

# O evolucionista voador & outros inventores da biologia moderna

FELIPE A. P. L. COSTA

Autor de *Ecologia, evolução & o valor das pequenas coisas* (2ª ed., 2014)

EDIÇÃO DO AUTOR

Viçosa | Minas Gerais

2017

*Subtraindo os nobres que antipatizavam com o socialismo de Wallace, os cientistas que zombavam do espiritualismo, os médicos que defendiam a vacinação e os religiosos conservadores chocados pela evolução – veremos que poucos restam para elogiar Wallace. Não é de se admirar que quase nos esqueçamos de sua parte na tarefa.*

– GARRETT HARDIN (1969), p. 15-6.

*Por fim, fui obrigado a concluir que apenas a contemplação da Natureza não é o suficiente para preencher o coração e a mente do ser humano.*

– HENRY WALTER BATES (1979 [1863, v. 2, p. 186]).

*Provavelmente jamais teria me ocorrido a ideia para este artigo [‘Teoria dos jogos e evolução da luta’] se eu não tivesse visto um manuscrito [...] escrito pelo doutor George Price [...]. Portanto, [...] caso a ideia tenha algum valor, o mérito cabe ao doutor Price, não a mim.*

– JOHN MAYNARD SMITH (1979 [1972]), p. 33.

*[Não quis ir para a indústria], fazer sucrilhos mais crocantes, gasolina mais potente, plásticos mais baratos e antibióticos mais caros.*

– CHARLES KEELING (*apud* Weiner 1992), p. 51.

*Sob muitos aspectos, as plantas são melhores como material para estudo de populações – plantas permanecem paradas enquanto são contadas, não havendo necessidade de capturá-las, abatê-las, persegui-las ou estimá-las.*

– JOHN L. HARPER (1977), p. 74.

*Eu [...] era intoleravelmente pedante, séria e estudiosa e preferia a companhia de bebês, lama, árvores, fósseis, animais de estimação e micróbios ao mundo normal dos adultos. E ainda prefiro.*

– LYNN MARGULIS (2001), p. 91.

*Especulação evolutiva [...] pode ser considerado um hábito relativamente inofensivo, como comer amendoins, a menos que adquira a forma de uma obsessão, quando então se torna um vício.*

– ROGER Y. STANIER (*apud* Woese 1987), p. 117.

# Sumário

	<i>Duas palavras</i> . . . . .	6
1.	Alfred Russel WALLACE (1823-1913) . . . . .	7
2.	Henry Walter BATES (1825-1892) . . . . .	17
3.	Marie CURIE (1867-1934) . . . . .	25
4.	George PRICE (1922-1975) . . . . .	31
5.	John MAYNARD SMITH (1920-2004) . . . . .	37
6.	Ernst MAYR (1904-2005) . . . . .	43
7.	Charles KEELING (1928-2005) . . . . .	51
8.	Richard SOUTHWOOD (1931-2005) . . . . .	58
9.	Stanley L. MILLER (1930-2007) . . . . .	65
10.	John L. HARPER (1925-2009) . . . . .	71
11.	George C. WILLIAMS (1926-2010) . . . . .	77
12.	Lynn MARGULIS (1938-2011) . . . . .	90
13.	James F. CROW (1916-2012) . . . . .	98
14.	Carl R. WOESE (1928-2012) . . . . .	106
15.	Dicionários biográficos . . . . .	119
	<i>Apêndice</i> . . . . .	123
	<i>Notas</i> . . . . .	126
	<i>Referências</i> . . . . .	148
	<i>Índice</i> . . . . .	157

## Duas palavras

**E**ste livro reúne artigos a respeito da vida e obra de 14 grandes cientistas. Alguns nomes devem ser familiares ao leitor, como Alfred Russel Wallace e Marie Curie; outros, no entanto, são pouco conhecidos fora da arena científica. O caso de George Price é particularmente perturbador, pois se trata de um autor ainda pouco conhecido mesmo *dentro* da comunidade científica. Todos eles, em maior ou menor extensão, direta ou indiretamente, ajudaram a *inventar* a biologia moderna [DP.1].

Os capítulos estão arranjados de acordo com o ano de nascimento (Cap. 1-4) ou falecimento (5-14) dos cientistas. Versões anteriores dos capítulos 5-14 foram publicadas como obituários, a começar pelo de John Maynard Smith, cujo título eu tomei emprestado para dar nome ao livro. O capítulo 15 foi originalmente publicado como resenha. Aproveitei as versões originais [DP.2], mas promovi inúmeras mudanças – retifiquei erros e mal-entendidos, suprimi trechos inadequados e, sobretudo, acrescentei novas informações.

Todos os sítios eletrônicos mencionados ao longo do livro foram visitados pela última vez em 10/2/2017.

[ *O restante da página foi suprimido, deliberadamente.* ]

## Alfred Russel Wallace

O ano de 2013 marcou o centenário de falecimento do naturalista britânico Alfred Russel Wallace [1.1], uma dos criadores da teoria da evolução por seleção natural. Entre nós, a matéria ‘O resgate de Alfred Wallace’ [1.2], de Henrique Kugler, publicada na *Ciência Hoje On-line*, registrou a efeméride.

Filho de Thomas Vere Wallace e Mary Ann Greenell, Alfred Russel Wallace nasceu em Llanbadoc, vilarejo próximo à cidade de Usk, no sudeste do atual País de Gales, em 8/1/1823. Foi o penúltimo de nove irmãos: Elizabeth Martha (1808-1808), William (1809-1845), Elizabeth (1810-1832), Frances (1812-1893), Mary Anne (1814-1822), Emma (1816-1822), John (1818-1895), ele e Herbert Edward (1829-1851).

Até os cinco anos de idade, morou em Kensington Cottage (atual Kensington House), a casa onde nasceu, situada às margens do rio Usk e em cujos arredores teve os primeiros contatos com o mundo natural. Em 1828, a família foi para Hertford, terra natal da mãe, ao norte de Londres, onde ele começou a ter uma educação formal. Em 1835, a situação financeira da família sofreu um baque e, no início de 1837, ele teve de abandonar a escola, indo morar com seu irmão John, que já trabalhava como carpinteiro, em Londres.

**Encontrando um parceiro.** Em meados de 1837, foi trabalhar com o irmão mais velho, William, no candedo de Bedfordshire, em um empreendimento envolvendo agrimensura. Em 1841, ele e o irmão foram para Neath, no País de Gales. Em razão do trabalho, cresceu o seu interesse por história natural, sobretudo botânica – queria identificar as plantas que via no campo. Passou a comprar livros de botânica e a colecionar espécimes. Dois anos depois, no entanto, os dois irmãos tiveram de se separar, pois os negócios não iam bem.

Em 1844, após algum tempo desempregado, Wallace foi aceito como professor em uma escola para crianças (Collegiate School), em Leicester,

Salinas. Trata-se de uma escala obrigatória para todas as embarcações que se destinam ao Pará, sendo o único porto que dá acesso à vasta região banhada pelo Rio Amazonas. Salinas é um pequeno povoado que teve sua origem numa missão jesuítica e fica situado alguns quilômetros a leste do Rio Pará. Nosso navio lançou âncoras em alto mar, a uma distância de nove quilômetros da costa, pois a pouca profundidade da água na foz do grande rio não permitia uma aproximação maior. Em seguida foi hasteado o sinal convencional pedindo um piloto. Foi com um profundo interesse que meu companheiro e eu – ambos ávidos para apreciar as belezas de um país tropical – contemplamos a terra onde pelo menos eu iria passar onze dos melhores anos de minha vida. Na direção do leste as terras nada apresentavam de notável, mostrando-se apenas levemente onduladas, com dunas de areia e árvores esparsas; para o oeste, porém, podíamos ver com a ajuda da luneta do capitão, e estendendo-se na direção da embocadura do rio, uma longa linha de vegetação elevando-se praticamente da água, formada por uma densa massa de altas árvores, que se iam repartindo em grupos e finalmente se transformavam em árvores isoladas à medida que se perdiam na distância. Nessa direção ficavam os limites da grande floresta primitiva, característica da região, que contém tantas maravilhas em seu seio e cobre a superfície do país numa extensão de três mil quilômetros, a partir daquele ponto até o sopé dos Andes.

Trabalharam juntos alguns meses. A partir de junho de 1849, porém, passaram a viajar separados, explorando regiões distintas (ver Cap. 1). Wallace permaneceu na Amazônia até 1852, enquanto Bates ficaria mais sete anos, indo embora (adoentado) apenas em 1859. Este último enviou à Inglaterra uma rica coleção de história natural, com milhares de exemplares, sobretudo ‘insetos’ (artrópodes em geral), além de ‘répteis’ (répteis e anfíbios), aves, mamíferos etc.

