contexto ecológico; a ecologia fornece as diretrizes básicas por meio das quais o “jogo evolutivo” se desenvolve. Ecólogos e especialistas em biologia evolutiva necessitam da compreensão recíproca de suas disciplinas para o entendimento dos padrões e processos-chave em suas áreas.

2.1 Introdução

A Terra é habitada por uma multiplicidade de tipos de organismos. Sobre a superfície do globo, eles não estão distribuídos aleatoriamente nem como uma mistura homogênea. Qualquer área considerada, mesmo em escala continental, contém apenas uma parcela da variedade de espécies presentes na Terra. Por que existem tantos tipos de organismos? Por que suas distribuições são tão restritas? Respostas adequadas para essas questões ecológicas dependem fundamentalmente da compreensão dos processos evolutivos que levaram à diversidade e à distribuição atualmente existentes.

Até recentemente na história da biologia, a ênfase com a diversidade era sobre como usá-la (p. ex., em medicamentos), exibi-la em zoológicos e jardins botânicos e catalogá-la em museus (Quadro 2.1). Sem a compreensão de como a diversidade se desenvolveu, tais catalogações se parecem mais com uma coleção de selos do que com uma coleção científica. A contribuição definitiva de Charles Darwin e Alfred Wallace foi ter fornecido aos ecólogos as bases científicas para a compreensão dos padrões de diversidade e distribuição sobre a face da Terra.

as espécies são tão especializadas que quase sempre inexistem em quase todos os lugares

2.2 Evolução por seleção natural

Darwin e Wallace (Figura 2.1) eram ecólogos (embora a base do trabalho deles tenha sido desenvolvida antes de o termo ecologia ter sido proposto) que estiveram expostos diretamente à diversidade da natureza. Na qualidade de naturalista, Darwin empreendeu uma viagem exploratória pelo mundo, na expedição do HMS *Beagle* (1831-36), registrando e coletando em uma enorme variedade de ambientes. Gradualmente, ele desenvolveu a opinião de que a diversidade existente na natureza era o resultado de um processo evolutivo, no qual a *seleção natural* favorecia algumas variantes intraespecíficas por meio da “luta pela sobrevivência”.

Darwin e Wallace eram ecólogos



2.1 MARCOS HISTÓRICOS

Uma breve história do estudo da diversidade

A percepção da diversidade de organismos vivos e onde eles vivem é parte do conhecimento que a espécie humana acumula e transmite através de gerações. Os povos caçadores/colhedores necessitavam (e ainda necessitam) de conhecimento detalhado da história natural dos seus ambientes para ter sucesso na obtenção de alimento e, ao mesmo tempo, escapar dos perigos de envenenamento ou predação. Os Arawaks, nativos da floresta equatorial sul-americana, sabem onde encontrar e como capturar os animais de porte existentes ao seu redor, bem como os nomes das árvores e como elas podem ser usadas.

O imperador chinês Shen Nung, antes de 2000 a.C., foi talvez o primeiro a escrever uma obra sobre plantas úteis, e Dioscorides, no primeiro século d.C., descreveu 500 espécies de plantas medicinais, ilustrando muitas delas.

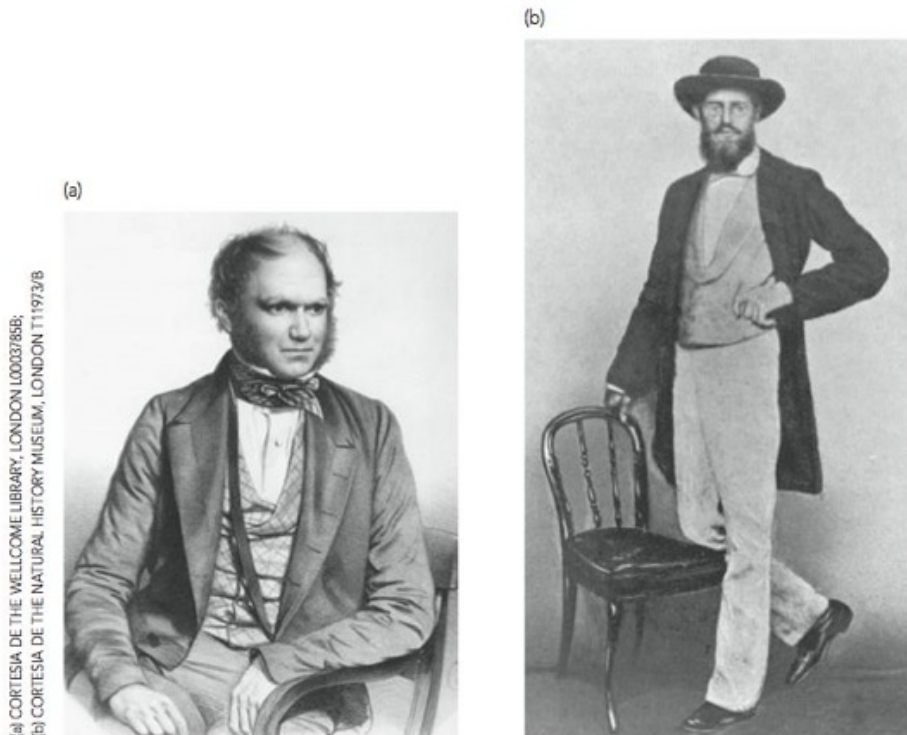
As coleções de espécies vivas em zoológicos e jardins botânicos também possuem uma longa história – certamente remontam à Grécia do século sétimo a.C. O impulso para coletar a diversidade da natureza desenvolveu-se no Ocidente no século XVII, quando alguns indivíduos ganhavam a vida encontrando espécimes interessantes para coleções particulares. John Tradescant, o pai (morto em 1638), e John Tradescant, o filho (1608-1662), dedicaram a maior parte de suas vidas coletando plantas e importando espécimes vivos para os jardins botânicos da realeza e da nobreza. O pai foi o primeiro botânico a visitar a Rússia (1618), de onde trouxe muitas plantas vivas; seu filho fez três visitas ao Novo Mundo (1637, 1642 e 1654), a fim de coletar espécimes das colônias americanas.

Pessoas de alto poder aquisitivo construíram vastas coleções em museus particulares. Elas mesmas viajaram ou enviaram viajantes em busca de novidades das terras novas, à medida que eram descobertas e colonizadas. Naturalistas e artistas (geralmente a mesma pessoa) acompanhavam as principais viagens de exploração, para relatar e trazer para casa coleções da diversidade de artefatos e organismos encontrados, vivos ou mortos. Os estudos de taxonomia e sistemática desenvolveram-se e proliferaram – pela taxonomia, os vários tipos de organismos receberam nomes e a sistemática proporcionou os sistemas para classificá-los e catalogá-los.

Foram estabelecidos os maiores museus nacionais (o British Museum, em 1759, e o Smithsonian, Washington, em 1846), com base, em grande parte, em doações de coleções particulares. Como os jardins zoológicos e botânicos, o papel principal dos museus foi o de promover uma exposição pública da diversidade existente na natureza, especialmente em relação ao novo, às curiosidades e ao raro.

Não havia necessidade de explicar a diversidade, pois bastava a teoria bíblica da criação do mundo em sete dias. Entretanto, a ideia de que a diversidade existente na natureza tinha “evoluído” no tempo, pela divergência progressiva de estoques pre-existentes, começou a ser discutida entre o final do século XVIII e começo do século XIX. Em 1844, uma publicação anônima, *The Vestiges of Creation* (Os Vestígios da Criação), introduziu a ideia de que as espécies animais descenderam de outras espécies.

Ele se ocupou desse tema nos 20 anos seguintes, mediante um estudo detalhado e considerável troca de correspondência com seus amigos, à medida que preparava o principal estudo para publicação, com todas as evidências cuidadosamente ordenadas. Porém, ele não teve pressa em publicar seus resultados.

**Figura 2.1**

Fotografias de (a) Charles Darwin (litografia de T.H. Maguire, 1849) e (b) Alfred Russel Wallace, 1862.

Em 1858, Wallace escreveu para Darwin, descrevendo em toda a sua essência a mesma teoria da evolução. Wallace era um entusiasmado naturalista amador, que já havia lido o diário de Darwin sobre a viagem do *Beagle* e, de 1847 a 1852, juntamente com seu amigo H.W. Bates, explorou e coletou nas bacias dos rios Amazonas e Negro, e de 1854 a 1862 realizou uma longa expedição no arquipélago malaio. Em seu leito, em 1858, lembrou: “durante um surto de calor e de febre intermitente, de repente tive a ideia (da seleção natural). Eu pensei sobre tudo antes do surto terminar... Eu acredito ter finalizado o primeiro esboço no dia seguinte”.

Nos dias de hoje, a competição pela fama e por recursos financeiros fatalmente levaria a conflitos quanto à prioridade – quem teria tido a ideia primeiro. Em vez disso, num claro exemplo de falta de egoísmo científico, os esboços das ideias de Darwin e Wallace foram apresentados em coautoria em uma reunião da Linnean Society em Londres. A obra *On the Origin of Species*, de Darwin, foi preparada às pressas e publicada em 1859, podendo ser considerado o primeiro livro-texto importante em ecologia (os ecólogos principiantes deveriam ler, pelo menos, o seu terceiro capítulo).

Tanto Darwin quanto Wallace tinham lido a obra *An Essay on the Principle of Population*, publicada por Malthus em 1798. O ensaio de Malthus tratava de populações humanas, cujas taxas intrínsecas de crescimento, caso não fossem

a influência do ensaio de Malthus sobre Darwin e Wallace

controladas, segundo ele, seriam capazes de duplicar a cada 25 anos, eventualmente saturando o planeta. Malthus acreditava que a limitação de recursos diminuía o crescimento das populações e impunha limites aos seus tamanhos, e que doenças, guerras e outros tipos de catástrofes também controlavam o crescimento populacional. Como naturalistas de campo experientes, Darwin e Wallace entenderam que o argumento de Malthus se aplicava com força igual aos reinos vegetal e animal.

Darwin fez registros sobre a elevada fecundidade de algumas espécies – um único indivíduo do molusco marinho *Doris* pode produzir 600.000 ovos; um nematóide parasito do gênero *Ascaris* pode produzir 64 milhões. Mas ele reconheceu que cada espécie “deve sofrer destruição em algum período de sua vida e durante alguma estação do ano ou em anos ocasionais; caso contrário, levando-se em conta o princípio do crescimento geométrico, seus números se tornariam tão descomunais que nenhum país poderia suportar tal densidade”. Em um dos primeiros exemplos de estudo em ecologia de populações, Darwin contou todas as plântulas que emergiram de uma parcela de terra cultivada de 91,44 por 60,96 cm de comprimento e largura, respectivamente: “Do total de 357, não menos do que 295 foram destruídas, principalmente por moluscos e insetos”. Ambos os autores, então, enfatizaram que muitos indivíduos morrem antes de poderem se reproduzir e nada contribuem para as gerações futuras. Entretanto, os dois tendiam a ignorar o importante fato de que aqueles indivíduos que sobrevivem numa população podem deixar um número variável de descendentes.

A teoria da evolução por seleção natural baseia-se, portanto, em uma série de verdades confirmadas:

verdades
fundamentais da
teoria evolutiva

- 1 Os indivíduos que compõem uma população de uma dada espécie não são idênticos.
- 2 Parte da variação entre indivíduos é herdável – isto é, tem base genética e, por isso, capaz de ser transmitida aos descendentes.
- 3 Todas as populações poderiam crescer a uma taxa que saturaria o ambiente; mas, de fato, a maioria dos indivíduos morre antes da reprodução e muitos (comumente todos) se reproduzem aquém de sua taxa máxima. Por isso, em cada geração, os indivíduos de uma dada população representam somente uma parte daqueles que “poderiam” ter chegado lá, provenientes da geração anterior.
- 4 Ancestrais diferentes deixam um número diferente de descendentes (descendentes, *não* somente filhos); nem todos eles contribuem igualmente para as gerações seguintes. Em consequência, aqueles que contribuem em maior número têm a mais elevada influência nas características hereditárias das gerações subsequentes.

Evolução significa mudança, no tempo, das características herdáveis de uma população ou espécie. Dadas essas quatro verdades, fica evidente que as características hereditárias que definem uma população inevitavelmente irão mudar. A evolução é inevitável.

“a sobrevivência do
mais apto”?

Mas quais indivíduos fazem contribuições desproporcionalmente maiores para as gerações seguintes e, em consequência, determinam a direção que a evolução toma? A resposta é: aqueles que foram mais capazes de sobreviver

aos riscos e às catástrofes do ambiente em que nasceram e cresceram, bem como aqueles que, tendo sobrevivido, foram favorecidos reprodutivamente pelos ambientes onde viviam. Dessa forma, as interações entre organismos e seus ambientes – a essência da ecologia – apoia-se no âmago do processo de evolução por seleção natural.

O filósofo Herbert Spencer descreveu o processo como “a sobrevivência daquele com maior valor adaptativo” e a frase entrou para a linguagem do cotidiano – o que é lamentável. Primeiro, sabemos hoje que a sobrevivência é somente parte da história; a reprodução diferencial é muitas vezes igualmente importante. Contudo, mais preocupante é que, mesmo se nos limitarmos à sobrevivência, a frase não nos leva a lugar nenhum. Quem são os de maior valor adaptativo? – aqueles que sobrevivem. Quem sobrevive? – aqueles de maior valor adaptativo. Não obstante, a expressão valor adaptativo (*fitness*) é geralmente usada para descrever o sucesso de indivíduos no processo de seleção natural. Em determinado ambiente, alguns indivíduos sobreviverão melhor, reproduzirão mais e irão deixar mais descendentes – eles terão maior valor adaptativo do que outros.

Darwin tinha sido bastante influenciado pelos avanços dos agricultores e pecuaristas – por exemplo, a extraordinária variedade de pombos, cães e outros animais domésticos que haviam sido deliberadamente criados pela seleção de pais com caracteres melhorados. Ele e Wallace viram a natureza fazendo a mesma coisa – “selecionando” aqueles indivíduos que sobreviveram de populações que se multiplicavam em excesso – daí então a expressão “seleção natural”. Porém, mesmo essa expressão pode dar uma impressão errada. Existe uma grande diferença entre a seleção natural e aquela provocada pelo homem. A seleção artificial tem um objetivo definido – obter um cereal mais produtivo, criar um cão de estimação mais atrativo ou uma vaca que produza mais leite. A natureza, contudo, não tem objetivos. A evolução acontece porque alguns indivíduos sobreviveram e se reproduziram com mais sucesso, não porque eles foram de alguma forma escolhidos ou selecionados como melhoramentos para o futuro.

