

Introdução à biologia da evolução das plantas

Citação: Aguiar, C. (2025). *Introdução à biologia da evolução das plantas* [E-book em atualização contínua]. Instituto Politécnico de Bragança. <https://esa.ipb.pt/livros/books/introducao-a-biologia-da-evolucao-das-plantas>

- I. Noções de evolução biológica

- 1. Essencialismo vs. evolucionismo
- 2. Teorias da evolução
- 3. Mecanismos de mudança evolutiva
- 4. Unidade de seleção e unidade de evolução
- 5. Noções de fitness, sucesso reprodutivo e sucesso evolutivo
- 6. Tipos de evolução
- 7. Adaptação vs. aclimação
- 8. Evolução de caracteres complexos. Redução e reversão de caracteres
- 9. Uma explicação evolutiva da sexualidade
- 10. Notas sobre agricultura e evolução
- 11. Mais características do processo evolutivo
- 12. A teoria da evolução é uma teoria científica? A evolução da vida é real?

- II. Noções de espécie e de especiação

- 1. Conceitos básicos de filogenética
- 2. A espécie
- 3. Especiação
- 4. Gradualismo filético v. equilíbrio pontuado

- III. Extinções e radiação adaptativa
 - 1. Mecanismos de extinção e dinâmica da diversidade terrestre
 - 2. Extinções em massa. As megaextinções
 - 3. Radiações adaptativas

- IV. Padrões geográficos da diversidade
 - 1. A geografia da biodiversidade
 - 2. Congruência taxonômica: as plantas como bioindicadores

I. Noções de evolução biológica

Revisão concluída em 1/2026. Alguns quadros e figuras em falta

1. Essencialismo vs. evolucionismo

Nos meados do século XVIII, Carl von Linné, ou Carl Lineu (1707-1778), justamente conhecido como o pai da botânica, e os seus contemporâneos presumiam que todas as espécies haviam sido criadas por um ente superior e que a sua forma e número eram constantes. «*As espécies são tantas como as que foram criadas no início pelo Infinito*», escreveu Lineu em 1758. Se o Criador era perfeito, então, além de definitiva, a estrutura e a função dos seres vivos eram perfeitas e as necessárias para um adequado e permanente (infinito) funcionamento da vida na Terra.

Influenciados pela filosofia essencialista, ilustrada por Platão ([428/427-348/347 a. C.](#)) na conhecida alegoria da caverna, Lineu e os demais naturalistas pré-darwinianos supunham que a descrição dos produtos da criação, i. e., a prática da sistemática biológica, tinha por fim último a identificação das propriedades essenciais atribuídas pelo Criador às coisas vivas. Uma propriedade essencial – uma essência – era entendida como um elemento básico, neste caso de um ser vivo, sem o qual ele não pode ser o que é. A essência seria a causa direta da sua perfeição e intemporalidade. As propriedades não essenciais eram meramente acidentais.

A ideia de que os seres vivos mudam com o tempo é anterior a Charles Darwin (1809-1882), porém a ele se deve a identificação do mecanismo crucial da seleção natural e a reunião de um copioso e convincente conjunto de evidências reunido a partir do mundo natural, organizado no livro mais influente da biologia moderna – a *A Origem das Espécies* (Figuras I.1.1 e I.1.2). Após a publicação de *A Origem*, em 1859, a espécie deixou de ser considerada como um tipo caracterizado por um conjunto constante e imutável de propriedades essenciais. Embora carecendo de uma definição precisa até à emergência da síntese evolucionária moderna, a espécie passou a ser interpretada como um aglomerado de indivíduos similares, com características fenotípicas espacial e temporalmente instáveis, submetido a pressões seletivas que condicionam a sua história evolutiva.



Figura I.1.1. Down House, a casa de Darwin. Charles Darwin viveu 40 anos na Down House, a cerca de 30 km a sudeste do centro de Londres. Aqui escreveu *A Origem das Espécies* e aqui veio a falecer na primavera de 1882. Todos os dias à mesma hora Darwin percorria os jardins e os campos anexos à sua casa observando minuciosamente plantas e animais. Em talhões de terra e estufas anexos à casa desenvolveu, na companhia dos filhos, uma intensa atividade experimental com minhocas, orquídeas e outras espécies de plantas. Na biblioteca, atraem a atenção do visitante dois livros-chave da história da biologia: o *Species Plantarum*, de Carl Linné, e uma primeira edição de *A Origem*. [Foto: Carlos Aguiar.]