**Uma suspeita e um erro histórico.** A riqueza e a qualidade do material colecionado por Bates, boa parte dele coletado nos arredores de Vila de Ega (Tefé), o seu ‘quartel-general’ durante os quatro anos e meio que passou no Alto Amazonas, fez dele um coletor respeitado. Outro fator que contribuiu para o seu reconhecimento ainda em vida foi a publicação do livro *Um naturalista no rio Amazonas* [2.2], cuja 1ª edição apareceu em 1863. Além de oferecer um relato de suas experiências, a obra deixa transparecer o encantamento do autor pelos trópicos americanos, bem como a simpatia que ele passou a nutrir pelos habitantes da região, algo pouco comum entre os visitantes europeus daquela época.

## Marie Curie

Em 1911, uma obstinada cientista, mãe de duas filhas e já então viúva, era agraciada com o Prêmio Nobel de Química [3.1]. Um feito e tanto, sem dúvida; por incrível que pareça, no entanto, não era um feito inédito: oito anos antes, ela havia sido laureada com o Nobel de Física. Seu nome: Marie Sklodowska-Curie, ou simplesmente Marie Curie, como se tornou conhecida mundo afora.

**M**aria Salomea Sklodowska – ‘Maria’ veio da avó materna e ‘Salomea’, da avó paterna – nasceu em Varsóvia, em 7/11/1867. Filha de um casal de professores, Wladyslaw e Bronislawa Sklodowski, era a caçula de cinco irmãos: Zofia (1861-1876), Józef (1863-1937), Bronislawa (1865-1939), Helena (1866-1961) e ela.

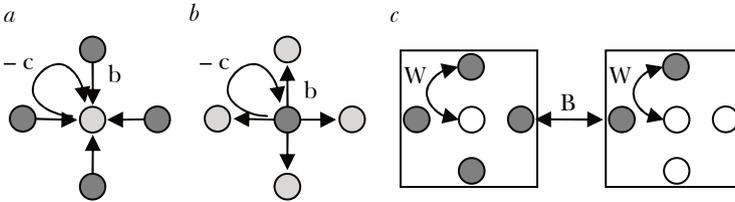
A despeito das restrições financeiras, as crianças cresceram em uma atmosfera intelectual – além dos pais, o avô paterno, Józef Sklodowski, havia sido professor.<sup>1</sup> A história familiar, no entanto, foi marcada pelas perdas precoces: a morte de Zofia, vítima de tifo, e a da mãe, tuberculosa, dois anos depois. Os quatro filhos foram criados pelo pai.

Após concluir o ensino secundário, Maria Salomea prosseguiu os estudos em uma instituição clandestina – a Universidade de Varsóvia não aceitava mulheres. Em 1891, foi para Paris. Anos antes, com a sua ajuda, a irmã mais velha, agora uma médica casada, havia trilhado o mesmo caminho. Morou com Bronislawa e o marido algum tempo, mas decidiu alugar um sótão, mais perto da universidade, indo morar sozinha [3.2]. Em 1893, obteve um diploma em Física e, no ano seguinte, em Matemática. Em 1894, conheceu o já renomado físico francês Pierre Curie (1859-1906) – ele e o irmão, Paul-Jacques (1856-1941), haviam descoberto a piezoelectricidade.<sup>2</sup> Marie e Pierre se casaram em 1895; o casal teve duas filhas, Irène e Ève Curie.

<sup>1</sup> Para detalhes sobre os Curie, ver <http://en.muzeum-msc.pl/>.

<sup>2</sup> Formação de carga elétrica provocada pela aplicação de uma tensão mecânica.

cies animais? Mais especificamente, como o cuidado parental poderia ter se estabelecido na espécie humana? E como explicar a origem de grupos familiares? Estas e outras questões semelhantes continuam sendo objeto de estudo e pesquisa (fig. 4.1).



**Figura 4.1** Modelando a evolução do altruísmo (Wenseleers *et al.* 2010). *a*) *Aptidão modulada por vizinhos*: o portador do genótipo altruísta (esfera clara) recebe benefícios ( $b$ , setas retas) de outros portadores (cinza escuro), cujo comportamento é expresso em contextos sociais; se o indivíduo focal também manifestar o caráter, um custo direto ( $-c$ , seta curva) recai sobre sua aptidão. *b*) *Aptidão inclusiva*: o portador que expressa o genótipo altruísta (esfera escura) paga um preço ( $-c$ ), mas promove benefícios ( $b$ ) entre vizinhos, alguns dos quais podem ser portadores do mesmo genótipo. *c*) *Seleção em múltiplos níveis* (ver Cap. 11): cooperadores (esferas escuras) estão em desvantagem dentro dos grupos ( $W$ ), pois são explorados pelos trapaceiros (brancas), mas grupos com mais cooperadores são mais produtivos, o que gera um componente positivo ( $B$ ) na *seleção entre grupos*.

Deparou-se então com as ideias de William D. [Donald] Hamilton (1936-2000) (ver Grafen 2004). Pouco antes, o biólogo inglês havia publicado um artigo (Hamilton 1964) – hoje, um clássico – sobre a evolução do altruísmo. Price ficou intrigado com o que leu e, em março de 1968, enviou uma carta ao autor. Hamilton respondeu prontamente e, após o seu regresso de uma viagem ao Brasil, os dois se encontraram.

Em junho de 1968, Price foi recebido no Laboratório Galton, do Colégio Universitário de Londres (UCL, na sigla em inglês). C. [Cedric] A. [Austen] B. [Bardell] Smith (1917-2002) [4.2] – matemático e geneticista inglês com quem Hamilton havia trabalhado na pós-graduação – o apresentou ao chefe do departamento e este o contratou. A partir de então,

## John Maynard Smith

Um dos gigantes da biologia ao longo da segunda metade do século 20, autor de uma obra rica e influente, Maynard Smith (sem hífen) ainda é relativamente pouco conhecido entre nós. O biólogo inglês faleceu em casa, em 19/4/2004, aos 84 anos.

Filho caçula de Sidney Maynard Smith, um renomado cirurgião militar, e Isabel Mary Pitman, oriunda de uma família abastada, John Maynard Smith nasceu em Londres, em 6/1/1920. (Sua irmã, Isabel ‘Val’ Valentine, falecida no início de 2016, nasceu em 1919.)

Em 1928, após a morte do pai, eles se mudaram para a região de Exmoor, no sudoeste da Inglaterra, terra natal da família da mãe. (No inverno, eles iam para o condado de Berkshire, perto de Londres.) Foi no meio rural que o pequeno John se envolveu com história natural, tornando-se um exímio observador de aves. Iniciou os estudos universitários na Faculdade Trinity, em Cambridge, obtendo um diploma de engenheiro em 1941. No mesmo ano, casou com Sheila Matthew (1918-2005); o casal teve três filhos, Anthony, Carol e Julian. (Graduada em matemática, em 1940, pela Faculdade Girton, também em Cambridge, Sheila teve carreira própria, atuando em diferentes áreas da biologia, antes de se dedicar exclusivamente à família.)

Durante a II Guerra, JMS trabalhou em uma empresa aeronáutica. Em 1947, insatisfeito com o emprego, voltou a estudar. Ingressou no Colégio Universitário de Londres (UCL, na sigla em inglês), obtendo um segundo diploma de graduação (1951). Iniciou em seguida uma pós – jamais concluída (Charlesworth 2004) –, estudando genética de moscas drosófilas sob a supervisão do naturalista e polímata britânico J. [John] B. [Burdon] S. [Sunderson] Haldane (1892-1964), por quem já nutria grande admiração [5.1].

**O legado de um gigante.** Em 1952, Peter B. [Brian] Medawar (1915-1987) [5.2], então chefe do Departamento de Zoologia, o convidou a

em linhagens vivendo em alopatria, resultou em alguma incompatibilidade entre os cariótipos. Assim, quando duas ou mais linhagens entraram em contato, estavam dadas as precondições para que a seleção promovesse a segregação e, por fim, a especiação por reforço.

**Coda.** O papel de Mayr na história da biologia não foi exatamente o de um inovador, como ele próprio parecia estar ciente (Provine 2005). Escritor prolífico e longevo, ele talvez fosse mais bem descrito como um articulador, tanto em termos acadêmicos (*e.g.*, reunindo e divulgando informações dispersas na literatura) como políticos (*e.g.*, assumindo cargos de chefia e participando de comitês de avaliação).

Nos moldes do bolo da fig. 6.2, por exemplo, não é difícil perceber que o seu legado abriga tanto *fatias* como *camadas*. No primeiro caso, caberia lembrar que ele foi autor de um sem-número de obras ornitológicas, desde os tempos de Berlim até os últimos anos de sua vida – o livro *The birds of Northern Melanesia* (Oxford, Oxford UP, 2001), em coautoria com o zoólogo estadunidense Jared [Mason] Diamond (nascido em 1937), seria um exemplo. No segundo caso, poderíamos reunir os escritos que tratam de aspectos históricos e filosóficos da biologia (*e.g.*, Mayr 1998, 2005).