Por isso, pode-se dizer que os ambientes existentes no passado selecionaram características particulares dos indivíduos que vemos nas populações atuais. Tais características são “apropriadas” aos ambientes dos dias de hoje somente porque estes tendem a permanecer inalterados ou, pelo menos, mudar muito vagarosamente. Será visto no final deste capítulo que, quando os ambientes mudam com maior rapidez, em geral sob a influência humana, os organismos podem se achar, por um tempo, “abandonados” pelas experiências de seus ancestrais.

2.3 Evolução em nível intraespecífico

O mundo natural não é composto de um *continuum* de tipos de organismos, cada um se sobrepondo ao seu próximo; reconhecemos os limites existentes entre um tipo de organismo e outro. Num dos grandes feitos das ciências biológicas, Lineu, em 1735, idealizou um sistema ordenado para denominar as diferentes categorias. A genialidade deste deve-se, em parte, ao reconhecimento da existência de atributos, tanto de plantas quanto de animais, que não eram fa-

a seleção natural não tem nenhum objetivo futuro

para entendermos a evolução das espécies, precisamos entender a evolução intraespecífica

cilmente modificados pelo ambiente, e que essas características “conservativas” eram especialmente úteis para classificar os organismos. Nas angiospermas, a forma das flores é particularmente estável. Não obstante, dentro do que reconhecemos como uma espécie, geralmente existe considerável variação, da qual uma parte é hereditária. Afinal, é dentro do espectro dessa variação intraespecífica que os especialistas em melhoramento animal e vegetal trabalham. Na natureza, parte dessa variação intraespecífica está claramente correlacionada com variações ambientais e representam especializações em nível local.

Darwin denominou seu livro *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, porém a evolução por seleção natural é responsável por muito mais do que criar novas espécies. A seleção natural e a evolução ocorrem dentro da espécie e sabemos, hoje, que podemos estudá-las atuando durante o tempo de duração de nossas próprias vidas. Além disso, precisamos estudar como a evolução ocorre em nível intraespecífico, caso queiramos entender a origem de espécies novas.

2.3.1 Variação geográfica intraespecífica

as características de uma espécie podem variar ao longo de sua amplitude de distribuição geográfica

Considerando que os ambientes experimentados por uma espécie em partes distintas de sua distribuição diferem entre si (pelo menos em parte), devemos esperar que a seleção natural tenha favorecido a existência de variantes das espécies em diferentes locais. Porém, a evolução força as características populacionais a divergirem entre si: (i) somente se existir variação hereditária suficiente sobre a qual a seleção possa agir e (ii) desde que as forças seletivas que favorecem a divergência sejam suficientemente fortes para contrapor a miscigenação e a hibridação de indivíduos de locais diferentes. Duas populações não divergirão completamente se seus membros (ou, no caso das plantas, seus grãos de pólen) migrarem continuamente entre elas, acasalando-se e misturando seus genes.

Arabis fecunda (sapphire rockcress) é uma espécie herbácea perene rara, restrita aos solos de afloramentos calcários no oeste de Montana. Na realidade, a espécie é tão rara que existem apenas 19 populações, separadas em dois grupos (“de alta” e “de baixa” altitude) por uma distância de aproximadamente 100 km. A possível existência de adaptação local, neste caso, é de importância prática: quatro das populações de baixa altitude estão sob a ameaça da expansão de áreas urbanas e podem requerer reintrodução de outros lugares, em caso de serem mantidas. A reintrodução pode falhar se a adaptação local for demasiadamente pronunciada. A observação das plantas em seus próprios habitats e a verificação das diferenças existentes entre elas não nos dirão se houve adaptação local no sentido evolutivo. As diferenças podem simplesmente resultar de respostas imediatas a ambientes contrastantes, realizadas por plantas que são essencialmente as mesmas. Nesse sentido, plantas de baixa e elevada altitudes foram cultivadas juntas no mesmo jardim (Figura 2.2a), eliminando assim qualquer influência de diferenças ambientais. Os locais de altitude baixa estavam mais sujeitos à seca: tanto o ar quanto o solo estavam mais quentes e secos; nos locais de cultivo no mesmo jardim, as plantas de altitude baixa eram de fato significativamente mais tolerantes à seca: por exemplo, elas apresentaram uma maior “eficiência no uso da água” (sua taxa de perda de água pelas

(a) Experimentos no mesmo jardim



(b) Experimentos de transplantes recíprocos



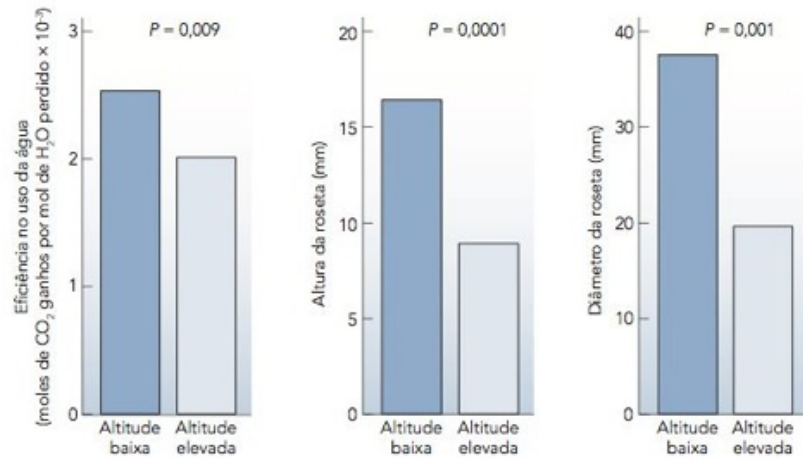
Figura 2.2

Experimentos no mesmo jardim (a) e de transplantes recíprocos (b) comparam a *performance* de organismos de diferentes populações da mesma espécie. No primeiro, os organismos são coletados de diversas fontes sob as mesmas condições. No último, organismos de dois (ou mais) habitats são coletados de seu próprio habitat e cultivados junto a organismos residentes em seu próprio habitat, em um delineamento “equilibrado” de tal forma que todos os organismos são cultivados em habitats “nativos” e todos em habitats “exóticos”.

folhas foi pequena quando comparada à taxa de assimilação de dióxido de carbono), tendo sido também muito mais altas e “mais amplas” (Figura 2.3).

Uma diferença em escala espacial muito menor foi demonstrada em um local denominado Abraham’s Bosom, na costa norte do país de Gales. Nesse local há um mosaico de habitats muito diferentes, junto à margem entre costas marinhos rochosos e pastagens. Em muitos desses habitats, ocorre uma espécie comum de gramínea (*Agrostis stolonifera*). A Figura 2.4 exibe o mapa do local e uma das transecções na qual as plantas foram amostradas; ela também apresenta os resultados, quando as plantas, localizadas nos pontos de amostragem ao longo da transecção, foram cultivadas no mesmo jardim. Segmentos

variação ao longo
de distâncias muito
curtas



DE MOOR ET AL., 2001

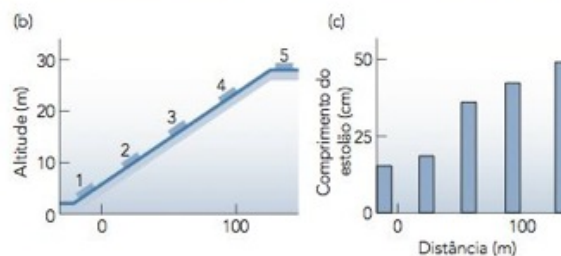
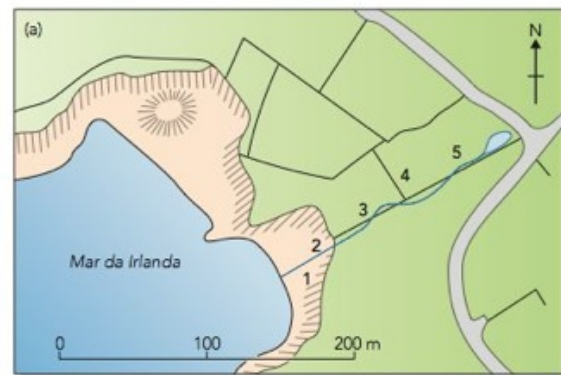
Figura 2.3

Quando plantas de *Arabis fecunda* provenientes de locais de baixa (propensos à seca) e de elevada altitudes foram cultivadas juntas no mesmo jardim, houve adaptação local; aquelas oriundas de baixa altitude tiveram significativamente maior eficiência no uso da água, além de formarem rosetas mais altas.

de caules dessa gramínea formam raízes rapidamente, de modo que vários indivíduos independentes enraizados podem ser clonados a partir de uma única planta obtida no campo. Cada uma de quatro plantas obtidas de cada ponto de amostragem estava representada por cinco réplicas clonais (delas mesmas) enraizadas. As plantas se propagam mediante a emissão de caules (estolões) sobre a superfície do solo; o crescimento das plantas foi comparado por meio da

Figura 2.4

(a) Mapa de Abraham's Bosom; local escolhido para um estudo sobre ocorrência de evolução ao longo de distâncias pequenas. A área verde corresponde à pastagem manejada; a área castanho-clara corresponde aos costões rochosos direcionados para o mar. Os números indicam os locais onde a gramínea *Agrostis stolonifera* foi amostrada. Observe que a área toda tem uma extensão de apenas 200 m. (b) Uma transecção perpendicular à área de estudo, mostrando uma mudança gradual da pastagem para as condições do costão rochoso. (c) Comprimento médio dos estolões produzidos no jardim experimental pelas plantas coletadas a partir da transecção.



DE ASTON & BRADSHAW, 1966

medição dos comprimentos desses estolões. No campo, foi constatado que as plantas localizadas nos costões formavam apenas estolões curtos, enquanto os das plantas de pastagem eram longos. No jardim experimental, tais diferenças foram mantidas, embora os pontos de amostragem estivessem afastados por apenas 30 m aproximadamente – certamente dentro da amplitude de dispersão dos grãos de pólen entre plantas. De fato, ao longo da transecção, houve correspondência entre a mudança gradual do ambiente e a mudança gradual do comprimento dos estolões, presumidamente com base genética, já que esta foi aparente no mesmo jardim experimental. Mesmo ao longo desta escala pequena, as forças de seleção parecem sobrepujar as forças de hibridação.

Por outro lado, seria um erro imaginar que a seleção local sempre se sobressai em relação à hibridação, ou seja, que todas as espécies exibem variantes geograficamente distintas com base genética. Por exemplo, em um estudo com *Chamaecrista fasciculata*, uma leguminosa anual ocorrente em habitats alterados no leste da América do Norte, foram cultivadas plantas num mesmo jardim experimental, as quais foram coletadas no local “original” ou transplantadas de distâncias afastadas deste relativas a 0,1, 1, 10, 100, 1.000 e 2.000 km. Cinco características foram medidas: germinação, sobrevivência, biomassa da parte vegetativa, produção de frutos e o número de frutos produzidos por semente plantada. Porém, para todos os parâmetros, em todas as repetições, houve pouca ou mesmo nenhuma evidência de adaptação local, exceto em escala espacial maior (p. ex., Figura 2.5). Existe “adaptação local”, mas claramente ela não é tão local assim.

Podemos também testar se os organismos evoluíram para se tornarem especializados em viver em ambientes locais. Isto é realizado mediante experimentos de *transplantes recíprocos* (ver Figura 2.2b), comparando seus desempenhos quando cultivados “em casa” (i.e., nos seus habitats originais) e “longe de casa” (i.e., no habitat dos outros).

Podem ser difícil detectar especializações locais em animais transplantando-os para os habitats dos outros; se não forem satisfatórios, serão abandonados pela maioria das espécies. Porém, invertebrados, tais como os corais e as anêmonas-do-mar, são sedentários, e alguns podem ser retirados de um local e estabelecidos em outro. A anêmona-do-mar *Actinia tenebrosa* é encontrada nas poças dos cabos existentes na costa de Nova Wales do Sul, Austrália. Ayre (1985) escolheu

transplantes recíprocos testam o ajuste entre organismos e seu ambiente – anêmonas-do-mar transplantadas em cada habitat das outras

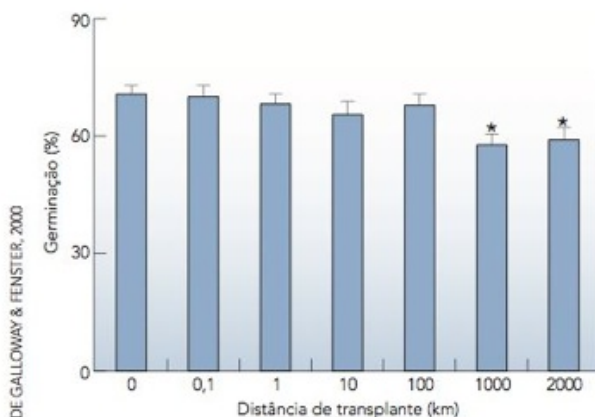


Figura 2.5

Porcentagem de germinação, em um jardim experimental, de populações de *Chamaecrista fasciculata* provenientes do local ou transplantadas de diferentes distâncias ao longo de uma transecção no Kansas, para testar a existência de adaptação local. Os dados de 1995 e 1996 foram agrupados porque não diferem estatisticamente. As populações que diferem daquela do habitat original ($P < 0,05$) são indicadas por asterisco. A adaptação local ocorre somente na escala espacial maior.

três colônias localizadas em cabos distantes 4 km entre si, nos quais a anêmona era abundante. Dentro de cada colônia, ele selecionou três locais para transplante (cada um com extensão de 3 a 5 m de comprimento) sobre os quais dispôs três faixas de 1 m de largura cada – duas para receber as anêmonas dos locais afastados e uma para “transplantar” os indivíduos do próprio local. Ayre removeu todas as anêmonas presentes nas áreas experimentais e nelas realizou os transplantes. As anêmonas multiplicam-se por clonagem, produzindo uma prole de juvenis assexuados. O número de juvenis produzidos por adulto foi usado como uma medida do desempenho das anêmonas provenientes do próprio e de outros locais.