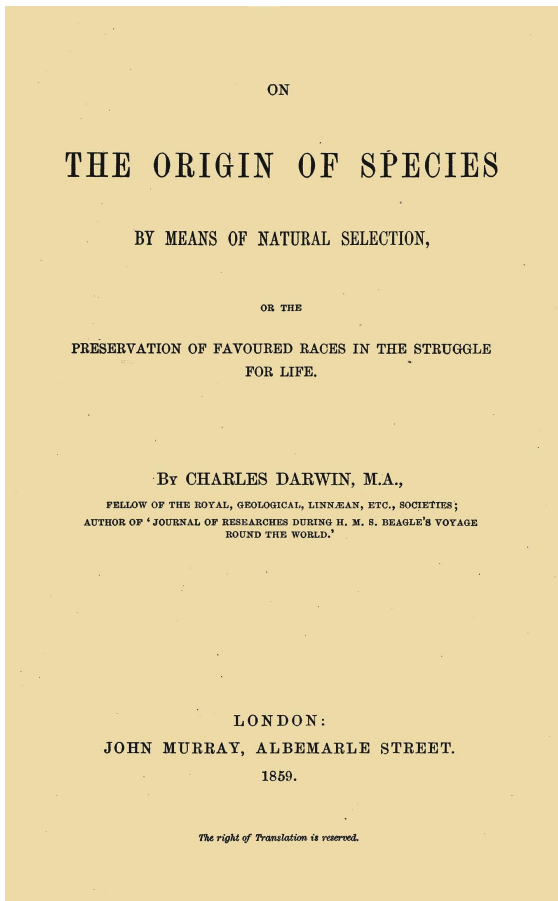


Figura I.1.2. Frontispício da primeira edição de 1859 de *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin, designação abreviada do original, *Sobre a Origem das Espécies através da Seleção Natural ou a Preservação de Raças Favorecidas na Luta pela Vida* (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*). [Wikimedia Commons.]

A noção de que as plantas e os animais não são imutáveis, que evoluem, e que a sistemática vai muito além da mera descrição de tipos, implicou, a muito custo, a rejeição do essencialismo, um sistema filosófico com mais de 2000 anos. A teoria da evolução de Darwin converteu-se no novo paradigma unificador e organizador de toda a vida, e a busca das essências transformou-se numa demanda dos caracteres e tipos ancestrais.

2. Teorias da evolução

Teoria da evolução de Darwin

Durante a viagem de circum-navegação a bordo do navio Beagle (27 de dezembro 1831-2 de outubro de 1836), na dupla função de naturalista e de companheiro de viagem do comandante do navio, o capitão FitzRoy, Darwin, na altura um jovem naturalista em busca de um rumo na carreira e na vida, confrontou-se com duas questões fundamentais que absorviam a atenção dos seus contemporâneos (Pigliucci, 2007):

- Como explicar e qual a história da diversidade biológica que povoa o planeta?
- Por que razão a forma e a função, a flor e a polinização, por exemplo, estão tão estreitamente correlacionadas nos seres vivos?

O afastamento do essencialismo e a aproximação à ideia de evolução, na procura de resposta a estas duas questões fundamentais da biologia, tiveram como ponto de partida o uniformitarismo popularizado pelo geólogo e amigo pessoal de Darwin, Charles Lyell (1797-1875). Lyell é um dos fundadores da geologia moderna e o autor de um importante livro, *Principles of Geology*, que Darwin leu avidamente durante a viagem do *Beagle* (Allen, 2014). Para explicar as características geológicas da Terra, Lyell admitiu que estas se deviam à lenta ação de forças ainda hoje atuantes – «o presente é a chave para [entender] o passado», uma ideia simples, mas de grande alcance, cunhada por **uniformitarismo** (*uniformitarianism*).

O Beagle deteve-se três anos na América do Sul. No outono de 1835, a cerca de 1.000 km da costa continental sul-americana, nas ilhas do arquipélago dos Galápagos, Darwin deparou-se com várias espécies de aves pertencentes ao género *Mimus*, de notável semelhança morfológica, quer entre si quer com outras espécies continentais. Regressado a Inglaterra, escreveu em 1836 no seu diário: «*Se existe o menor fundamento para essas observações, a zoologia dos arquipélagos será digna de análise; pois tais factos [minariam] a estabilidade das espécies.*» Cautelosamente, Darwin considera a hipótese de que espécies tão similares como aquelas descendiam, provavelmente, de um ancestral comum, de origem continental – admite, assim, pela primeira vez que a diversidade biológica não era satisfatoriamente explicada através de um ato único de criação de seres imutáveis (v. Costa, 2009).