Um marco do envolvimento dele com questões epistemológicas foi o artigo ‘Cause and effect in biology’ (Mayr 1961), no qual os diferentes enfoques da pesquisa biológica (camadas do bolo; fig. 6.2) foram reunidos em dois campos: *biologia funcional* e *biologia evolutiva*. O primeiro, chamado também de biologia das causas imediatas, procura explicar *como* os itens biológicos operam e, para isso, busca descobrir os mecanismos fisiológicos subjacentes a eles. O segundo campo, referido também como biologia das causas remotas, visa explicar *por que* os itens biológicos são do jeito que são e, nesse sentido, tenta identificar o valor adaptativo deles [6.7]. Na época, a epistemologia ainda era um campo dominado por físicos (ver Bunge 1980). Obras tratando da natureza do conhecimento biológico começariam a ganhar maior expressão alguns anos depois (*e.g.*, Ghiselin 1969; Monod 1971; Hull 1975).

**E**rnst Mayr faleceu em uma casa de repouso, em Bedford, cidadezinha próxima a Cambridge (Massachusetts). Era viúvo. Além das duas filhas, deixou netos e bisnetos. ■

car mudanças climáticas. Um dos primeiros a levar essa hipótese a sério foi o químico sueco Svante Arrhenius (1859-1927), laureado com o Nobel de Química em 1903. Tendo como ponto de partida as ideias de Jean-Baptiste Fourier (1768-1830), matemático e físico francês, para quem a atmosfera funcionaria de modo semelhante a uma estufa, mantendo o ar em seu interior aquecido, Arrhenius investigou o que poderia ocorrer, caso a concentração de  $\text{CO}_2$  aumentasse.

Nas palavras de McKibben (1990, p. 20; grafia original):

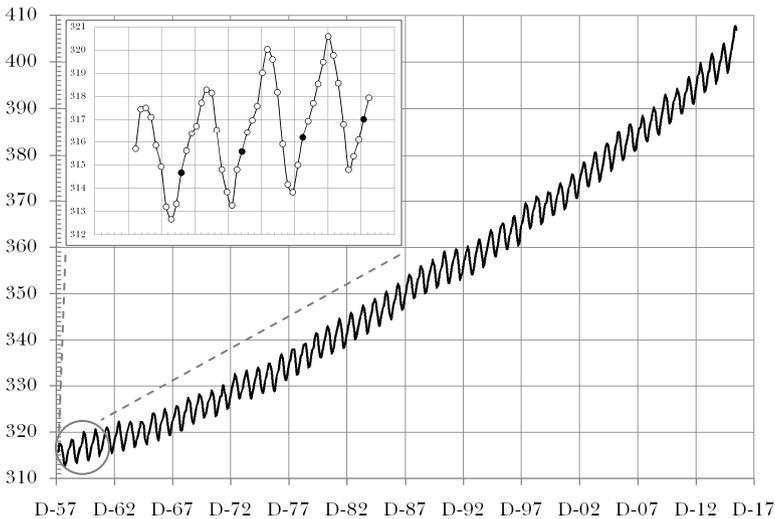
Ao estudar as primeiras décadas da Revolução Industrial, ele compreendeu que o homem estava queimando carvão num ritmo sem precedentes, “levando nossas minas de carvão a se evaporarem no ar”. [...] Mas foi Arrhenius, utilizando medições de radiação infravermelha da lua cheia, quem fez os primeiros cálculos dos possíveis efeitos da acelerada produção de dióxido de carbono pelo homem. A temperatura global média, ele concluiu, aumentaria até nove graus Fahrenheit (4,5 graus Celsius) se a quantidade de dióxido de carbono no ar dobrasse, em relação ao seu nível pré-industrial.

Naquela época, os riscos de um aquecimento global soavam como algo remoto, de sorte que as discussões em torno do assunto permaneceram nas sombras [7.6]. Em 1938, o engenheiro e inventor inglês Guy Stewart Callendar (1898-1964) publicou um artigo relacionando a escalada na temperatura com o aumento na concentração de  $\text{CO}_2$ . A maioria dos estudiosos, porém, considerou tais conclusões como precipitadas. O fato de o vapor d’água ser bem mais abundante fez também com que muitos creditssem ao  $\text{CO}_2$  um papel meramente secundário.

**Aquecimento global.** O quadro começou a mudar em 1956, quando o físico canadense Gilbert Plass (1921-2004) publicou seus estudos sobre a absorção de radiação por substâncias presentes na atmosfera. Embora seja transparente à luz do Sol, a capacidade de retenção energética do  $\text{CO}_2$  é superior à de outros gases. Assim, quanto maior o teor desse gás na atmosfera, mais intenso deverá ser o efeito estufa.

Foi nesse contexto que o geólogo estadunidense Roger Revelle (1909-1991) e o físico-químico austríaco Hans Suess (1909-1993), ambos então no Instituto Scripps de Oceanografia (SIO, na sigla em inglês), em San Diego (Califórnia), publicaram um artigo (Revelle & Suess 1957) que ajudaria a mudar de vez o nosso modo de ver a questão. Nesse artigo, tratando do comportamento em larga escala do  $\text{CO}_2$  antropogênico, eles

As leituras tiveram início em março de 1958. Os valores obtidos diariamente são integrados depois em médias mensais. Entre 1958 e 1964, no entanto, falhas técnicas (*e.g.*, falta de energia) impediram que várias leituras fossem realizadas, comprometendo a obtenção de cinco médias mensais (junho e outubro de 1958; fevereiro, março e abril de 1964). A partir de 1964, os problemas não se repetiram e, desde então, as leituras vêm sendo feitas diária e ininterruptamente. A primeira média, relativa a março de 1958, cravou 315,71 ppm.



**Figura 7.2** Médias mensais na concentração do CO<sub>2</sub> atmosférico (eixo vertical, em ppm), de março de 1958 a junho de 2016 [7.9]. A partir de setembro de 2017, todas as médias deverão ficar acima de 400 ppm. No detalhe, vê-se o trecho inicial da série, cada ponto correspondendo a um mês, sendo que os pontos cheios indicam as médias de dezembro (1958-1961).

A representação gráfica das médias mensais – comumente referida como curva de Keeling – mostra a existência de dois níveis simultâneos de variação. O primeiro é a oscilação sazonal (gráfico menor da fig. 7.2), determinada pela sucessão das estações – a concentração de CO<sub>2</sub> decresce durante o verão (de julho a setembro, no hemisfério Norte), em razão da elevação na taxa de crescimento dos organismos fotossintetizantes,

alguns daqueles que foram capturados e marcados na primeira sessão) e os ‘novos’ (*i.e.*, indivíduos sem marcas, capturados pela primeira vez na segunda sessão). Ao final da segunda sessão, os dados obtidos são então utilizados para estimar o tamanho populacional ( $N$ ).

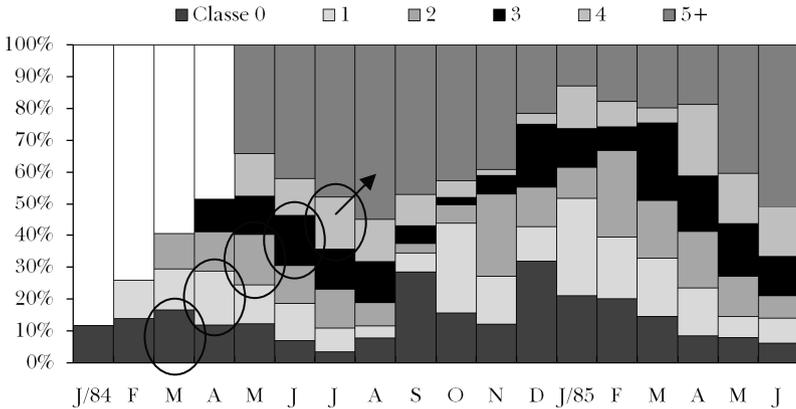
Para tanto, presume-se que a relação entre o número de indivíduos capturados na primeira sessão ( $C_1$ ) e o total de indivíduos presentes ( $N$ ) seja diretamente proporcional à relação entre o número de indivíduos recapturados ( $R$ ) e o total de indivíduos capturados na segunda sessão ( $C_2$ ) – em símbolos,  $C_1/N = R/C_2$ , de onde  $N = (C_1 \times C_2) / R$ . O tamanho da população ( $N$ ), portanto, é igual ao número de indivíduos capturados na primeira sessão vezes o número de indivíduos capturados na segunda, dividindo-se o produto pelo número de indivíduos recapturados na segunda sessão [8.9].

**Tabelas de vida.** Embora a construção de tabelas de vida para populações humanas tenha uma história relativamente longa, retrocedendo ao menos até a Roma Antiga (Hutchinson 1981) – o que não é bem uma surpresa, dadas as implicações políticas e econômicas das informações demográficas –, sua utilização em populações animais ou vegetais é bem mais recente (*e.g.*, Deevey 1947, Harper & White 1974; ver Begon *et al.* 2007, Gurevitch *et al.* 2009).