A proporção de adultos encontrados produzindo juvenis 11 meses mais tarde é apresentada na Tabela 2.1. As anêmonas originalmente coletadas em Green Island tiveram maior sucesso na produção de juvenis, após serem transplantadas tanto do próprio local quanto de fora, e não apresentaram qualquer especialização aos seus próprios ambientes. Entretanto, em todos os outros experimentos uma maior proporção de anêmonas produziu juvenis no próprio hábitat do que naqueles afastados dele: uma forte evidência da evolução de especialização local. Em experimentos posteriores, Ayre (1995) retirou anêmonas de vários locais, conforme havia feito antes, mas as manteve por um período de aclimação em um local comum, antes de transplantá-las dentro do delineamento experimental de transplantes recíprocos. Tal teste, de grau mais rigoroso, confirmou os resultados mostrados na Tabela 2.1.

Um outro experimento do tipo transplante recíproco foi conduzido com o trevo branco (*Trifolium repens*), o qual forma clones em pastagens manejadas. Para determinar se as características de cada clone correspondiam às características de seus ambientes, Turkington e Harper (1979) removeram plantas de posições marcadas no campo e as multiplicaram por clonagem num ambiente comum de uma estufa. Depois disso, transplantaram amostras de cada clone para os gramados dos locais da vegetação de onde eles tinham sido retirados,

um experimento de transplante recíproco envolvendo uma planta

Tabela 2.1

Experimento de transplantes recíprocos com a anêmona-do-mar *Actinia tenebrosa*: a, b e c são as três réplicas em cada colônia. Em cada caso é mostrada a proporção de adultos que foram encontrados produzindo jovens. Os transplantes de volta para os sítios originais são mostrados em negrito.

PROCEDÊNCIA	TRANSPLANTADAS PARA		
	GREEN ISLAND	SALMON POINT	STRICKLAND BAY
Green Island	a 0,42	0,68	0,78
	b 0,80	0,63	0,75
	c 0,67	0,62	0,61
Salmon Point	a 0,11	0,42	0,13
	b 0,18	0,43	0,28
	c 0,00	0,50	0,40
Strickland Bay	a 0,11	0,06	0,33
	b 0,00	0,06	0,27
	c 0,04	0,20	0,27

bem como para os locais de onde todos os outros haviam sido retirados. As plantas foram mantidas em crescimento por um ano antes de serem removidas, secadas e pesadas. O peso médio das plantas de trevo transplantadas no seu próprio ambiente foi de 0,89 g, enquanto o das provenientes de longe foi somente de 0,52 g, correspondendo a uma diferença estatística altamente significativa.

Os indivíduos de trevo foram escolhidos de manchas em que predominavam quatro espécies de gramíneas. Por isso, em um segundo experimento, amostras de clones foram plantadas em parcelas experimentais contendo populações das quatro gramíneas em alta densidade (Figura 2.6). A produção média dos trevos cultivados com as gramíneas vizinhas originais foi de 59,4 g; a produção média com as gramíneas “estranhas” foi de 31,9 g, correspondendo novamente a uma diferença altamente significativa. Assim, os clones de trevo na pastagem evoluíram e se tornaram especializados, de tal forma que eles apresentam melhor desempenho (crescem mais) no seu próprio ambiente e com seus vizinhos mais próximos.

Na maioria dos exemplos até agora, as variantes geográficas das espécies foram identificadas, mas não as forças seletivas que as favorecem. Isto não é verdadeiro para o próximo exemplo. O gupi (*Poecilia reticulata*), um pequeno

seleção natural por predação: um experimento de campo controlado sobre evolução de peixes

DE TURKINGTON & HARPER, 1979

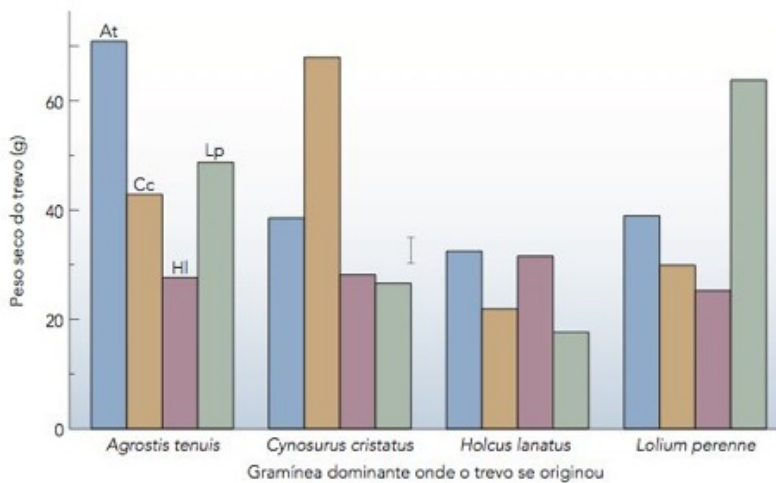


Figura 2.6

Indivíduos de trevo branco (*Trifolium repens*) foram coletados em manchas de um campo de pastagem permanente, nas quais predominavam quatro espécies de gramíneas: *Agrostis tenuis* (At), *Cynosurus cristatus* (Cc), *Holcus lanatus* (Hl) e *Lolium perenne* (Lp). Os indivíduos de trevo foram multiplicados por clonagem e transplantados (em todas as combinações possíveis) para parcelas que tinham sido semeadas com as quatro espécies de gramíneas. Os histogramas mostram o peso médio dos clones transplantados após o crescimento durante 12 meses. A barra vertical indica a diferença entre a altura de qualquer par de colunas que é estatisticamente significativa ($P < 0,05$). Observe, no painel dos quatro histogramas da esquerda, como o trevo que veio de uma mancha de *Agrostis tenuis* cresceu significativamente melhor na presença desta gramínea (At) do que na de qualquer outra espécie. (Cc, Hl, Lp). Padrões equivalentes são vistos para o trevo originário de manchas de *Cynosurus cristatus* e *Lolium perenne* (crescimento mais pronunciado do trevo com Cc e Lp, respectivamente). O trevo originário de manchas de *Holcus lanatus* não seguiu a tendência geral, crescendo tão bem com At quanto com Hl.

peixe de água doce do nordeste da América do Sul, tem sido o material utilizado em uma série clássica de experimentos evolutivos. Em Trinidad, muitos rios fluem nas encostas voltadas para o norte e são subdivididos por cachoeiras que isolam as populações de peixes presentes acima e abaixo das quedas d'água. Os gupis estão presentes em quase todos esses corpos d'água; nas partes mais baixas, em direção à foz, eles se deparam com várias espécies de peixes predadores, os quais inexistem nas altitudes maiores, próximas às nascentes. As populações de gupis de Trinidad diferem entre si em quase todos os atributos que os biólogos examinaram. Entre estes, 47 tendem a variar de forma associada (eles *covariam*) e com a intensidade de risco aos predadores. Essa correlação sugere que as populações de gupis têm sido sujeitas à seleção natural pelos predadores. Mas o fato de dois fenômenos terem correlação não prova que um é causa do outro. Somente experimentos conduzidos sob condições controladas podem estabelecer causa e efeito.

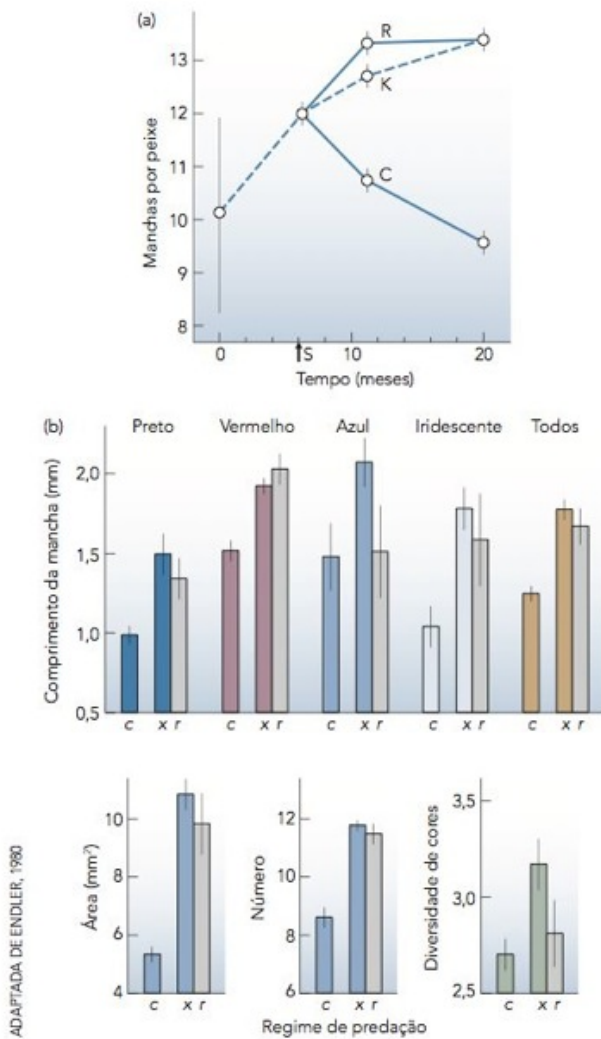
Onde os gupis foram total ou parcialmente excluídos dos predadores, os machos apresentam ornamentação brilhante, com número e tamanho diferentes de manchas coloridas (Figura 2.7). As fêmeas são opacas, pouco ornamentadas e inconspícuas (para nós, pelo menos). Sempre que estudamos a seleção natural em ação, torna-se claro que nela estão envolvidas concessões. Para cada força de seleção que favorece mudança existe outra em oposição, em resistência à mudança. A cor nos gupis machos é um bom exemplo. As fêmeas dos gupis preferem acasalar-se com os machos mais vistosos – mas estes são os mais prontamente capturados por predadores porque são mais facilmente vistos.

Esse fato estabelece a base para alguns experimentos reveladores sobre ecologia evolutiva. Populações de gupis foram estabelecidas em tanques localizados numa estufa e expostos a diferentes intensidades de predação. O número de manchas coloridas por gupi caiu rápida e acentuadamente quando a população sofreu intensa predação (Figura 2.8a). Após, em um experimento de campo, 200 gupis foram removidos de um local próximo à foz do Rio Aripo, onde os predadores eram comuns, e introduzidos em local próximo às nascentes, onde não existiam nem gupis nem predadores. Os gupis transplantados prosperaram no novo local e dentro de dois anos os machos tinham mais manchas, que eram também maiores e mais variadas em cor (Figura 2.8b). A escolha por parte das fêmeas em favor dos machos mais decorados e vistosos tinha levado a um efeito

Figura 2.7

Macho e fêmea de gupie (*Poecilia reticulata*), mostrando dois machos coloridos em comportamento de corte com uma fêmea tipicamente pouco vistosa.



**Figura 2.8**

(a) Experimento que demonstra alterações em populações de gupis (*Poecilia reticulata*) expostas aos predadores em tanques experimentais. O gráfico mostra mudanças no número de manchas coloridas por peixe em tanques com diferentes populações de peixe predador. A população inicial foi coletada deliberadamente de uma variedade de locais, com vistas a proporcionar alta variabilidade desta característica, sendo introduzida no tanque no início (tempo zero). No tempo S, predadores pouco eficazes (*Rivulus hartii*) foram introduzidos nos tanques R; uma alta intensidade de predação foi imposta aos tanques C pela introdução do predador voraz *Crenicichila alta*; os tanques K continuaram sem predadores (linhas verticais representam \pm dois EP). O número de manchas por peixe diminuiu nos tratamentos com o predador perigoso, mas aumentou na ausência de peixes ou de predadores fracos. (b) Resultados de um experimento de campo. A população de gupis, oriunda de uma localidade com presença de predadores vorazes (c), foi transferida para um riacho contendo apenas predadores pouco eficazes (*Rivulus hartii*) e até esse momento era desprovida de gupis (x). Outro arroio próximo, contendo gupis e *R. hartii*, foi utilizado como controle (r). Os resultados correspondem aos gupis coletados nos três locais dois anos após as introduções. Observe o quanto x e r, os locais somente com predação fraca, convergiram e mudaram drasticamente da população fonte com predadores perigosos, c. Na ausência de predadores fortes, o tamanho, o número e a diversidade de manchas coloridas aumentaram significativamente em 2 anos.

dramático na ostentação de seus descendentes, mas isso aconteceu somente porque os predadores não reverteram o rumo da seleção.

A velocidade das mudanças evolutivas nesse experimento na natureza foi tão alta quanto aquela observada em experimentos com seleção artificial em laboratório. Muito mais peixes foram produzidos em relação aos que poderiam sobreviver (em torno de 14 gerações de peixes ocorreram nos 23 meses em que o experimento foi realizado), e houve uma variação genética considerável nas populações sobre as quais a seleção natural poderia agir.

2.3.2 Variação intraespecífica com pressões de seleção provocadas pelo homem

Não chega a ser surpreendente que alguns dos exemplos mais dramáticos da seleção natural em operação tenham sido desencadeados pelas forças ecológicas da poluição ambiental – estas podem provocar mudanças rápidas sob a

a seleção natural pela poluição: a evolução de uma mariposa melânica

influência de pressões de seleção expressivas. Durante e após a Revolução Industrial, a poluição atmosférica deixou “impressões digitais” nos locais mais imprevisíveis. O *melanismo industrial* é o fenômeno em que formas pretas ou escuras de espécies de mariposas e outros organismos têm surgido de forma predominar em populações de áreas industriais. Um gene dominante é responsável pela produção em excesso do pigmento melânico preto nos indivíduos escuros. O melanismo industrial é conhecido em muitos países industrializados, incluindo algumas partes dos EUA (p. ex., Pittsburgh), e mais de 100 espécies de mariposas desenvolveram formas de melanismo industrial.

O registro mais antigo de uma espécie a evoluir nesse sentido foi o da mariposa *Biston betularia*; o primeiro espécime escuro foi capturado em Manchester, Inglaterra, em 1848. Em 1895, cerca de 98% da população dessa mariposa em Manchester era melânica. Após muitos anos mais de poluição, um levantamento de larga escala realizado entre 1952 e 1970 revelou a presença de 20 mil espécimes de *B. betularia* das formas típicas e melânicas na Grã-Bretanha (Figura 2.9). Os ventos na Grã-Bretanha são ocidentais, espalhando poluentes industriais (especialmente fumaça e dióxido de enxofre) para a direção leste. As formas melânicas estavam concentradas na direção leste e inexistiam completamente nas partes não poluídas do oeste da Inglaterra, Gales, norte da Escócia e Irlanda.