Darwin encontrou no seio de cada espécie diferenças morfológicas entre indivíduos. Talvez algumas variações conferissem vantagens na luta por recursos limitados e influíssem no sucesso reprodutivo dos indivíduos que as possuíssem. E a acumulação de **características** (*traits*) favoráveis ao longo do tempo poderia explicar a divergência morfológica e o aparecimento de novas espécies. Os fósseis de mamíferos extintos, similares às espécies atuais, que Darwin encontrou nas costas da América do Sul, seriam então elos de uma longa cadeia evolutiva. O seu estudo forneceria não só a evidência da evolução, mas também a possibilidade de reconstruir a

história evolutiva dos seres vivos atuais.

O fermento do evolucionismo darwiniano é, porém, anterior à viagem de circum-navegação do *Beagle*. Entre 1828 e 1831, Darwin foi aluno e usufruiu da amizade de John Henslow (1796-1861), um padre anglicano e um rigoroso investigador da natureza das espécies vegetais e da variação das suas formas. Nas visitas de campo organizadas por este distinto mineralogista e professor de botânica, Darwin aprendeu a colher espécimes botânicos e a observar a variação da forma das plantas. Os seus biógrafos admitem que estas aprendizagens, a par da sua experiência como naturalista na viagem do *Beagle* (por recomendação de J. Henslow), foram essenciais no processo de aceitação da ideia de evolução e na descoberta do mecanismo da seleção natural (Kohn et al., 2005).

Depois de chegar da viagem do *Beagle*, Darwin viveu duas outras experiências determinantes no processo de conceção da teoria de evolução por seleção natural: (i) a observação dos métodos de seleção artificial de novas variedades de espécies domésticas, e a (ii) leitura do livro *An Essay on the Principle of Population*, de Thomas Malthus.

Darwin estudou com minúcia as técnicas usadas por columbófilos e criadores de gado para obter novas raças de animais domésticos, muitas vezes com características exuberantes, através da **seleção artificial** (*artificial selection*) da variação biológica intrínseca de cada espécie. Ele próprio dedicou-se a selecionar cruzamentos com raças de pombos domésticos. A analogia entre a seleção artificial de raças domésticas e a seleção natural viria a ser um argumento crucial em *A Origem das Espécies* (Theunissen, 2012).

Thomas Malthus (1766-1834) foi um clérigo anglicano e demógrafo inglês conhecido por defender que as populações humanas crescem mais rapidamente do que a disponibilidade de recursos. Para Malthus, a escassez era uma inevitabilidade comum a todas as sociedades humanas e a causa eficiente da guerra, da fome e das epidemias. Malthus percebeu que nas sociedades humanas pré-industriais – os efeitos da Revolução Industrial eram ainda incipientes no seu tempo – as taxas de natalidade e de mortalidade tendem a igualar-se e que o rendimento, assim como o número de filhos sobreviventes por mulher, sofreu poucas variações ao longo do tempo (Clark, 2007). Darwin encontrou em Malthus a noção de **luta pela sobrevivência** (*struggle for existence*) que adotaria, numa versão menos radical na sua teoria da evolução (Malthus valorizou mais a competição por recursos escassos do que Darwin).

Entre a primeira assunção por escrito de que as espécies mudam, antes referida, e a publicação de *A Origem das Espécies* decorreram 23 anos. A ideia de evolução era demasiado revolucionária para um homem com uma personalidade temperada, avesso à exposição pública. Darwin começou, finalmente, a escrever *A Origem das Espécies* em 1856, pressionado por Charles Lyell e pela publicação em 1855 de um artigo por outro importante naturalista britânico, Alfred Russel Wallace (1823-1913), na altura a trabalhar na distante ilha do Bornéu (Figura I.1.3-C). Wallace era um convicto evolucionista – convergiu com todo o mérito, e de forma independente, num mecanismo evolutivo por seleção natural similar ao de Darwin (J. T. Costa, 2009).