Além de recente, a literatura sobre o assunto é um tanto tendenciosa, visto que a maioria dos trabalhos publicados privilegia (i) espécies de regiões temperadas; e (ii) espécies de interesse econômico, como pragas agrícolas e vetores de doença (para uma revisão, ver Cornell & Hawkins 1995). Não surpreende, portanto, que o nosso conhecimento a respeito da demografia de populações tropicais ainda seja incipiente. Todavia, não deixa de ser uma situação intrigante, afinal conduzir censos periódicos exige pouco mais do que lápis, papel e... paciência.

Tabelas de vida visam apreender e expressar os padrões de sobrevivência de uma população. Há mais de um modo de se obter dados para isso. Um deles é acompanhar uma coorte (= conjunto de indivíduos nascidos em uma mesma data ou época), desde o nascimento até a morte do último sobrevivente (*tabela de vida horizontal*). Isso não sendo possível, como muitas vezes não é, pode-se conduzir censos periódicos, contando-se então os indivíduos encontrados em diferentes estágios ou classes etárias (*tabela de vida vertical*). Com os dados apropriados em mãos, é possível avaliar tanto o impacto relativo de diferentes fontes de mortalidade (*e.g.*, patógenos, predadores, parasitóides) como a susceptibilidade dos vários estratos da população (*e.g.*, ovos, larvas, pupas e adultos).

mos de autoecologia ou no âmbito do exame de interações com outros organismos), ainda são raros entre nós os exemplos de estudos envolvendo a demografia foliar de espécies nativas (e.g., Santos 2000). Transcorridos 40 anos desde a publicação de *Population biology of plants*, não seria exagero dizer (parafrazeando Harper) que a nossa compreensão da biologia de plantas tropicais ainda carece de estudos demográficos.



**Figura 10.2** Estrutura etária de uma população de folhas de *Solanum cernuum*, entre janeiro de 1984 e junho de 1985 (Costa 1991). A classe 0 expressa o número de folhas nascidas a cada mês como um percentual do total de folhas presentes naquele mês. A classe 5+ abriga folhas com 5 ou mais meses de idade. De um mês para o outro, cada segmento das barras sobe um degrau na pilha, até ser absorvido pela classe 5+ (as elipses acompanham o caso da corteira de março de 1984). Entre janeiro e abril de 1984, a estrutura etária foi simplificada, visto que a idade das folhas presentes no início do trabalho era desconhecida.

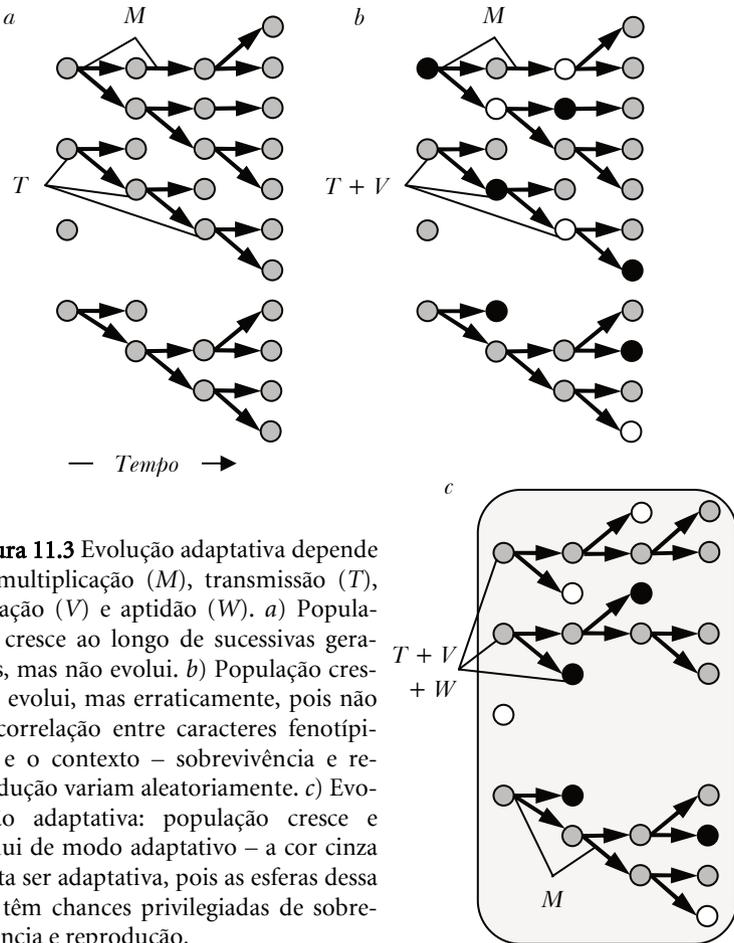
**Coda.** Nos últimos anos, Harper enfrentou graves problemas de saúde – um enfisema e, mais recentemente, uma leucemia –, mas continuou ativo e atualizado. Quando faleceu, estava escrevendo suas memórias.

John Harper faleceu em casa, em Exeter, para onde ele e a esposa haviam se mudado em 1997. Deixou viúva, os três filhos e sete netos, além de uma grande legião de amigos e admiradores. ■

**Seleção em múltiplos níveis.** Ao longo de quase 20 anos, a seleção de grupo sobreviveu como um ponto de vista minoritário, quase marginal. Apenas uns poucos ‘teimosos’ continuaram a explorar as possibilidades (e.g., Wilson 1975; Wade 1977). Foi então que, a partir da segunda metade da década de 1980 e, mais intensamente, a partir de meados da década de 1990, a situação começou a mudar (Borrello 2005; Wilson & Wilson 2007). O assunto voltou a ser intensamente discutido, agora como parte de uma engrenagem conceitual mais ampla e sofisticada, referida hoje como *seleção em múltiplos níveis* (fig. 11.2b).

De acordo com o novo ponto de vista, a seleção poderia operar simultaneamente em mais de um nível de organização (genes, indivíduos, grupos etc.), embora continue em aberto saber sob que circunstâncias e até que ponto um dos níveis predominaria sobre os demais [11.6]. Seleção operando entre entidades de determinado nível tende a promover a evolução de adaptações próprias daquele nível. Assim, do mesmo modo como estamos habituados a tratar certos caracteres (morfológicos, fisiológicos, comportamentais) como adaptações próprias do indivíduo, seria igualmente válido falar em adaptações próprias do grupo (Gardner & Grafen 2009). Não custa lembrar: para que a seleção opere, é necessário apenas que haja variação na aptidão de entidades (e.g., organismos individuais ou grupos de indivíduos) que integram um mesmo nível de organização (fig. 11.3).

Cabe ressaltar que o ponto de vista defendido por Williams dava ênfase aos níveis mais fundamentais (seleção gênica, sobretudo), mas não negava que a seleção possa ocorrer em outros níveis. Segundo ele, a seleção acima do indivíduo deve ser rara e fraca – levando-se em conta as precondições para que tal processo ocorra – e, portanto, de alcance e importância limitados. Na comparação entre indivíduos e grupos, por exemplo, podemos esperar que a seleção seja mais comum e intensa entre os primeiros. Há motivos para isso. O primeiro deles é que a delimitação física é obviamente mais efetiva no plano individual – a migração intergrupar, por exemplo, tende a dissolver a integridade de grupos ou populações. Outro motivo é que o tempo de vida dos indivíduos tende a ser bem inferior ao tempo de duração dos grupos; os primeiros, portanto, estão sujeitos a um número de ‘rodadas’ seletivas superior ao dos últimos. Em suma, não obstante o conceito de seleção em múltiplos níveis oferecer uma visão mais pluralista do processo evolutivo, o indivíduo segue sendo o nível mais corriqueiro de discriminação, razão pela qual a maioria das adaptações deve se manifestar nesse nível.



**Figura 11.3** Evolução adaptativa depende de multiplicação ( $M$ ), transmissão ( $T$ ), variação ( $V$ ) e aptidão ( $W$ ). *a*) População cresce ao longo de sucessivas gerações, mas não evolui. *b*) População cresce e evolui, mas erráticamente, pois não há correlação entre caracteres fenotípicos e o contexto – sobrevivência e reprodução variam aleatoriamente. *c*) Evolução adaptativa: população cresce e evolui de modo adaptativo – a cor cinza é dita ser adaptativa, pois as esferas dessa cor têm chances privilegiadas de sobrevivência e reprodução.

**Cooperação, altruísmo, sexo.** George Williams tinha particular interesse por fenômenos biológicos aparentemente não adaptativos, como a senescência e a menopausa. Também escreveu sobre o comportamento cooperativo, o altruísmo e a reprodução sexuada.