As mariposas são predadas por aves insetívoras que utilizam a visão para caçar. Num experimento de campo, um grande número de mariposas melânicas e não melânicas (pálidas, “típicas”) foram criadas e liberadas em números iguais numa área rural, predominantemente não poluída, do sul da Inglaterra. Do total de 190 mariposas que foram capturadas por aves, 164 eram do tipo escuras e 26 eram típicas. Um estudo equivalente foi conduzido numa área industrial próxima à cidade de Birmingham. O dobro de formas escuras foi recapturado em relação às típicas. Isso mostra que uma pressão seletiva significativa foi exercida pela predação por aves e que as mariposas da forma típica tiveram nítida desvantagem nos ambientes industriais poluídos (onde sua coloração clara contrastava com o substrato coberto de fuligem), enquanto a forma melânica esteve em desvantagem nos locais rurais livres de poluição (Kettlewell, 1955).

Na década de 1960, entretanto, os ambientes industrializados na Europa Ocidental e nos EUA começaram a mudar, à medida que o petróleo e a eletricidade começaram a substituir o carvão e uma legislação foi aprovada com vistas a estabelecer zonas livres de fumaça e a reduzir a emissão industrial de dióxido de carbono (ver Capítulo 13). A frequência da forma melânica, então, com uma rapidez extraordinária, recuou para níveis próximos aos verificados anteriormente à industrialização (Figura 2.10).

As forças de seleção em operação, primeiro a favor e depois contra as formas melânicas, estavam claramente relacionadas à poluição industrial, mas a ideia de que as formas melânicas foram favorecidas simplesmente porque elas encontravam-se camufladas em relação ao substrato enfumacado pode ser apenas parte da história. As mariposas repousam nos troncos das árvores durante o dia e as formas não melânicas são adequadamente camufladas pelo substrato revestido por musgos e líquens. A poluição industrial

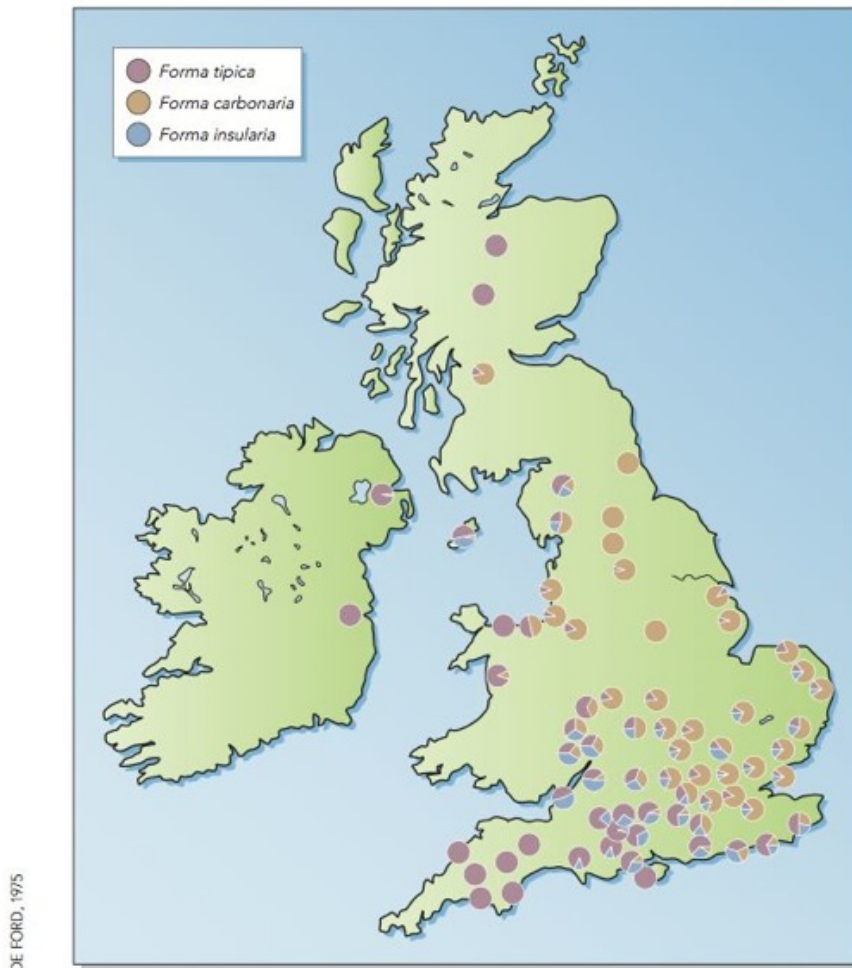


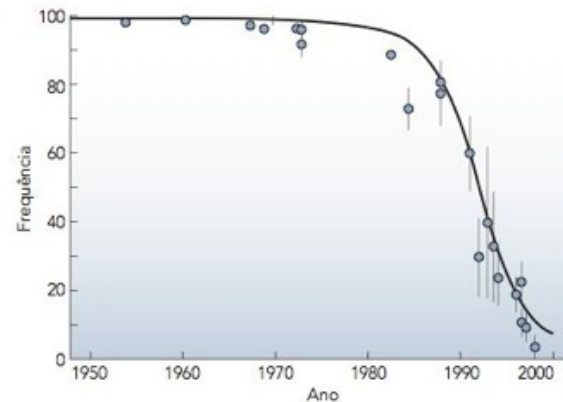
Figura 2.9

Locais na Grã-Bretanha e Irlanda onde as frequências das formas pálida (*forma típica*) e melânica de *Biston betularia* foram registradas por Kettlewell e colaboradores. No total, mais de 20 mil espécimes foram examinados. A forma melânica principal (*forma carbonaria*) era abundante próximo às áreas industriais e onde os ventos ocidentais prevalentes carregam poluentes atmosféricos para a direção leste. Uma forma melânica adicional (*forma insularia*, que se parece com uma forma intermediária, devido à presença de diversos genes que controlam o caráter escuro) esteve também presente, porém permaneceu oculta onde os genes para a *forma carbonaria* estavam presentes.

não somente escureceu o substrato das mariposas; a poluição atmosférica, especialmente o SO_2 , destruiu a maioria dos musgos e líquens dos troncos das árvores. De fato, a distribuição das formas melânicas na Figura 2.9 ajusta-se acuradamente às áreas nas quais os troncos das árvores eram propensos a perder sua cobertura de líquens como resultado do SO_2 , e assim deixaram de proporcionar uma camuflagem efetiva para as formas não melânicas. Desse modo, a poluição por SO_2 pode ter sido tão importante quanto a por fumaça no contexto da seleção das mariposas melânicas.

Figura 2.10

Mudança na frequência da forma *carbonaria* da mariposa *Biston betularia* na área de Manchester a partir de 1950, cobrindo o período onde a poluição por fumaça foi controlada e a frequência diminuiu drasticamente. As linhas verticais representam os erros-padrão.



ADAPTADA DE COOK ET AL., 1999

seleção natural por poluição – a evolução da tolerância a metais pesados pelas plantas

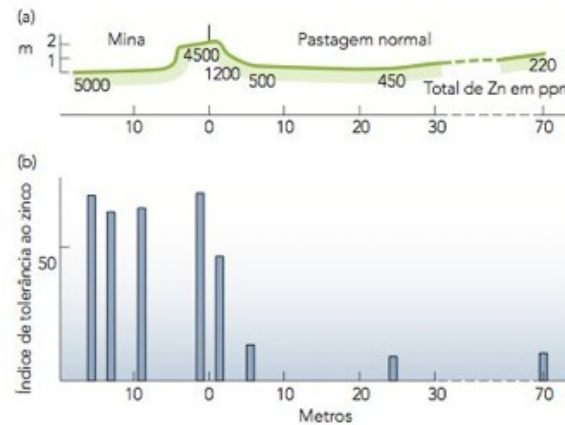
Algumas plantas são tolerantes a uma outra forma de poluição: a presença de metais pesados tóxicos, tais como chumbo, zinco e cobre, os quais contaminam o solo após a mineração. As populações de plantas das áreas contaminadas podem ser tolerantes, enquanto nas bordas dessas áreas, em distâncias muito pequenas, pode ocorrer uma transição entre formas tolerantes e não tolerantes (Figura 2.11). Em alguns casos, tem sido possível medir a velocidade da evolução. Formas tolerantes ao zinco, pertencentes à gramínea *Agrostis capillaris*, foram obtidas como resultado da evolução sob torres de rede elétricas de zinco galvanizado, de 20 a 30 anos após a sua construção (Al-Hiyaly et al., 1988).

2.3.3 Evolução e coevolução

É fácil ver que uma população de plantas sujeitas a secas repetidas apresenta propensão a desenvolver uma tolerância à escassez de água e que um animal submetido repetidamente a invernos severos está propenso a desenvolver hábitos de hibernação ou um envoltório protetor espesso. Porém, em resposta, as secas não se tornam menos rigorosas nem os invernos mais amenos. As condições físicas não são herdadas: elas não deixam descendentes e não estão

Figura 2.11

A gramínea *Anthoxanthum odoratum* coloniza solos de uma mina antiga altamente contaminados com zinco (Zn). Isso é possível porque a gramínea desenvolveu formas tolerantes ao zinco. (a) Amostras da gramínea ao longo de uma transecção foram coletadas a partir de uma mina (em Trelogan, Gales do Norte) até uma pastagem circundante (as concentrações de zinco são mostradas em partes por milhão, ppm), e foram testadas quanto a tolerância ao zinco, tendo como critério o comprimento das raízes de plantas cultivadas em uma solução nutritiva contendo zinco em excesso. (b) O índice de tolerância ao zinco caiu de forma acentuada na distância de 2 a 5 m do limite da mina.



ADAPTADA DE PUTMAN, IN JAIN & BRADSHAW, 1986

sujeitas à seleção natural. Mas a situação é bastante diferente quando duas espécies interagem: predador com a presa, parasito com o hospedeiro, competidores vizinhos entre si. A seleção natural pode selecionar, de uma população de parasitos, aquelas formas que são mais eficientes para infectar seus hospedeiros. Porém, isso coloca imediatamente em cena as forças de seleção natural que favorecem os hospedeiros mais resistentes. À medida que evoluem, elas exercem mais pressão sobre a capacidade do parasito de infectar. Hospedeiro e parasito são, então, cativos numa seleção recíproca infinita: eles coevoluem. Em diversas outras interações ecológicas, as duas partes não são antagônicas, mas se beneficiam mutuamente umas das outras: *mutualistas*. Polinizadores e suas plantas, e leguminosas e suas bactérias fixadoras de nitrogênio, são exemplos bem conhecidos. No Capítulo 8, abordaremos coevolução com certo detalhamento; quando retornarmos a mais aspectos evolutivos da ecologia.

2.4 A ecologia da especiação

Vimos que a seleção natural pode forçar populações de plantas e animais a mudar suas características – a evoluir. Mas nenhum dos exemplos que consideramos envolveu a evolução de uma espécie nova. Na verdade, *On the Origin of Species*, de Darwin, aborda seleção natural e evolução, mas não trata verdadeiramente da origem das espécies! Mariposas (*Biston betularia*) “escuras” e “normais” são formas dentro de uma espécie, não espécies diferentes. De maneira semelhante, as diferentes formas de crescimento das gramíneas nos costões e pastagens de Abraham’s Bosom e as variedades pouco vistosa e vistosa de gupis são apenas classes genéticas locais. Nenhuma apresentou atributos suficientes para ser elevada ao *status* de uma espécie distinta. Todavia, quando queremos saber qual o critério utilizado como justificativa para elevar duas populações ao *status* de espécie, nos deparamos com sérias dificuldades.

2.4.1 O que entendemos por “espécie”?

Os cínicos têm dito, com um certo grau de verdade, que uma espécie é o que um competente taxonomista considera como tal. Darwin considerou as espécies (assim também os gêneros) como “meras combinações artificiais feitas por conveniência”. Por outro lado, na década de 1930, dois biólogos americanos, Ernst Mayr e Theodosius Dobzhansky, propuseram um teste empírico que poderia ser usado para decidir se duas populações eram parte de uma mesma espécie ou de duas espécies diferentes. Eles reconheceram organismos como membros de uma mesma espécie caso eles pudessem, pelo menos potencialmente, se acasalar na natureza e produzir prole fértil. Eles chamaram de *espécie biológica* uma espécie testada e definida deste modo. Nos exemplos que usamos anteriormente neste capítulo, sabemos que as *B. betularia* melânicas e normais podem se acasalar e que sua prole é completamente fértil; isso também é verdadeiro para os gupis pouco vistosos e vistosos e para as plantas dos tipos diferentes de *Agrostis capillaris*. Elas são variações intraespecíficas – e não espécies distintas.

espécies biológicas
não trocam genes
umas com as outras

especiação ortodoxa

especiação simpátrica
e alopátrica

Na prática, entretanto, os biólogos não aplicam o teste de Mayr-Dobzhansky para reconhecer uma espécie; não há tempo e recursos suficientes para tal. O mais importante é que o teste reconhece um elemento crucial dentro do processo evolutivo. Duas partes de uma população podem evoluir em espécies distintas somente se algum tipo de barreira impedir o fluxo gênico entre elas. Se os membros de duas populações são capazes de hibridar e seus genes são combinados e redistribuídos na progênie, então a seleção natural nunca poderá torná-los verdadeiramente distintos.

O cenário mais ortodoxo para a especiação compreende muitos estágios (Figura 2.12). Primeiro, duas subpopulações tornam-se geograficamente isoladas e a seleção natural leva à adaptação genética aos seus ambientes locais. A seguir, como um *subproduto* dessa diferenciação genética, surge entre as duas um grau de isolamento reprodutivo. Este pode ser, por exemplo, uma diferença no ritual de corte, tendendo a impedir o cruzamento *a priori*. Isto constitui um isolamento “pré-zigótico”. Alternativamente, a prole em si pode simplesmente apresentar uma viabilidade reduzida. A seguir, numa fase de *contato secundário*, as duas subpopulações se reencontram. Os híbridos entre os indivíduos de diferentes subpopulações apresentam agora baixa aptidão, pois não são literalmente nem uma coisa nem outra. Em cada uma das duas subpopulações, a seleção natural favorecerá qualquer atributo que *reforce* o isolamento reprodutivo, especialmente características pré-zigóticas, impedindo a produção de prole híbrida de baixa aptidão. Essas barreiras reprodutivas então consolidam a distinção entre o que agora são duas espécies separadas.

Seria errado, contudo, imaginar que todos os exemplos de especiação se ajustam a este cenário ortodoxo (Schluter, 2001). Primeiro, o contato secundário

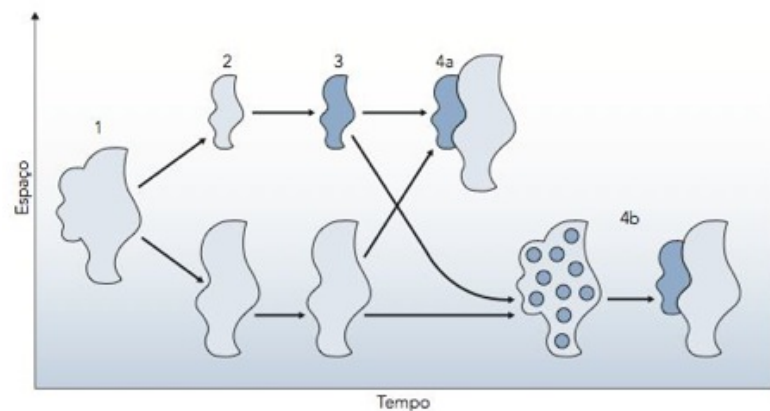


Figura 2.12

O cenário ortodoxo da especiação ecológica. Uma espécie uniforme com uma grande amplitude (1) se diferencia em subpopulações (2; por exemplo, separadas por barreiras geográficas ou dispersas em diferentes ilhas), as quais se tornam geneticamente isoladas umas das outras (3). Após a evolução por isolamento, elas podem se encontrar novamente, quando são já incapazes de hibridar (4a), e se tornam espécies biológicas verdadeiras, ou produzem híbridos de menor aptidão (4b), nos quais a evolução pode favorecer atributos que impedem o intercruzamento entre as “espécies emergentes” até que se sejam espécies biológicas verdadeiras.

pode nunca ocorrer. Esta seria uma especiação “alopátrica” pura (i.e., com toda a divergência ocorrendo em subpopulações em locais *diferentes*). Isto é provável especialmente em espécies de ilhas, as quais são examinadas a seguir.

Segundo, tem havido apoio crescente à ideia de que não é necessária uma fase do isolamento físico: isto é, a especiação “simpátrica” é possível (a divergência que ocorre em subpopulações no *mesmo* local). Uma circunstância na qual isto parece ocorrer é onde insetos forrageiam em mais de uma espécie de planta hospedeira, e onde cada uma requeira especialização dos insetos para sobrepujar as defesas das plantas. (Nos capítulos 3 e 7, são examinadas mais profundamente a defesa de recursos do consumidor e a especialização.) Particularmente persuasiva é a existência de um contínuo de populações de insetos que forrageiam em mais do que uma planta hospedeira, através da diferenciação de populações em “raças de hospedeiros” (subpopulações coexistentes que se especializam em diferentes plantas hospedeiras, mas trocam genes em uma taxa de mais do que 1% por geração), até espécies distintas porém filogeneticamente próximas, que se especializam em seus hospedeiros específicos (Drès & Mallet, 2001). Este *continuum* nos lembra que a origem de uma espécie, seja alopátrica ou simpátrica, é um processo, não um evento. Para a formação de uma nova espécie, como o cozimento de um ovo, há algum grau de liberdade a respeito de quando está completo.

Os mesmos tópicos são a seguir ilustrados pelo caso extraordinário de duas espécies de gaivotas. A gaivota *Larus fuscus* originou-se na Sibéria e colonizou progressivamente na direção oeste, formando uma cadeia ou cline de formas diferentes, expandindo-se para a Grã-Bretanha e Islândia (Figura 2.13). As formas vizinhas ao longo do contínuo são distintas, mas hibridam rapidamente na natureza. As populações vizinhas são, portanto, consideradas como parte da mesma espécie e os taxonomistas dão a elas o *status* de “subespécies” somente (p. ex., *Larus fuscus graellsii* e *Larus fuscus fuscus*). As populações da gaivota, entretanto, também se expandiram na direção leste da Sibéria, nova-

evolução em gaivotas

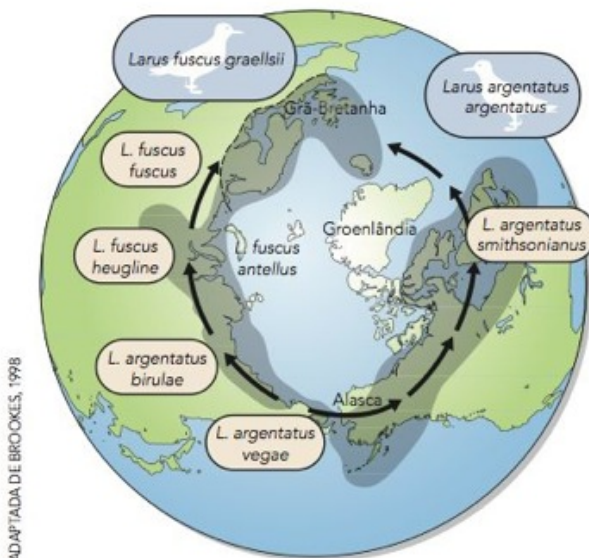


Figura 2.13

Duas espécies de gaivotas, *Larus fuscus graellsii* e *Larus argentatus argentatus*, divergiram a partir de um ancestral comum à medida que foram colonizando e circundando o hemisfério norte. Onde ocorrem juntas no norte da Europa, não conseguem cruzar, sendo claramente reconhecidas como duas espécies distintas. Entretanto, ao longo de suas distribuições, encontram-se conectadas por uma série de raças ou subespécies, as quais inter cruzam livremente.

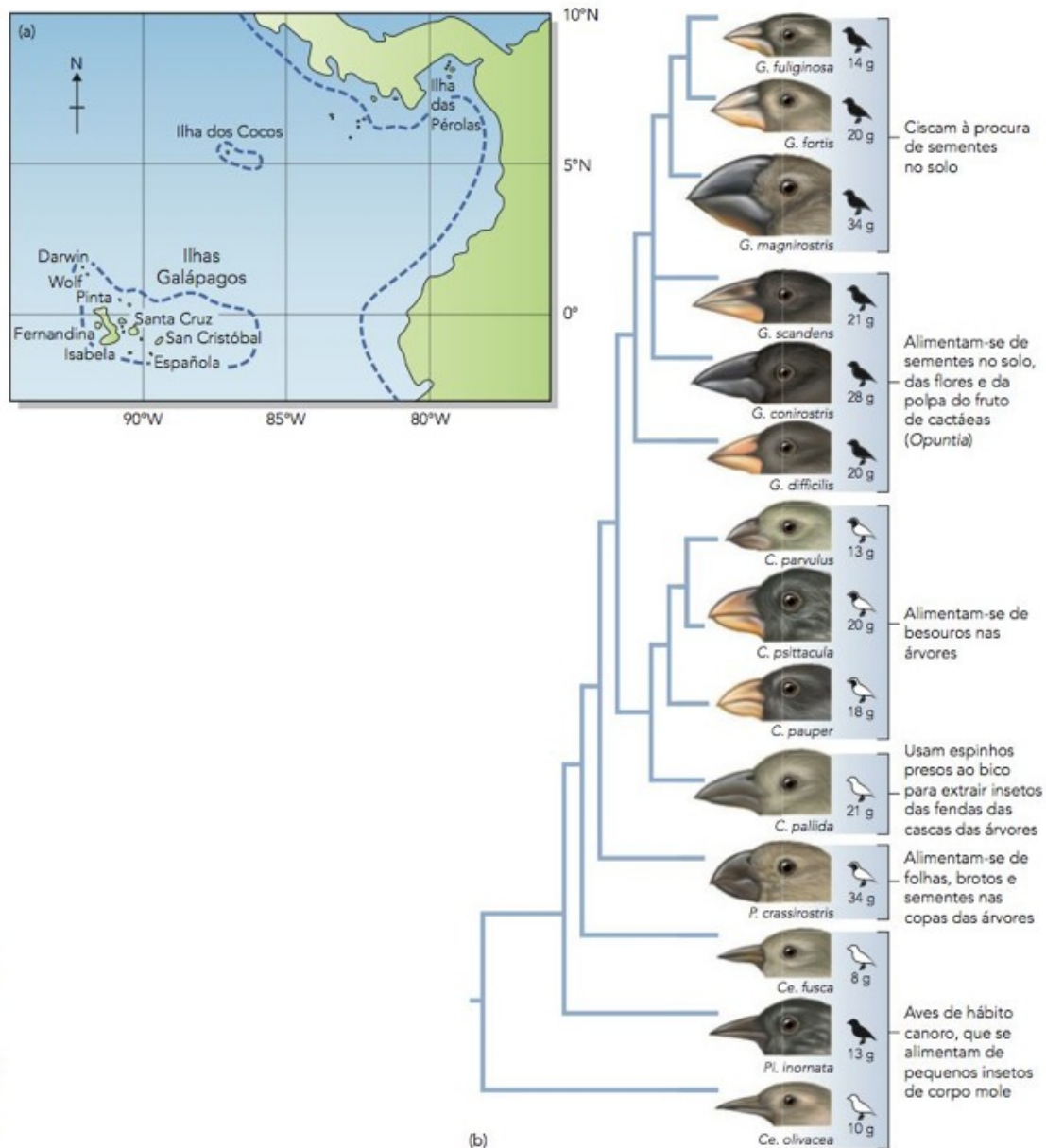
mente formando um contínuo de formas que hibridam livremente. Juntas, as populações que se expandiram para o leste e oeste circundam o hemisfério norte. Elas se encontram e se sobrepõem no norte da Europa. Lá, os contínuos oriundos do leste e oeste divergiram tanto que é fácil identificá-los, sendo reconhecidos como duas espécies distintas, *Larus fuscus* e *Larus argentatus*. Além disso, as duas espécies não hibridam; elas tornaram-se espécies biológicas verdadeiras. Assim, podemos perceber como duas espécies distintas evoluíram a partir de um estoque original e que os estágios de suas divergências permanecem inalterados no contínuo que as conecta.

2.4.2 Ilhas e especiação

os tentilhões de Darwin

Contudo, quando uma população se divide em populações completamente isoladas, especialmente quando se dispersam para diferentes ilhas, é que elas mais prontamente divergem em espécies diferentes. O mais célebre exemplo de evolução e especiação em ilhas é o caso dos tentilhões de Darwin, no arquipélago de Galápagos. Galápagos é constituído de ilhas vulcânicas isoladas no Oceano Pacífico, a aproximadamente 1.000 km a oeste do Equador e a 750 km da Ilha dos Cocos, que dista 500 km da América Central. A mais de 500 m acima do nível do mar, a vegetação é do tipo campestre aberta. Abaixo dessa altitude, situa-se uma zona úmida de floresta intercalada em uma faixa de costa de vegetação desértica com algumas espécies endêmicas de *Opuntia* (*Cactaceae*). Quatorze espécies de tentilhões são encontradas nas ilhas, havendo razões mais do que suficientes para supor que eles evoluíram de uma única espécie ancestral, que invadiu as ilhas a partir do continente centro-americano.

Permanecendo isolados nas ilhas, os tentilhões de Galápagos irradiaram em uma diversidade de grupos de espécies com ecologias contrastantes (Figura 2.14). Os membros de um grupo, incluindo *Geospiza fuliginosa* e *G. fortis*, possuem bicos fortes e ciscam à procura de sementes enquanto saltitam sobre o solo. *Geospiza scandens* tem o bico mais fino e um pouco mais longo, alimentando-se das flores e da polpa dos frutos das cactáceas, bem como de sementes. Tentilhões de um terceiro grupo possuem bico do tipo psitaciforme, alimentando-se de folhas, brotos, flores e frutos; um quarto grupo, também com bico do tipo psitaciforme (*Camarhynchus psittacula*) tornou-se insetívoro, alimentando-se de besouros e outros insetos na copa das árvores. Um outro tipo, conhecido como tentilhão pica-pau *Camarhynchus* (*Cactospiza*) *pallida*, extrai insetos das fendas, utilizando-se de um espinho ou pequeno pedaço de ramo preso ao bico. Um grupo adicional inclui *Certhidea olivacea*, que voa ativamente coletando pequenos insetos no dossel da floresta e no ar. As populações da espécie ancestral tornaram-se reprodutivamente isoladas, muito provavelmente após a oportunidade de colonização das diferentes ilhas dentro do arquipélago, e evoluíram separadamente por um certo tempo. Movimentos subsequentes entre as ilhas podem ter levado ao encontro espécies biológicas, potencialmente não intercruzáveis, as quais evoluíram, preenchendo diferentes nichos. Veremos no Capítulo 6 que, quando indivíduos de espécies diferentes competem, a seleção natural pode agir no sentido de favorecer aqueles que competem



ADAPTADA DE PETREN ET AL., 1999

Figura 2.14

(a) Mapa das Ilhas Galápagos mostrando suas posições em relação à América Central e América do Sul; no equador, 5° correspondem a aproximadamente 560 km. (b) Reconstrução da história evolutiva dos tentilhões de Galápagos baseada na variação do comprimento dos microssatélites de DNA. A distância genética (uma medida da diferença genética) entre espécies é mostrada pelo comprimento das linhas horizontais. Observe a separação grande e precoce de *Certhidea olivacea* das demais espécies, sugerindo que ela pode ser bastante semelhante aos fundadores que colonizaram as ilhas. Os hábitos alimentares das várias espécies são também mostrados. Os desenhos das aves são proporcionais ao tamanho corporal real. A quantidade máxima de coloração preta na plumagem do macho e a média da massa corporal são apresentadas para cada espécie. C., *Camarhynchus*; Ce., *Certhidea*; G., *Geospiza*; P., *Platypsiza*; Pi., *Pinaroloxias*.

menos com membros de outras espécies. Uma consequência esperada é que entre um grupo de espécies proximamente aparentadas, tais como os tentilhões de Darwin, as diferenças na alimentação e em outros aspectos de sua ecologia são mais propensas a se tornarem acentuadas com o tempo.