O altruísmo, por exemplo, levanta questões importantes. Afinal, se os padrões comportamentais foram moldados pela seleção operando entre indivíduos, como poderíamos explicar a ocorrência de comportamentos altruístas, por meio dos quais a ação de um indivíduo beneficia a outros,

tulos de livros e inúmeros artigos. Vários dos seus livros ganharam uma versão brasileira, incluindo *O planeta simbiótico* (Margulis 2001), *Cinco reinos* (3ª ed., Margulis & Schwartz 2001), *O que é vida?*, *O que é sexo?* e *Microcosmos* – os três últimos escritos em coautoria com o filho mais velho, Dorion Sagan (Margulis & Sagan 2002a, b, 2004).

Sou de opinião que *Cinco reinos* é uma obra indispensável para estudantes e profissionais da área, sem deixar de ser acessível ao leitor comum. (A editora responsável pela edição brasileira não parece pensar assim, a julgar pela inexistência de uma versão da 4ª edição [12.1].) Ainda no âmbito da literatura técnica, cabe mencionar *Handbook of Protoctista* (Boston, Jones, 1990), um tratado monumental sobre os protistas [12.2] – ou protoctistas, como preferia –, do qual ela foi um dos organizadores. Quando ela faleceu, uma segunda edição desse livro, fora de catálogo há vários anos, já estava no forno.

Os micro-organismos sempre foram uma paixão, como Margulis fazia questão de frisar (Margulis 2001, p. 31; grafia original):

Inscrevi-me como estudante de pós-graduação no departamento de genética da Universidade da Califórnia em Berkeley em 1960. Embora eu tivesse 22 anos e já fosse mãe de dois garotos insistentemente ativos, meu entusiasmo pela busca da genética celular e pela evolução [dominava] qualquer idéia de me tornar dona-de-casa em tempo integral. Mais do que maridos, sempre desejei ter filhos. Ao contrário de meus pais, eu achava uísque e cigarros, pôquer e bridge, reuniões e política, fofocas e golfe insuportavelmente chatos. Eu, por outro lado, era intoleravelmente pedante, séria e estudiosa e preferia a companhia de bebês, lama, árvores, fósseis, animais de estimação e micróbios ao mundo normal dos adultos. E ainda prefiro.

Com exceção dos vírus [12.3], todos os organismos conhecidos – bactérias, protistas (protozoários e vários tipos de algas), animais, fungos e plantas (embriófitas, algas verdes e vermelhas) – são formados de células. Existem, contudo, dois tipos distintos de células, as procarióticas (tipo encontrado em bactérias e arqueias; ver Cap. 14) e as eucarióticas (derivadas das procarióticas e presentes nos demais seres vivos).

**Células procarióticas vs. eucarióticas.** Alguns eventos-chave marcaram a história da vida, incluindo os seguintes [12.4]: (i) a Terra foi formada há 4,56 bilhões de anos; (ii) os primeiros seres vivos surgiram há (no mínimo) 3,9 bilhões de anos; (iii) nos 2 bilhões de anos seguintes, o planeta foi ocupado (exclusivamente, ao que parece) por seres procarió-

gostoso com a crescente importância atribuída à genética de populações, Mayr virou-se contra o trabalho de alguns pioneiros, especificamente Fisher, Haldane e Wright (ver Cap. 11).

Em suas palavras (Mayr 1959, p. 2; tradução livre):

A mudança evolutiva foi apresentada [pela genética de populações] essencialmente como uma entrada ou saída de genes, como a adição de alguns feijões em um saco de feijões e a retirada de outros. [...]

A mim me parece que a principal importância da teoria matemática foi que ela deu rigor matemático a afirmações qualitativas feitas muito anteriormente. [...] Contudo, eu talvez devesse deixar que os próprios Fisher, Wright e Haldane mostrassem o que eles julgam que sejam as maiores contribuições deles.

Mayr passou a se referir ao trabalho daqueles teóricos como ‘genética do saco de feijões’ (*beanbag genetics*) (e.g., Mayr 1998). Não seria a última vez que uma opinião enviesada sua daria origem a uma acalorada discussão (ver Gunawardena 2014). Alguns anos depois, Haldane terminou escrevendo uma resposta (Haldane 1964). Wright ficou chocado com o episódio e o seu relacionamento com Mayr, até então amigável, azedou (Provine 1989). (Em 1984, voltando de uma viagem à Itália, Wright confidenciou a Crow que o valor do prêmio que acabara de receber diminuiu muito depois que ele soube que Mayr havia sido agraciado no ano anterior – ver Crow 2009).

**“Por que reverenciar o Jim?”.** Além de professor e pesquisador, James Crow atuou em outras esferas do serviço público, participando de comitês e conselhos gestores, tanto em âmbito nacional como internacional; assumiu vários cargos administrativos, dentro e fora do meio acadêmico (Abrahamson 2012).

Recebeu diversas honrarias e homenagens ao longo da vida. Uma das mais significativas talvez tenha sido a adoção de seu nome para batizar o *J. F. Crow Institute for the Study of Evolution*, um centro multidisciplinar de pesquisa, ensino e extensão da Universidade de Wisconsin, criado em janeiro de 2010. Em dezembro de 2011, a revista *Genetics*, com a qual ele colaborava desde a década de 1940, anunciou que publicaria uma série de artigos em sua homenagem.

Segundo os editores (Turelli & Langley 2011, p. 1127; tradução livre):

Com este número, nós iniciamos uma série de artigos ‘Perspectivas & Revisão’ em reverência ao nosso colega James F. Crow, que, junto com

vam refletir a história da vida. O mais conhecido deles foi o do naturalista alemão Ernst [Heinrich Philipp August] Haeckel (1834-1919). O sistema genealógico de Haeckel, publicado no 2º volume do livro (em alemão) *Morfologia geral dos organismos* (Berlim, G. Reimer, 1866),<sup>3</sup> reconhecia três reinos: o dos animais, o dos vegetais e o dos protistas. Este último abrigava grupos ‘problemáticos’, como as esponjas e os fungos, além dos micro-organismos conhecidos na época.

Um sistema verdadeiramente moderno só apareceria na primeira metade do século 20. Em 1938, o biólogo estadunidense Herbert F. [Faulkner] Copeland (1902-1968) publicou em artigo uma versão inicial de um sistema de quatro reinos. Anos depois, uma versão revisada apareceu no livro *The classification of lower organisms* (Palo Alto, Pacific Books, 1956),<sup>4</sup> contendo então os seguintes reinos: Mychota (= Monera; bactérias, extraídas dos ‘protistas’ de Haeckel, incluindo as cianobactérias), Protoctista (= Protista; protozoários, a maioria das algas e fungos), Plantae (embriófitas e algas verdes) e Animalia (animais).

Em 1969, tendo o sistema de Copeland como ponto de partida, o biólogo estadunidense Robert H. [Harding] Whittaker (1920-1980), cujo legado inclui ainda importantes trabalhos em ecologia, publicou um sistema de classificação no qual os seres vivos estão arrançados em cinco reinos. Teríamos então moneras (bactérias), protistas, fungos (extraídos dos ‘protoctistas’ de Copeland), animais e plantas. Com algumas modificações, o sistema de Whittaker continua de pé (e.g., Margulis & Schwartz 2001), embora tenham surgido algumas outras propostas (e.g., Cavalier-Smith 2004) e uma delas possa vir a substituí-lo.

A despeito das diferenças, os sistemas de Copeland e Whittaker estão assentados sobre o mesmo princípio: há uma dicotomia fundamental na história da vida – procariontes vs. eucariontes – e isso deveria estar retratado nos sistemas de classificação.

**Falsa dicotomia.** Em 1977, Woese & Fox (1977) divulgaram as primeiras evidências em favor de um modelo radicalmente novo para a árvore da vida. Segundo eles (p. 5088; tradução livre):

Dividir o mundo vivo em *Prokaryotae* e *Eukaryotae* tem servido, antes de tudo, para obscurecer o problema sobre quais agrupamentos atuais representam os diversos ramos primordiais provenientes da linha de descendência comum. A razão é que eucarioto/procarioto não é primária-

<sup>3</sup> Disponível em <https://archive.org/details/generellemorphol02haec>.

<sup>4</sup> Disponível em <https://archive.org/details/classificationof00cope>.

Trata-se enfim de uma amostra *tendenciosa*. Basta ver que quase a metade dos 329 ensaios – tidos como os ‘mais importantes’ – aborda a vida e obra de matemáticos (101 ensaios) ou filósofos (52). Distorção semelhante ocorre nas ciências naturais: 56 ensaios tratam de físicos e outros 21, de astrônomos; em comparação, são apenas 17 químicos, sete geocientistas e 34 biólogos. Estranhamente, entre os nomes que ficaram de fora, encontramos cientistas que trabalharam ou viveram no país, como foi o caso de Fritz Müller e Eugen Warming (1841-1924). Quer dizer, embora Müller e Warming tenham sido incluídos no DSB, os editores do DBC acharam melhor deixá-los de fora...