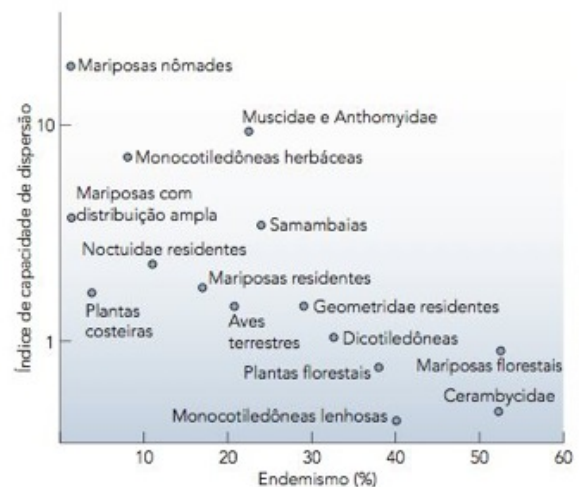
As relações evolutivas entre os vários tentilhões de Galápagos foram estabelecidas por técnicas da biologia molecular (analisando a variação em "microsatélites de DNA"; Petren et al., 1998) (Figura 2.14). Esses testes modernos e acurados confirmam o ponto de vista há tempos aceito de que a árvore genealógica dos tentilhões de Galápagos irradiou de um tronco único (ou seja, era *monofilética*) e também fornecem forte evidência de que o tentilhão canoro (*Certhidea olivacea*) foi o primeiro a se separar do grupo fundador, sendo provavelmente o mais similar aos ancestrais colonizadores originais. O processo completo de divergência evolutiva dessas espécies parece ter ocorrido em menos de 3 milhões de anos.

endemismos em ilhas

A flora e a fauna de muitos outros arquipélagos mostram exemplos similares de grande riqueza de espécies com muitos *endemismos* (ou seja, espécies conhecidas apenas para uma determinada ilha ou área): por exemplo, lagartos do gênero *Anolis* evoluíram em uma diversidade caleidoscópica de espécies nas ilhas do Caribe; por sua vez, grupos isolados de ilhas, tais como as Canárias, afastadas da costa na África do Norte, são tesouros de plantas endêmicas. O endemismo evolui, naturalmente, porque eles são isolados dos indivíduos das espécies originais, ou outras espécies com as quais podem hibridar. Uma ilustração da importância do isolamento na evolução de endemismos é fornecida pelos animais e plantas da Ilha Norfolk. Esta pequena ilha (aproximadamente 70 km²) localiza-se a cerca de 700 km da Nova Caledônia e da Nova Zelândia, mas a cerca de 1200 km da Austrália. Logo, a proporção de espécies australianas em relação às das Nova Zelândia e Nova Caledônia dentro de um grupo pode ser usado como uma medida da capacidade de dispersão daquele grupo, e quanto mais pobre for a capacidade de dispersão maior será o isolamento. Como mostra a Figura 2.15, a proporção de espécies endêmicas da ilha Norfolk é mais elevada em grupos com baixa capacidade de dispersão (mais isolados) e mais baixa em grupos com boa capacidade de dispersão.

Figura 2.15

A evolução de espécies endêmicas em ilhas como um resultado de seu isolamento dos indivíduos de uma espécie original com a qual elas poderiam intercruzar. Grupos com baixa dispersão (e, portanto, mais "isolados") na ilha Norfolk apresentam uma proporção mais elevada de espécies endêmicas e provavelmente contêm mais espécies da Nova Caledônia ou da Nova Zelândia do que da Austrália, mais afastada.



Comunidades atípicas e geralmente ricas em endemismos podem representar desafios particulares para os especialistas em ecologia aplicada (Quadro 2.2).



2.2 ECONSIDERAÇÕES ATUAIS

Comunidades das fontes hidrotermais do mar profundo sob risco

Fontes hidrotermais do mar profundo são ilhas de calor nos oceanos (literal e metaforicamente), as quais, em condições diferentes, seriam frias e inabitáveis. Em consequência, elas sustentam comunidades raras, ricas em espécies endêmicas. Uma das últimas controvérsias a dispor ambientalistas contra industriais diz respeito a essas fontes do fundo do mar, que são agora também conhecidas como locais ricos em minerais. Este artigo de jornal de William J. Broad foi publicado no *San Jose Mercury News* em 20 de janeiro de 1998:

Com os mineradores reivindicando os valiosos metais existentes nos depósitos submarinos do Pacífico Sul, vêm à tona questões a respeito de como prevenir desastres nesses frágeis e pouco conhecidos ecossistemas.

As águas termais vulcânicas do fundo do mar são oásis escuros que apresentam grande número de camarões desprovidos de



Uma comunidade de fonte hidrotermal do mar profundo.

© WHOI J. EDMOND, VISUALS UNLIMITED.

visão, vermes tubiformes gigantes e outras criaturas bizarras, algumas vezes em profusão grande o suficiente para rivalizar com o caos das florestas pluviais. E elas são antigas.

Os cientistas dizem que esses estranhos ambientes, descobertos há duas décadas, podem ter sido o local de nascimento de toda a vida na Terra, tornando-se o ponto central de uma nova onda de pesquisa sobre evolução.

Agora, em um momento em que especialistas de diversas classes temiam e esperavam por anos, os mineradores estão invadindo as águas termais, possivelmente estabelecendo o palco para a última grande batalha entre o desenvolvimento industrial e a preservação ambiental.

As fontes hidrotermais do fundo do mar são ricas não somente em vida, mas em minerais valiosos, tais como cobre, prata e ouro. Na verdade, suas chaminés fumegantes e fundações rochosas são virtualmente fundições de metais preciosos... Os campos auríferos submarinos têm há tempo incitado a imaginação dos cientistas e economistas, mas nenhuma mineração foi realizada, em parte porque os depósitos rochosos, a uma ou mais milhas de profundidade, eram difíceis de serem levantados.

Agora, entretanto, os mineradores apresentam as primeiras reivindicações a esses depósitos minerais, após terem encontrado os mais ricos filões de minérios. O valor estimado de cobre, prata e ouro nesses locais no sul do Pacífico somam bilhões de dólares. Os ambientalistas, entretanto, querem proteger o ecossistema peculiar pela proibição ou limitação severa da mineração.

(Artigo escrito para o New York times. Direitos autorais de Globe Newspaper Company; não pode ser republicado sem permissão.)

Considere as opções seguintes e discuta seus méritos relativos:

- 1 Permitir à indústria da mineração livre acesso a todas fendas submarinas, considerando que a riqueza delas advinda irá beneficiar muitas pessoas.
- 2 Proibir a mineração e outros rompimentos em todas as comunidades de fendas

submarinas, reconhecendo suas características únicas do ponto de vista biológico e evolutivo.

- 3 Conduzir levantamentos da biodiversidade das comunidades de fendas submarinas conhecidas e priorizar de acordo com suas importâncias do ponto de vista da conservação, permitindo a mineração nos casos em que será minimizada a destruição total desta categoria de comunidade.

2.5 Os efeitos das mudanças climáticas sobre a evolução e distribuição das espécies

As mudanças no clima, particularmente durante os períodos glaciais do Pleistoceno (há 2 a 3 milhões de anos), têm muita responsabilidade no padrão atual de distribuição das plantas e animais. À medida que o clima se alterava, as populações das espécies avançaram e retraíram, foram fragmentadas e isoladas em pequenas áreas e, após, podem ter sido reagrupadas. Muito do que vemos na distribuição atual das espécies representa etapas no contexto do resgate das mudanças climáticas no passado. Técnicas modernas para análise e datação de remanescentes biológicos (pólen, em particular) estão começando a permitir detectar especificamente quanto da distribuição atual dos organismos tem correspondência precisa com o ambiente atual, tendo evoluído em âmbito local, e quanto corresponde às impressões digitais deixadas pelas mãos da história.

ciclos de glaciação ocorreram repetidamente

As temperaturas baixas prevaleceram sobre a Terra na maior parte dos últimos 2 a 3 milhões de anos. Evidências provenientes da distribuição de isótopos de oxigênio em testemunhos extraídos das profundezas do oceano mostram que podem ter ocorrido 16 ciclos glaciais no Pleistoceno, cada um durando mais de 125.000 anos (Figura 2.16a). Cada fase fria (glacial) pode ter durado de 50.000 a 100.000 anos, com intervalos breves de somente 10 mil a 20 mil anos, quando as temperaturas aumentaram até os níveis de hoje ou mesmo os superaram. Neste caso, as floras e faunas atuais seriam singulares, desenvolvendo-se ao final de uma das séries de raros e catastróficos períodos de aquecimento.

a distribuição das árvores mudou gradualmente desde a última glaciação

Durante os 20 mil anos posteriores ao pico do último período glacial, as temperaturas do globo se elevaram em torno de 8°C. A análise palinológica – particularmente de espécies lenhosas, que produzem a maior parte do pólen – pode mostrar como a vegetação mudou durante tal período (Figura 2.16b). À medida que o gelo se retraiu, as diferentes espécies florestais avançaram, adotando caminhos e velocidades diferentes. Para algumas, como o espruce do leste da América do Norte, houve deslocamento para novas latitudes; para outras, como os carvalhos, houve principalmente uma expansão da área de distribuição.

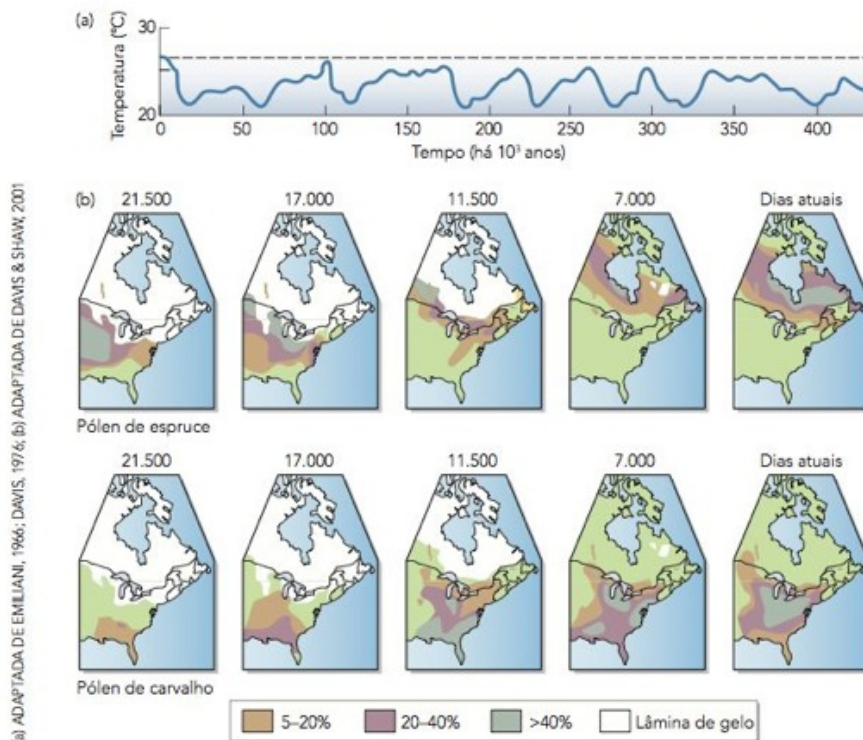


Figura 2.16

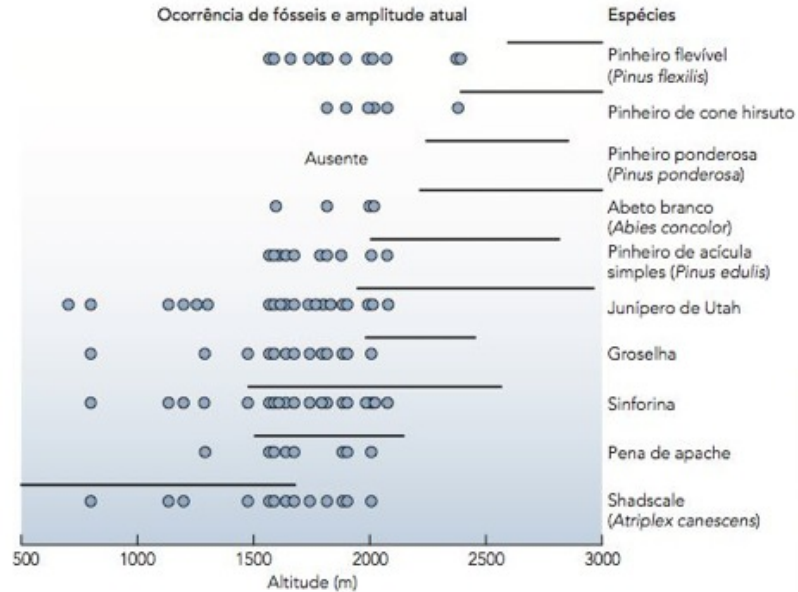
(a) Uma estimativa das variações da temperatura ao longo do tempo, durante os períodos glaciais nos últimos 400.000 anos. As estimativas foram obtidas por comparação de taxas de isótopos de oxigênio em fósseis retirados de testemunhos oceânicos no Caribe. A linha tracejada corresponde à taxa de 10.000 anos atrás, no início do período de aquecimento atual. Períodos tão quentes quanto o atual têm sido eventos raros, e o clima durante a maior parte dos últimos 400.000 anos tem sido do tipo glacial. (b) Distribuições no leste da América do Norte, com base na percentagem de pólen no sedimento, de espécies do espruce (acima) e do carvalho (abaixo), de 21.500 anos atrás até o presente. Observe como a camada de gelo se contraiu durante este período.

Não possuímos registros adequados da expansão pós-glacial dos animais associados a florestas em modificação, mas é evidente que muitas espécies não poderiam se expandir mais rápido que as árvores das quais se alimentavam. Alguns dos animais podem ainda estar “alcançando” suas plantas hospedeiras e espécies arbóreas encontram-se ainda retornando às áreas que ocupavam antes do último período glacial. É totalmente errado imaginar que a vegetação atual está em equilíbrio com (adaptada ao) o clima atual.

Mesmo em regiões não atingidas pela glaciação, os depósitos de pólen apresentam mudanças complexas quanto à distribuição: nas montanhas de Sheep Range, Nevada, por exemplo, espécies lenhosas mostram diferentes padrões de mudança no gradiente de altitude (Figura 2.17). A composição de espécies tem mudado continuamente e é quase certo que ainda continue mudando.

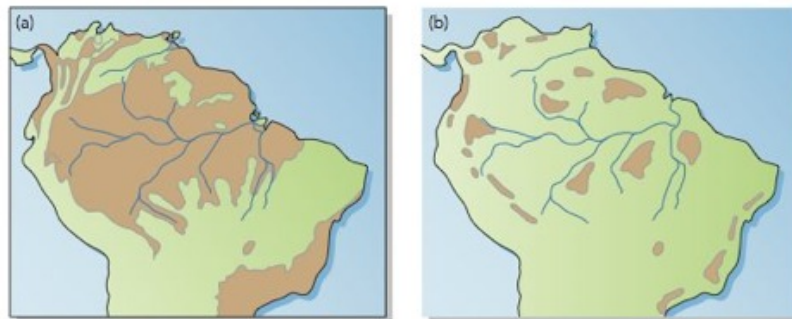
Figura 2.17

Varição em altitude de 10 espécies de plantas lenhosas das montanhas de Sheep Range, Nevada, durante o último período glacial (pontos) e no tempo presente (linha contínua).



ADAPTADA DE DAVIS & SHAW, 2001

Os registros de mudanças climáticas nos trópicos são bem menos completos do que para as regiões temperadas. Entretanto, muitos acreditam que, durante os períodos glaciais gelados e secos, as florestas tropicais se retraíram a pequenas manchas, cercadas por vastas áreas de savanas. A sustentação para tal hipótese provém da distribuição atual das espécies nas florestas tropicais da América do Sul (Figura 2.18): os *hotspots* de diversidade de espécies são aparentes, e supostamente correspondem a locais de refúgios florestais durante os períodos glaciais, sendo, portanto, também locais com taxas elevadas de especiação (Ridley, 1993). Nessa interpretação, as distribuições atuais das espécies podem novamente ser vistas preponderantemente como acidentes da história (onde os refúgios se localizavam), em vez de retratarem uma correspondência precisa entre as espécies e seus ambientes.



ADAPTADA DE RIDLEY, 1993

Figura 2.18

(a) Distribuição atual das florestas tropicais na América do Sul. (b) Possível distribuição dos refúgios de floresta tropical no tempo em que o último período glacial encontrava-se no pico, a julgar pelos núcleos atuais de diversidade de espécies na floresta.

As evidências de alterações na vegetação após a última retração das geleiras sugerem consequências prováveis do aquecimento global (possivelmente de 3°C nos próximos 100 anos), que é previsto como resultado de aumentos contínuos de gases do “efeito estufa” na atmosfera (Capítulo 13). Contudo, as escalas são completamente diferentes. O aquecimento pós-glacial de 8°C ocorreu ao longo de 20.000 anos e as mudanças na vegetação avançaram em taxas menores. Mas as projeções atuais para o século XXI determinam uma amplitude de deslocamentos das árvores a taxas de 300 a 500 km por século, em comparação às taxas típicas do passado de 20 a 40 km por século (excepcionalmente, de 100 a 150 km). Chama a atenção o fato de que a única extinção, com datação exata, de uma espécie arbórea do Quaternário, a de *Picea critchfeldii*, ocorreu há cerca de 15.000 anos, num período de aquecimento pós-glacial especialmente rápido (Jackson & Weng, 1999). Evidentemente, mudanças futuras ainda mais rápidas poderiam resultar em extinções de muitas outras espécies (Davis & Shaw, 2001).

o aquecimento global previsto pelo “efeito estufa” é aproximadamente 100 vezes mais rápido do que o aquecimento pós-glacial

2.6 Os efeitos da deriva continental sobre a ecologia evolutiva

Os padrões de formação das espécies que ocorrem nas ilhas tornam-se visíveis em uma escala ainda maior na evolução dos gêneros e famílias através dos continentes. Muitas distribuições curiosas de organismos entre continentes parecem inexplicáveis como resultado da dispersão sobre vastas distâncias. Alguns biólogos, especialmente Wegener (1915), enfrentaram o escárnio de geólogos e geógrafos ao argumentarem que os continentes é que deveriam ter se movido, em vez de os organismos terem se dispersado. No entanto, as medições das direções dos campos magnéticos da Terra levaram à mesma explicação, tida aparentemente como estranha e improvável, e os críticos finalmente cederam. A descoberta de que as placas tectônicas da crosta terrestre se movem e carregam consigo os continentes migrantes, reconciliou os geólogos e biólogos (Figura 2.19). Enquanto ocorriam os principais acontecimentos evolutivos nos reinos vegetal e animal, suas populações estavam sendo divididas e separadas, e áreas da terra eram movidas através de zonas climáticas. Isso acontecia enquanto mudanças na temperatura estavam ocorrendo em uma escala muito maior do que os ciclos do Pleistoceno.

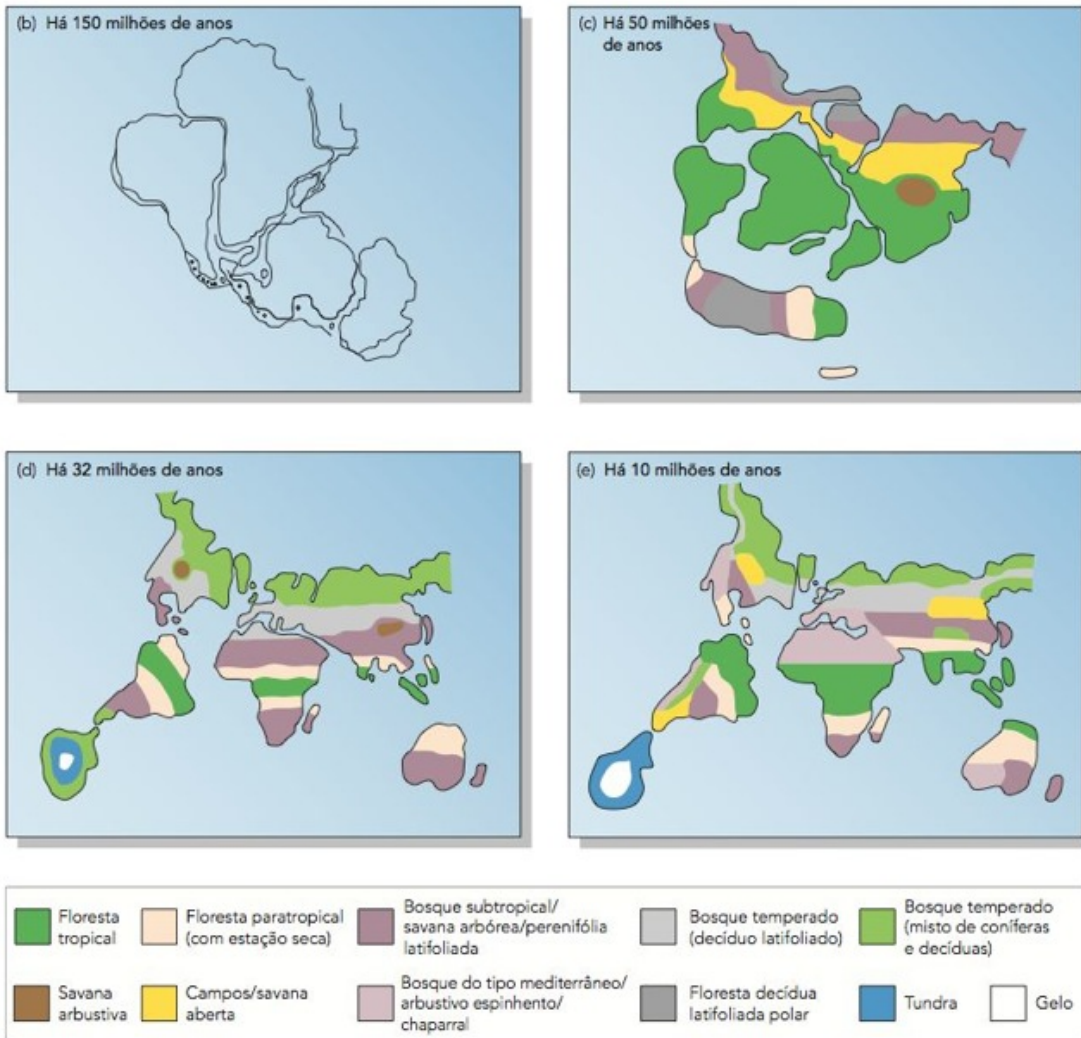
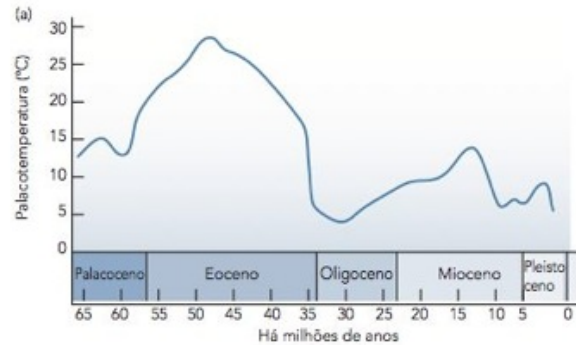
massas de terra se moveram...

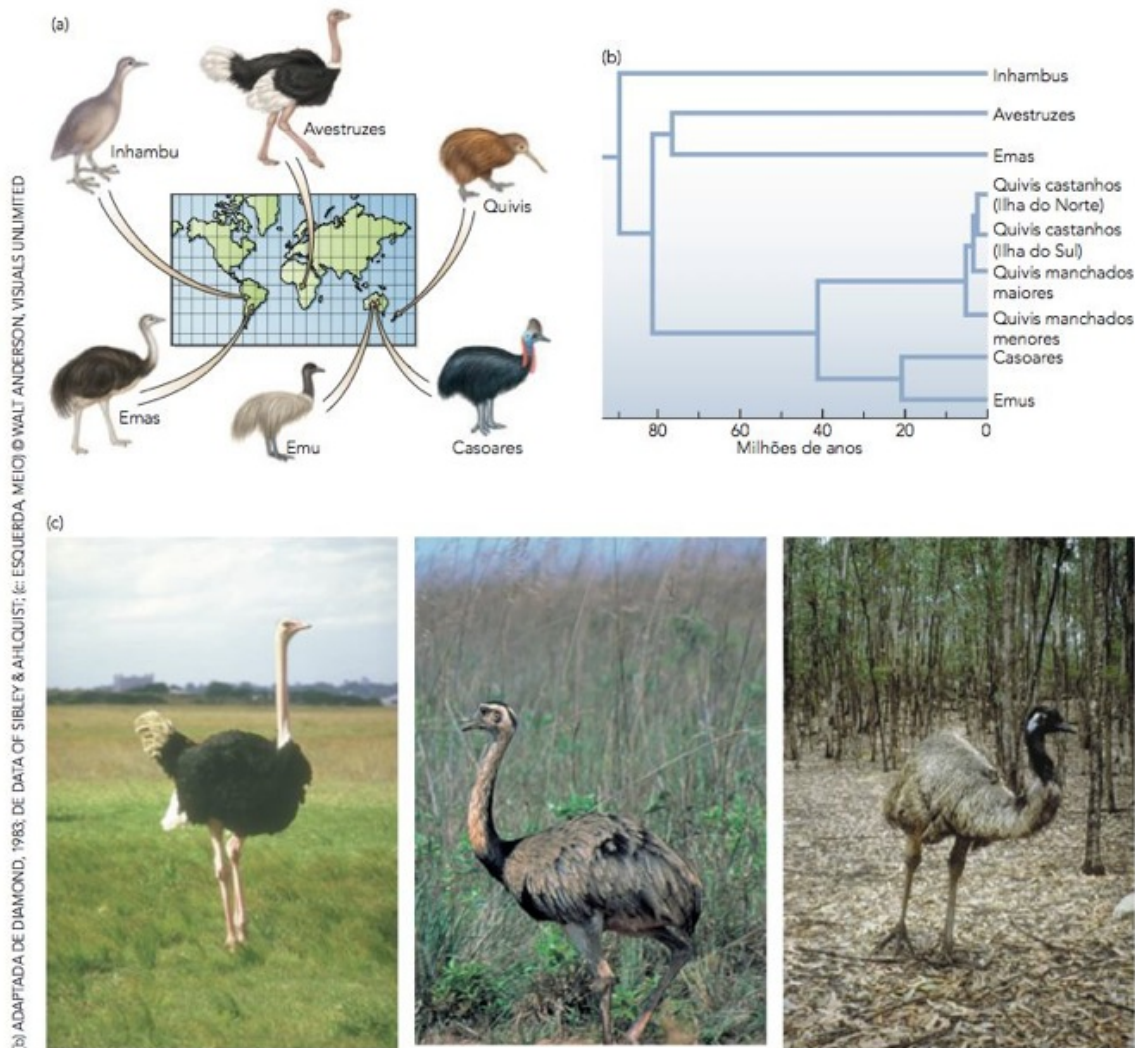
A confirmação da deriva dos continentes responde a muitas questões em ecologia evolutiva. A curiosa distribuição mundial das grandes aves sem voo potente é um exemplo (Figura 2.20a). A presença de avestruz na África, do emu na Austrália e da bastante similar ema na América do Sul seria dificilmente explicada pela dispersão de algum ancestral comum sem voo potente. Atualmente, as técnicas da biologia molecular tornam possível analisar o tempo no qual as várias aves sem voo potente iniciaram sua divergência evolutiva (Figura 2.20b). O inhambu parece ter sido o primeiro a divergir e a se tornar evolutivamente separado dos demais, os ratites. A seguir, a Australásia se separou dos outros continentes sulinos e, destes últimos, os estoques ancestrais dos avestruzes e emas foram subsequentemente separa-

...e dividiram populações que então evoluíram independentemente

Figura 2.19

(a) Mudanças na temperatura do Mar do Norte ao longo dos últimos 65 milhões de anos. Durante esse período houve grandes alterações no nível do mar, as quais permitiram a dispersão tanto de plantas quanto de animais entre as massas de terra. (b-e) Deriva continental. (b) O antigo supercontinente de Gondwana começou a se dividir há cerca de 150 milhões de anos. (c) Há aproximadamente 50 milhões de anos (começo do Eoceno médio) se desenvolveram faixas reconhecíveis de vegetação distinta e (d) por volta de 32 milhões de anos (início do Oligoceno) estas se tornaram mais claramente definidas. (e) Há cerca de 10 milhões de anos (início do Mioceno), grande parte da geografia atual dos continentes tornou-se estabelecida, porém com diferenças drásticas em relação ao clima e à vegetação atuais; a posição da calota de gelo da Antártica é altamente esquemática.