Apesar de graves e grosseiros, nenhum desses problemas é insuperável. Espero, portanto, que os editores do DBC continuem trabalhando duro e assim, quem sabe, em futuro próximo, possam oferecer ao leitor brasileiro algum material suplementar que venha remediar as distorções presentes nesses três primeiros volumes. ■

## Apêndice

**Com quantos ovos se faz uma borboleta?** Como foi dito no Cap. 8, o impacto e a importância relativa das fontes de mortalidade que incidem sobre uma população podem ser investigados por meio da análise de tabelas de vida. Estive envolvido em investigações desse tipo em 1984-1985 e 1999-2000. Em ambos os casos, um dos objetivos era descrever os padrões de sobrevivência dos imaturos da borboleta *Hypothesis ninonia* [A.1]. No que segue, apresento e discuto alguns resultados da primeira pesquisa.

Na Reserva Biológica do Poço D'Anta (ver nota 10.7), fêmeas grávidas de *Hypothesis* depositam seus ovos (um ou dois de cada vez) na face inferior das folhas de suas plantas hospedeiras, a mais abundante das quais era o braço-de-preguiça (*Solanum cernuum*). Ovos e larvas são atacados por um rol variado de inimigos naturais – ovos: microvespas, formigas e besouros; larvas: moscas, vespas, percevejos e aves. Embora costumem transitar entre as folhas à medida que crescem, as larvas permanecem se alimentando e ocasionalmente empupam na planta onde eclodem.

Entre janeiro de 1984 e junho de 1985, foram feitas vistorias periódicas em plantas do braço-de-preguiça. Em cada vistoria, registrei o número e a posição dos imaturos; no caso das larvas, registrei também o estágio e o comprimento. Como foi possível reconhecer ovos e larvas individuais, imaturos desaparecidos entre visitas sucessivas foram tratados como mortos e a proporção deles vista pela última vez em determinada etapa foi adotada como sendo igual à taxa de mortalidade naquela etapa. Por exemplo, se 40 ovos foram encontrados em uma visita, 10 dos quais foram reencontrados na visita seguinte (ainda como ovos ou já como larvas), a taxa de mortalidade dos ovos naquele período foi de 75% ( $= 40 - 10 / 40$ ).

**Examinando uma tabela de vida.** Ao final dos 18 meses de trabalho de campo, 878 imaturos foram contabilizados. Excluindo 20 ovos coletados ou danificados durante as vistorias, foram construídas tabelas de vida trimestrais (de JFM/1984 a AMJ/1985) para 858 imaturos. No que segue, porém, esses resultados foram combinados em uma única tabela (tab. A.1), observando-se de imediato que (i) 623 imaturos morreram no estágio de ovo; (ii) 233 morreram em algum estágio larval (L1-L5); e (iii) dois imaturos conseguiram empupar (uma pupa foi morta por um parasitoide, a outra deu ori-

# Notas

[**Dois palavras**] **DP.1.** Outros grandes inventores da biologia moderna faleceram entre 2004 e 2013 – e.g., Francis Crick (v. Cap. 11), Knut Schmidt-Nielsen (1915-2007), Thomas Eisner (1929-2011) e François Jacob (1920-2013). Nove cientistas aqui incluídos são autores de livros que se converteram em referências-chave; eis o mais citado de cada um deles (Google Acadêmico <https://scholar.google.com.br>): *Population biology of plants* (Harper), 12,6 mil citações; *Animal species and evolution* (Mayr), 10,7 mil; *Evolution and the theory of games* (Maynard Smith), 10,2 mil; *Adaptation and natural selection* (Williams), 8,4 mil; *Ecological methods* (Southwood), 8,1 mil; *An introduction to population genetics theory* (Crow), 5,9 mil; *Origin of eukaryotic cells + Symbiosis in cell evolution* (Margulis), 3,7 mil; *The origins of life on the earth* (Miller & Orgel 1974), 1,1 mil; e *The genetic code* (Woese), 760.

**DP.2.** Versões anteriores dos capítulos e algumas notas foram publicadas em meio impresso ou eletrônico. Meio impresso: (i) capítulos 2, 5, 7, 9, 10 (parte) e 11 e notas 6.7 (parte) e 11.4, na *Ciência Hoje* (<http://www.cienciahoje.org.br/>); (ii) cap. 4, em *História, Ciência, Saúde – Manguinhos* (<http://www.scielo.br/>); (iii) cap. 6 (parte), na *Eco-21* (<http://www.eco21.com.br/>); e (iv) cap. 15, em *Cadernos de Saúde Pública* (<http://www.scielo.br/>). Eletrônico: (i) capítulos 1, 3 e 12-14 e nota 1.7, no *Observatório da Imprensa* (<http://observatoriodaimprensa.com.br/>); (ii) cap. 8 e 10 (partes), no *Jornal da Ciência e-mail* (<http://www.sbcnet.org.br/>); (iii) cap. 6 e 8 (partes), em *La Insignia* (<http://www.lainsignia.org/>); e (iv) nota 8.8, na *Ciência Hoje On-line*

(<http://www.cienciahoje.org.br/>).

[**Capítulo 1**] **1.1.** Ver ‘The Alfred Russel Wallace Page’ (<http://people.wku.edu/charles.smith/index1.htm>), ‘The Alfred Russel Wallace Website’ (<http://wallacefund.info>) e ‘Wallace Online’ (<http://wallace-online.org>).

**1.2.** A matéria foi publicada em 27/11/2013 – v. <http://cienciahoje.org.br>. O tom de ‘resgate’ é comum em matérias a respeito de ARW – e.g., ‘À sombra de Darwin, Alfred Russel Wallace recebe o devido reconhecimento’, de Ian Sample, publicada na *Folha de S.Paulo* (<http://www1.folha.uol.com.br>), em 28/9/2012.

**1.3.** O autor foi o geólogo e editor escocês Robert Chambers (1802-1871), mas sua identidade só foi revelada postumamente, na 12ª edição (1884).

**1.4.** O destino teria sido inspirado em Edwards (1847), mas há controvérsias a respeito do real objetivo da viagem (v. van Wyhe 2014).

Ao longo dos séculos 16 e 17, o Novo Mundo foi visitado por europeus de diferentes origens e propósitos (conquistadores, missionários, saqueadores). Naturalistas passaram a vir com alguma regularidade a partir do século 18, muitos dos quais estiveram no Brasil, incluindo (em ordem de nascimento): Georg Markgraf (1610-1648) e Willem Piso (1611-1678), coautores da *Historia naturalis Brasiliae* (1648), obra pioneira na descrição da flora e fauna brasileiras; Charles-Marie de La Condamine (1701-1774); Daniel Solander (1733-1782), colaborador de Carl von Linné (v. Cap. 14); Auguste de Saint-Hilaire (1779-1853); Johann Baptist von Spix (1781-1826) e Carl Friedrich Philipp von Martius (1794-1868), que trabalharam juntos durante anos. Martius foi um dos

organizadores da *Flora Brasiliensis*, ainda hoje uma obra de referência importante. Ausência intrigante nessa lista é o nome do naturalista alemão Alexander von Humboldt (1769-1859), o ‘pai esquecido do ambientalismo’ (Wulf 2016), cuja obra inspirou gerações de naturalistas. Ele fez parte de uma expedição que percorreu as Américas (1799-1804), mas não foi autorizado a entrar em território brasileiro.

**1.5.** Em 1939, a Companhia Editora Nacional publicou uma primeira versão em português. Temos, assim, duas versões, a de 1939, traduzida por Orlando Torres, e a de 1979, traduzida por Eugênio Amado.

**1.6.** Quando Wallace e Bates chegaram ao país, a Amazônia brasileira correspondia a uma única unidade política, a província do Grão-Pará. (A província do Amazonas foi criada em 1850.)

Em 1849, o irmão caçula de ARW, Herbert Edward, veio ao Brasil, acompanhando o naturalista Richard Spruce (1817-1893). Vítima de febre amarela, Herbert faleceu em Belém, dois anos depois. Sobre a presença simultânea de Wallace, Bates e Spruce em terras brasileiras, v. Hemming (2015).

**1.7.** Os termos *evolução*, *darwinismo* e *seleção natural* não devem ser tratados como sinônimos, pois não significam a mesma coisa. A palavra *evolução* vem de *evolutio*, forma substantivada do verbo *evolvere* (de *ex-*, fora + *volvere*, rolar, desabrochar, abrir). Evolução biológica significa mudar, sem implicar em ‘melhoria’ ou ‘progresso’. Em termos atuais, podemos defini-la como *toda e qualquer mudança que ocorre no fundo gênico de uma população*. (O fundo gênico é uma entidade abstrata, composta de todos os alelos presentes em determinada população.)