(a) ADAPTADA DE DIAMOND, 1983; DE DATA OF SIBLEY & AHLQUIST; (b) ESQUERDA, MEIO © WALT ANDERSON, VISUALS UNLIMITED

Figura 2.20

(a) Distribuição de aves não voadoras. (b) Árvore filogenética das aves ápteras e o tempo estimado de suas divergências (milhões de anos). (c) Fotografias das grandes aves não voadoras encontradas em continentes maiores: (esquerda) A avestruz (*Struthio camelus*) é africana e comumente ocorre juntamente com manadas de zebras e antílopes nas savanas ou estepes; (centro) A ema (*Rhea americana*) é encontrada nos campos da América do Sul (p.ex., Brasil e Argentina), comumente junto com bandos de veados e guanacos; (direita) O emu (*Dromaius novaehollandiae*) ocupa habitats equivalentes na Austrália. Muitas outras espécies dessas aves herbívoras, consideravelmente grandes, foram perseguidas pelos humanos para uso alimentar e acabaram sendo extintas. A presença dessas espécies, ecologicamente similares e relacionadas do ponto de vista evolutivo, em três continentes bastante afastados, é explicada pela deriva continental, no tempo (há 150 milhões de anos) em que eles eram parte do continente primitivo de Gondwana (Figura 2.19).

dos quando do surgimento da falha do Atlântico entre a África e a América do Sul. Na Australásia, o Mar da Tasmânia se fendeu há cerca de 80 milhões de anos e os ancestrais do kiwi abriram seu caminho, aproximadamente há 40 milhões de anos, supostamente saltando entre as ilhas, em direção à Nova Zelândia, onde a divergência das espécies atuais aconteceu recentemente. A elucidação deste exemplo em particular implica que primeiro houve a evolução da propensão ao apterismo e, somente depois, o isolamento dos diferentes tipos entre os continentes emergentes.

2.7 Interpretando os resultados da evolução: convergentes e paralelos

evolução convergente

O apterismo não evoluiu independentemente em diversos continentes. Entretanto, existem muitos exemplos de organismos que evoluíram isolados uns dos outros, convergindo com extraordinária similaridade de formas e comportamentos. Tal semelhança chama a atenção em particular quando papéis semelhantes são desempenhados por estruturas que possuem origens evolutivas completamente diferentes – isto é, quando as estruturas são *análogas* (similares na forma superficial ou função), mas não *homólogas* (derivadas de um estrutura equivalente, a partir de um ancestral comum). Quando isso ocorre, dizemos que há *evolução convergente*. As asas dos morcegos e das aves são exemplos clássicos a esse respeito (Figura 2.21).

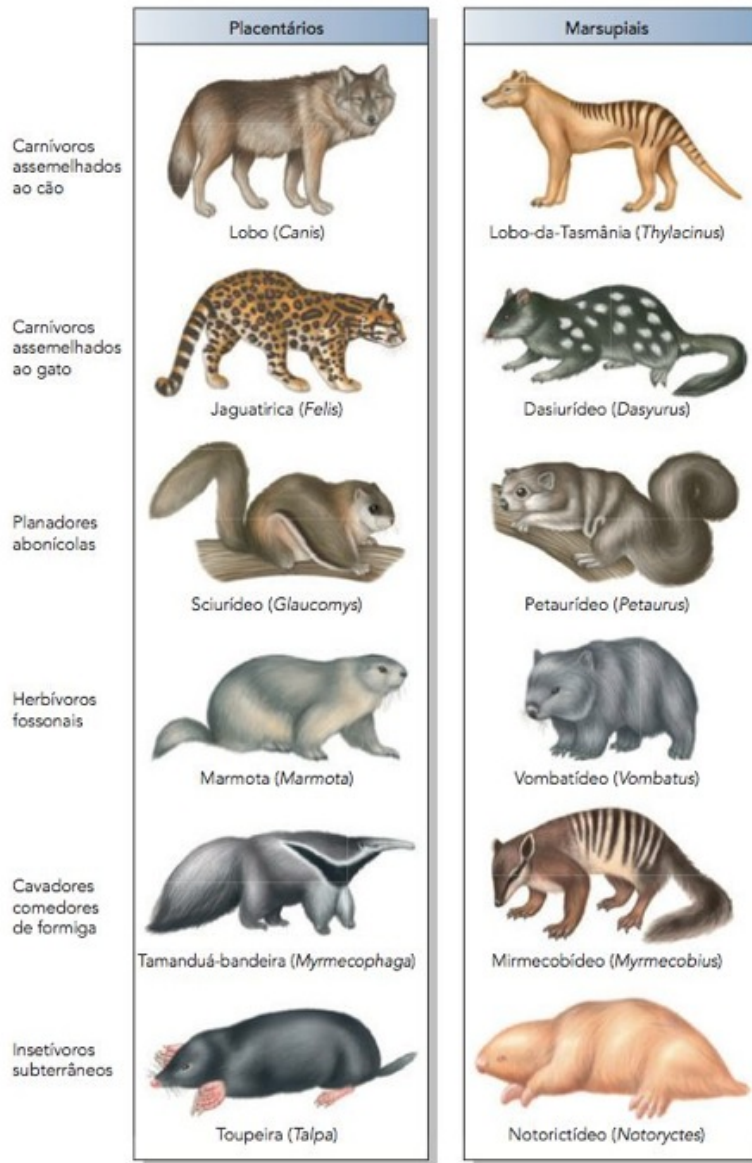
evolução paralela

Exemplos adicionais mostram a existência de *paralelismos* nas rotas evolutivas de grupos aparentados, após estes serem isolados uns dos outros. O exemplo clássico a respeito é dado pelos mamíferos placentários e marsupiais. Os marsupiais chegaram ao que mais tarde seria denominado continente australiano durante o Cretáceo (há cerca de 90 milhões de anos; ver Figura 2.19), quando os únicos outros mamíferos presentes eram os curiosos monotremados ovíparos (atualmente representados somente pela equidna e o ornitorrinco bico-de-pato). Após, ocorreu um processo evolutivo de radiação entre os marsupiais australianos, que, em diversos aspectos, assemelha-se exatamente ao observado entre os mamíferos placentários de outros continentes (Figura 2.22). Torna-se difícil descartar o ponto de vista de que os ambientes dos placentários e marsupiais apresentavam nichos nos quais os processos evolutivos claramente “ajustaram” equivalentes ecológicos. Ao contrário da evolução convergente, entretanto, os mamíferos marsupiais e placentários iniciaram a diversificação a partir de uma mesma linhagem ancestral e, assim, herdaram um conjunto comum de potenciais e restrições.

Figura 2.21

Evolução convergente: as asas de morcegos e aves são análogas (não homólogas). Elas são estruturalmente diferentes: a asa das aves é suportada pelo digital número 2 e é coberta por penas; a asa do morcego é suportada pelos digitais 2-5 e é coberta por pele.



**Figura 2.22**

Evolução paralela de mamíferos placentários e marsupiais. Os pares de espécies são similares tanto em aparência quanto em hábitos e, geralmente, em estilo de vida.

Quando nos sentimos maravilhados com a diversidade de especializações complexas por meio das quais os organismos ajustam-se a seus ambientes variados, nos sentimos persuadidos a considerar cada caso como um exemplo de perfeição da evolução. Porém, não existe nada no processo evolutivo por seleção natural que implique perfeição. O processo evolutivo trabalha sobre a variação genética que se encontra disponível. Ele favorece somente aquelas formas de maior valor adaptativo dentro da amplitude de variedades disponível, e esta pode ser uma escolha muito restrita. A verdadeira essência da seleção natural é que os organismos vêm a se ajustar aos ambientes por serem “os de mais alto valor adaptativo disponível” ou “os de mais alto valor adaptativo até agora”: eles não são “os melhores imagináveis”.

interpretação
do ajuste entre
organismos e seu
ambiente

É particularmente importante entender que, na Terra, eventos pretéritos podem ter repercussões profundas no presente. Nosso mundo não tem sido construído tomando-se um organismo por vez, testando-o diante do ambiente e moldando-o de tal maneira que cada um encontre seu local perfeito. Os organismos vivem em determinado ambiente, em geral (ao menos em parte), por acidentes da história. Além disso, os ancestrais dos organismos que vemos ao nosso redor viviam em ambientes profundamente diferentes dos atuais. Os organismos em evolução não são agentes livres – alguns dos atributos adquiridos pelos seus ancestrais pesam sobre suas costas, limitando e restringindo onde eles podem viver e o que podem se tornar. É bastante fácil espantar-se e maravilhar-se do quanto os atributos dos peixes os ajustam ao modo de vida aquático – mas é igualmente importante enfatizar que essas mesmas propriedades os impedem de viver em terra firme.

Após ter delineado a base evolutiva geral da ecologia neste capítulo, retornaremos a alguns tópicos específicos em ecologia evolutiva no Capítulo 8, especialmente aspectos de coevolução, onde pares de espécies interagindo desempenham papéis centrais na evolução uns dos outros. Contudo, já que a evolução fornece uma base para todos os atos ecológicos, a sua influência pode ser vista claramente por todo o restante deste livro.



RESUMO

A força da seleção natural

A vida é representada na Terra por uma diversidade de espécies especialistas, e cada uma delas nunca ocorre em quase todos os lugares. Os primeiros interessados nessa diversidade foram principalmente os exploradores e coletores, e a ideia de que a diversidade tinha sido originada por evolução ao longo do tempo geológico, a partir de ancestrais primitivos, não foi levada a sério até a primeira metade do século XIX. Charles Darwin e Alfred Russell Wallace (fortemente influenciados pela leitura da obra de Malthus, *An Essay on the Principle of Population*) propuseram independentemente que a seleção natural constituía a força condutora do processo evolutivo. A teoria de seleção natural é uma teoria ecológica. O potencial reprodutivo dos organismos vivos os leva inevitavelmente a competir por recursos limitados. O sucesso nessa competição é medido por quantos descendentes a mais do que os outros eles

deixam para gerações subsequentes. Quando esses ancestrais diferem em propriedades que são herdáveis, as características populacionais necessariamente mudarão com o tempo, e a evolução acontecerá.

Darwin havia visto o poder da seleção humana em mudar as características dos animais domésticos e plantas, reconhecendo a existência de um paralelo na seleção natural. Porém, existe uma grande diferença; os humanos selecionam com vistas ao que eles querem para o futuro, enquanto a seleção natural é o resultado de evento no passado – ela não possui intenção ou alvo.

A seleção natural em ação

Podemos ver a seleção natural em ação, em nível específico, ao longo de sua distribuição geográfica e mesmo por distâncias muito curtas, onde podemos detectar a atuação de forças seletivas expressivas e reconhecer raças ecologicamente especializadas den-

tro das espécies. O transplante de plantas e animais entre habitats revela a existência de ajustes finos entre os organismos e seus ambientes. As respostas de animais e plantas à poluição demonstram a velocidade das mudanças evolutivas, conforme efetuado em experimentos a respeito dos efeitos de predadores sobre a evolução de suas presas.

A origem das espécies

A seleção natural normalmente não leva à origem de espécies, a menos que esteja acoplada ao isolamento reprodutivo de populações entre si – por exemplo, como ocorre nas ilhas e ilustrado pelos tentilhões das Ilhas Galápagos. *Espécies biológicas* são reconhecidas quando divergem o suficiente no sentido de impedir que elas formem híbridos férteis, se e quando entram em contato.

Mudanças climáticas e deriva continental

Muito do que vemos na distribuição presente dos organismos não tem correspondên-

cia exata com o ambiente local atual, como impressões digitais deixadas pelas mãos da história. As mudanças no clima, particularmente nos períodos glaciais do Pleistoceno, têm grande responsabilidade pelos padrões atuais da distribuição de plantas e animais. Em uma escala temporal maior, muitas distribuições fazem sentido somente se entendermos que, enquanto progressos evolutivos significativos estavam ocorrendo, populações foram divididas e separadas uma das outras e porções de terra destacaram-se através de zonas climáticas.

Evolução paralela e convergente

Evidências do poder de forças ecológicas em formatar a direção do processo evolutivo decorrem da evolução paralela (na qual populações há tempo isoladas de ancestrais comuns seguiram padrões similares de diversificação) e da evolução convergente (em que populações em evolução, a partir de diferentes ancestrais, convergiram para formas e comportamentos muito similares).

QUESTÕES DE REVISÃO

Asteriscos indicam questões desafiadoras.

- 1* O que você considera ser a diferença mais importante entre seleção natural e evolução?
- 2 Qual foi a contribuição de Malthus às ideias de Darwin e Wallace sobre evolução?
- 3 Por que “a sobrevivência daquele com maior valor adaptativo” é uma descrição insatisfatória da seleção natural?
- 4 Qual é a diferença mais importante entre seleção natural e a seleção praticada por fitotecnistas e zootecnistas?
- 5 O que são transplantes recíprocos? Por que eles são tão úteis em estudos ecológicos?
- 6 A seleção sexual, na forma praticada pelos gupis, difere de ou é parte da seleção natural?
- 7* Revise a utilidade e aplicabilidade do conceito de espécie biológica para vários grupos, incluindo uma espécie comum de planta, uma espécie animal rara de interesse para a conservação e bactérias vivendo no solo.
- 8 O que existe nos tentilhões de Galápagos para torná-los exemplos de material ideal em estudos de evolução?
- 9 Qual é a diferença entre evolução paralela e convergente?
- 10* O processo de evolução pode ser interpretado como um processo de otimização no ajuste entre organismos e seus ambientes ou de estreitamento e restrições ao que estes podem realizar. Discuta se existe conflito entre essas interpretações.