O darwinismo é uma *interpretação da evolução que adota como padrão uni-*

*versal o acúmulo gradativo de mudanças ao longo de gerações*. Adota ainda a ideia de que tal padrão de mudança é criado em grande medida pelo processo de seleção operando entre os membros de uma mesma população. Embora tal caracterização ressalte o papel e a importância da seleção, o darwinismo não descarta a possibilidade de que outros fatores, como a *deriva genética*, interfiram no processo evolutivo. Tampouco exclui a ideia de que a seleção opera em outros níveis da hierarquia biológica, seja abaixo ou acima do nível individual.

A seleção natural pode ser definida como o processo que resulta na propagação desigual de entidades que produzem cópias mais ou menos fiéis de si mesmas. Evolução por seleção natural é um tipo particular de evolução; sua manifestação depende de quatro ‘pré-requisitos’ (v. fig. 11.3): multiplicação, variação, hereditariedade e aptidão. *Multiplicação*: o potencial reprodutivo dos seres vivos é enorme, de tal modo que o número de descendentes produzidos em geral é bem superior ao mínimo necessário para substituir a geração parental. Esse potencial, no entanto, quase nunca é efetivado, pois a maior parte da prole em geral morre antes de gerar seus próprios descendentes (v. Apêndice). *Hereditariedade*: a prole tende a se parecer mais com os genitores do que com outros membros da população. A explicação para esse fato, desconhecida na época de Darwin e Wallace, é que os pais transmitem aos filhos uma parcela do seu genoma (50%, no caso de organismos diplóides que se reproduzem sexualmente). *Variação*: embora a geração filial herde boa parte de seus caracteres da geração parental, há diferenças entre elas. Recombinação, mutação e plasticidade fenotípica são responsáveis por isso.

tados de quatro estudos anteriores, três dos quais conduzidos por outros pesquisadores. Eles concluíram que a quebra de artelhos diminui de modo significativo as chances de recaptura, produzindo resultados tendenciosos. Nos casos reanalisados, o efeito foi cumulativo, de tal modo que, quanto maior o número de artelhos removidos, menores as chances de recaptura. Eles calcularam que cada artelho adicional removido, após o primeiro, reduziria as chances de recaptura em 4-11%. Por exemplo, em comparação a indivíduos que perderam apenas um artelho, indivíduos com dois artelhos removidos tinham 96% de probabilidade de serem recapturados. A distorção máxima, no caso de indivíduos que perderam oito artelhos (maior número de artelhos removidos nos casos reanalisados), reduziu as chances de recaptura a 28%. Em outras palavras, indivíduos que perderam oito artelhos tinham 28% de probabilidade de recaptura, quando comparados a indivíduos que perderam apenas um artelho. As conclusões do trabalho colocam em xeque a própria metodologia, cuja aplicação deveria ser revista ou eventualmente abandonada. Afinal, não faz sentido investigar populações adotando para isso um procedimento que interfere nas chances de recaptura dos indivíduos. (Cabe registrar que alguns herpetólogos têm contestado essas conclusões.)

**8.9.** A fração  $R/C_2$  reflete o tamanho e/ou a viscosidade da população – em populações grandes ou fluidas (*i.e.*, cujos integrantes se deslocam com frequência), o valor de  $R/C_2$  costuma ser muito menor do que 1 ( $R \ll C_2$ ); já em populações pequenas ou viscosas (*i.e.*, cujos integrantes são relativamente sedentários), o valor tende a ser um pouco inferior a 1 ( $R < C_2$ ).

Monitorar populações ao longo do tempo implica na condução de múltiplas sessões de amostragem. Não vamos entrar em detalhes, mas cabe aqui chamar a atenção para dois dos complicadores que surgem nesses casos: (i) o mesmo indivíduo pode ser recapturado várias vezes; e (ii) dois ou mais indivíduos recapturados em uma mesma sessão podem ser sido marcados em sessões prévias distintas.

**8.10.** Lewinsohn *et al.* (2005) fizeram um balanço da área desde a publicação de *Insects on plants*. Segundo eles, a ecologia de comunidades de insetos fitófagos adquiriu o perfil atual a partir da publicação de Southwood (1961).

**[Capítulo 9] 9.1.** Em certo sentido, a mudança foi oportuna, pois logo depois surgiriam dois artigos (Hoyle *et al.* 1956; Burbidge *et al.* 1957), agora clássicos, dando um novo rumo ao estudo da origem dos elementos químicos. Segundo Hoyle e colegas, à medida que envelhecem, as estrelas queimam seu estoque de combustível (H e He). Quando o estoque está perto do fim, a temperatura externa sobe, enquanto a força gravitacional interna fica mais intensa. Dependendo do tamanho da estrela, isso pode resultar em fases alternadas de contração e expansão. Durante a fase de contração, a pressão e a temperatura no núcleo da estrela atingem valores elevadíssimos, o suficiente para que átomos pesados sejam formados pela fusão de átomos mais leves. As estrelas funcionariam assim como fornos cósmicos, no interior dos quais os núcleos se fundiriam, gerando átomos mais pesados – v. Wallerstein *et al.* (1997); em português, v. Singh (2006).

**9.2.** Até mesmo seus colegas de laboratório duvidavam dos resultados (Bada & Lazcano 2012).

**9.3.** Há modelos alternativos. A hipótese da argila, por exemplo, formulada

*pendentemente a idéia de que uma evolução do envelhecimento tenha ocorrido menos por causa de qualquer vantagem positiva no processo de senescência do que em razão da ausência de qualquer desvantagem.*

Williams (1957) tocou ainda em um aspecto particularmente intrigante da senescência em seres humanos: a menopausa, o fim da vida reprodutiva nas mulheres (em geral, por volta de 50-55 anos). A explicação proposta por ele – a chamada hipótese da vovó, segundo a qual a menopausa teria evoluído em um contexto social, permitindo que as mães ajudassem suas filhas a cuidar da própria prole –, continua de pé (v. Freeman & Herron 2009).

As hipóteses evolutivas referidas até aqui estão ancoradas na premissa de que a senescência carece de valor adaptativo. Parece lógico; afinal, seria um contrassenso biológico imaginar que a deterioração do corpo poderia ter evoluído como uma adaptação do indivíduo. Todavia, na opinião de alguns autores (e.g., Mitteldorf & Pepper 2009; Martins 2011), a senescência pode ter evoluído como uma adaptação de grupo. Segundo Mitteldorf & Pepper (2009), por exemplo, a senescência seria uma adaptação contra a proliferação de doenças infecciosas. Em um contexto de corrida armamentista entre patógenos e hospedeiros, um dos benefícios da senescência seria promover a heterogeneidade na população de hospedeiros, dificultando a proliferação de patógenos – algo equivalente ao efeito que é atribuído à reprodução sexuada (v. Freeman & Herron 2009). Um modelo ligeiramente diferente foi proposto por Martins (2011), segundo o qual a senescência teria evoluído como uma adaptação de grupos viscosos vivendo em ambientes heterogêneos e cambiantes. O benefício preco-

nizado é semelhante ao do modelo anterior (i.e., promover a heterogeneidade no interior do grupo), embora sem evocar uma corrida armamentista. As simulações feitas indicam que, em um contexto de mudanças constantes (genéticas e ambientais), grupos senescentes tendem a se impor, promovendo a extinção de grupos rivais cujos integrantes não envelhecem.

Temos assim duas escolas de pensamento. Para muitos estudiosos, a senescência teria se estabelecido como mero efeito colateral (pleiotrópico) de caracteres adaptativos, não carecendo de explicação própria. Para outros, no entanto, o processo teria se estabelecido como um modo de abreviar a longevidade individual, o que, dependendo das circunstâncias, elevaria as chances de persistência do grupo, sendo, então, adaptativo. O tema é dos mais intrigantes e segue sendo discutido e investigado (e.g., Kyryakov *et al.* 2016).

**11.5.** Wynne-Edwards (1986) voltou a defender seu antigo ponto de vista, procurando sanar deficiências da obra anterior. Curiosamente, porém, ele não menciona o nome de GCW, embora comente as opiniões de outros críticos, como as do biólogo inglês David [Lambert] Lack (1910-1973), adepto da seleção individual e autor do influente livro *The natural regulation of animal numbers* (Oxford, Clarendon, 1954).

**11.6.** Sobre as controvérsias em torno da seleção de grupo, v. Leigh (2010) e Frank (2013); sobre a seleção em múltiplos níveis, v. Keller (1999) e Okasha (2006); em português, v. Freeman & Herron (2009) e Abrantes (2011).

**11.7.** Outro aspecto intrigante das colônias é o funcionamento descentralizado. Em um formigueiro, por exemplo, nenhuma formiga dá ordens a outra formiga; não há nenhum controle central (Gordon 2002).

# Referências

As seguintes abreviaturas são usadas: *AHG*, *Annals of Human Genetics*; *ARE[E]S*, *Annual Review of Ecology [Evolution] and Systematics*; *BJS*, *Biological Journal of the Linnean Society*; *BMFRS*, *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*; *CSH*, Cold Spring Harbor; *CUP*, Cambridge University Press; *CUP (NY)*, Columbia University Press; *JAE*, *Journal of Animal Ecology*; *JE*, *Journal of Ecology*; *JEB*, *Journal of Evolutionary Biology*; *JTB*, *Journal of Theoretical Biology*; *MMBR*, *Microbiology and Molecular Biology Reviews*; *NAS*, National Academy of Sciences; *OUP*, Oxford University Press; *OSEB*, *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*; *PTRS*, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B; *PNAS*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*; *PUP*, Princeton University Press; *QRB*, *Quarterly Review of Biology*; *TREE*, *Trends in Ecology and Evolution*; *WHO*, World Health Organization.

- Abrahamson, S. 2012. James F. Crow: his life in public service. *Genetics* 190: 1-4.
- Abrantes, PC, org. 2011. *Filosofia da biologia*. P Alegre, Artmed.
- Abuabara, MAP & Petreire, M, Jr. 1997. *Estimativas da abundância de populações animais: Introdução às técnicas de captura-recaptura*. Maringá, Editora da UEM.
- Alberts, B & mais 5. 2006. *Biologia molecular da célula*, 4.ed. P Alegre, Artmed.
- Allee, WC & mais 4. 1949. *Principles of animal ecology*. Filadelfia, Saunders.
- Allen, GE. 2011. Eugenics and modern biology: critiques of eugenics, 1910-1945. *AHG* 75: 314-25.
- Anônimo. 1844. *Vestiges of the natural history of creation*. Londres, J Churchill.
- Aragão, MJ. 2008. *História da química*. RJ, Interciência.
- Arking, R. 2008. *Biologia do envelhecimento*, 2.ed. R Preto, Funpec.
- Audi, G & mais 6. 2012. The NUBASE2012 evaluation of nuclear properties. *Chinese Physics C* 36: 1157-286.
- Bada, JL & Lazcano, A. 2012. *Stanley L. Miller 1930-2007: A biographical memoir*. Washington, NAS.
- Barry, RG & Chorley, RJ. 2013. *Atmosfera, tempo e clima*, 9.ed. P Alegre, Bookman.
- Bates, HW. 1843. Note on coleopterous insects frequenting damp places. *The Zoologist* 1: 114-5.
- , 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. *Trans of the Linnean Society of London* 23: 495-566.
- , 1979 [1863]. *Um naturalista no rio Amazonas*. BH, Itatiaia & Edusp.
- Bazzaz, FA & Harper, JL. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytologist* 78: 193-208.
- Beatty, J. 1994. The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. *Biology and Philosophy* 9: 333-56.
- Begon, M; Townsend, CR & Harper, JL. 2007. *Ecologia: De indivíduos a ecossistemas*, 4.ed. P Alegre, Artmed.
- Benson, WW. 1977. On the supposed spectrum between Batesian and Müllerian mimicry. *Evolution* 31: 454-5.
- Bettelheim, FA & mais 3. 2012. *Introdução à química geral, orgânica e bioquímica*, 9.ed. SP, Cengage.
- Bock, K. 1982. *Natureza humana e história: Uma réplica à sociobiologia*. RJ, Zahar.
- Bock, WJ. 2006. Ernst Walter Mayr. 5 July 1904 – 3 February 2005. *BMFRS* 52: 167-87.
- Bonner, JT. 1983. *A evolução da cultura nos animais*. RJ, Zahar.
- Borrello, ME. 2005. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endavour* 29: 43-7.
- Bradshaw, AD & McNeilly, T. 1985 [1981]. *Evolución y contaminación*. Barcelona, Omega.
- Brennan, RP. 1998. *Gigantes da física*. RJ, J Zahar.
- Brown, JH & Lomolino, MV. 2006 [1998]. *Biogeografia*, 2.ed. R Preto, Funpec.
- Brown, KS, Jr & Vasconcellos-Neto, J.

# Índice

- ácidos nucleicos 40 68 70  
107-8 110-2; ADN 40 79  
93 96 107-8 110-1 141;  
ARN 40 106-12; código  
genético 108-10 147; se-  
quenciamento 111  
açúcares 70; glicose 93  
adaptação 14 50 77-88 121  
126 136 139 141-3 146  
alocação 62-3  
Altmann, R 95  
ambientalismo 78 88 127  
aminoácidos 40 65 67-70  
107-9 112 147; síntese de  
proteínas 79 92 106-11  
145  
analogia 19 96  
anfíbios 18 58 77; artelhos  
(anuros) 139-40  
aposematismo 20-2 129  
147  
aptidão 12 32 39 41-2 47  
73 80-1 83-4 127-8 131-3  
135 142  
-- inclusiva 32 80 85  
Aristóteles 112  
árvore da vida 106 110  
112-5 117  
atmosfera 51-7 88 128  
137-8; aquecimento glo-  
bal 53-5 57 137; efeito  
estufa 52-5; oxigênio 52  
88 94 131 137 145; me-  
tano 66 68 115  
-- primitiva 66-70 145  
átomo: massa 27 29 130-1;  
modelo 29-30; número  
atômico 27 29  
ATP 93  
aves 9 18 37 42 49 123 125  
128 133 135-6 139  
Bates, WH 8-9 127 135 147  
Begon, M 72 141  
Belém, PA 8-9 17 127  
biogeografia 9-10 44 62 79  
-- de ilhas 138  
Bobo da Corte 80  
Bradshaw, AD 141  
Brown, H[S] 51 137  
Cairns-Smith, AG 140  
Callendar, GS 53  
camuflagem 20-2 46-7  
capacidade de suporte 63-4  
caracteres sexuais secundá-  
rios 13 128  
carbono 27 52 117-8 137-8;  
dióxido de 51-7 68-9 137-  
8; monóxido de 68-9  
Carvalho, JCM 60  
Cavalier-Smith, T 113  
Chambers, R 126  
Clodd, E 19  
cloroplasto 92-6 145  
CMR (método) 60-1 139-40  
códon 108-9  
coevolução 94; corrida  
armamentista 20 24 143  
colonização 45-6 74 138  
Copeland, HF 113  
combustíveis fósseis 52 59  
138  
corte 45  
Crawforth, A 19 129  
Crow, JF 86 126  
cuidado parental 32, 38, 81  
Curie, M 147  
Darwin, C 11-6 20 79 85  
126-9 135-6 145-6; dar-  
winismo 13-4 39 72-3 78  
86 88 97 127 134 144; ne-  
odarwinismo 14  
datação absoluta 145; éons 6  
145; idade da Terra 91  
121 144-5  
defesas antimicrobicas 87  
-- antipredação 20-1 133  
-- de plantas 64  
demografia 61 71 74 76;  
coorte 61 72 75-6; estru-  
tura etária 75-6  
-- foliar 74-6  
deriva 77 102-3 127  
desintegração nuclear  
(meia-vida) 28-30 130-1  
Diamond, J 50  
Dole, M 51 137 (efeito)  
EEE (estratégia) 41-2 135  
Eldredge, N 134  
eletroforese 80  
embriófitas 91 94 113; ár-  
vores 18 21 41 46 62 72 74  
91; ervilhas 99-100 146  
epistemologia 50  
-- genética 120  
especiação 39 44-5 48-50  
135; efeito do fundador e  
44; isolamento reprodu-  
tivo 44-5 48-9; revolução  
genética e 44  
-- por reforço 45 48-50  
esporos 106-7 147  
etologia 82 136  
eucariontes 39 91-6 108  
113-5 144  
eugenia 146-7  
eussocialidade 85 143; co-  
lônias 40 85 143  
Fairbank, WM 106  
fator-chave (método) 61  
fenótipo 41-2 100  
Fisher, RA 34 79 104-5  
132 135 138  
fitossociologia 141  
fotossíntese 52 56 92-4  
101 137  
Fourier, J-B 53  
fundo gênico 45 82 102  
127-8 132; variabilidade  
80 103 143  
fungos 40 91 113 115-6 147  
Galton, F 146; lab. 32-4 132  
Garrison, T 69  
Gause, GF 121  
genética de populações 38  
78 99 101 104-5  
-- do saco de feijões 103-4  
-- ecológica 80  
-- mendeliana 93 100  
-- molecular 79 110  
genótipo 32 100 132  
Gilbert, JH 138

Exemplar número: -----.

---

---

A presente edição de *O evolucionista voador & outros inventores da biologia moderna* foi impressa em fevereiro de 2017. Tipologia: miolo, Minion 10,5 (+ Arial, New Baskerville BT); capa, Minion 12/11 (+ Franklin Gothic Demi Cond). Papel: miolo, pólen 80 g; capa, cartão supremo 250 g.

Este livro foi impresso nas oficinas gráficas da Editora Vozes Ltda.,  
Rua Frei Luís, 100 – Petrópolis, RJ.