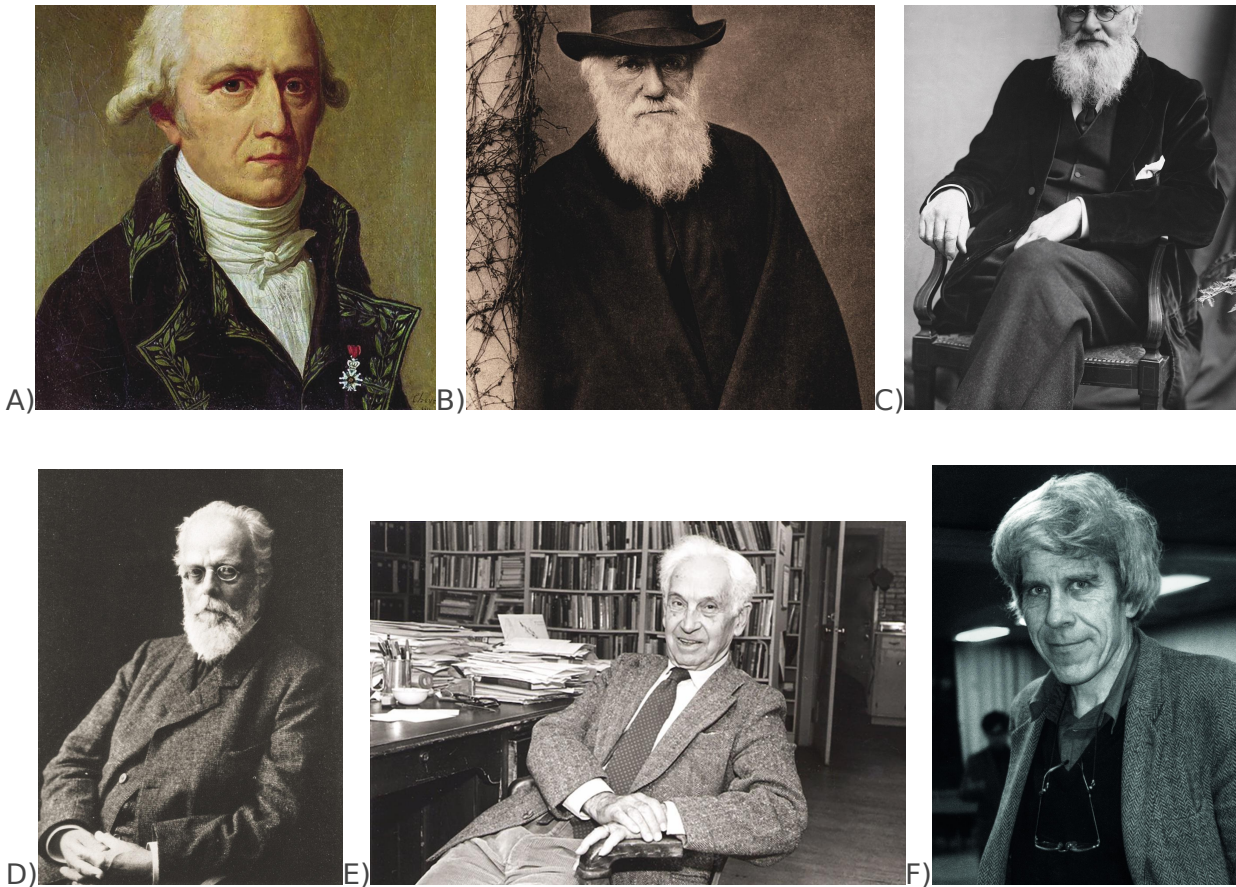


Figura I.1.3. Seis personagens-chave da história do pensamento evolutivo em biologia. **A)** Jean-Baptist de Monet (Cavaleiro de Lamarck) (1744-1829), **B)** Charles Darwin (1809-1882), **C)** Alfred Russel Wallace (1823-1913), **D)** August Weismann (1834-1914), **E)** Ernst Mayr (1904-2005) e **F)** William Hamilton (1936-2000). [A-E) Wikimedia Commons, F) extraída de Grafen (2004).]

A teoria da evolução por seleção natural foi originalmente proposta, num artigo conjunto de Wallace e de Darwin, em 1858. Ao contrário de Wallace, Darwin conseguiu coligir e publicar um grande número de factos a suportar a teoria da evolução por seleção natural. As 1250 cópias da primeira edição, datada de 1859, de *A Origem das Espécies* esgotaram imediatamente. O impacto nos meios cultos europeus e norte-americanos foi tremendo. Influentes cientistas, como os botânicos William Hooker (1785-1865) e Asa Gray (1810-1888) ou os zoólogos August Weismann (1834-1914) e Ernst Haeckel (1834-1919), aderiram entusiasticamente às ideias de Darwin. Em contrapartida, os seus detratores não hesitaram em apelidá-lo de «*o homem mais perigoso de Inglaterra*».

Da teoria da evolução de Darwin, teoria da evolução de Darwin-Wallace ou teoria da evolução por seleção natural extraem-se seis ideias fundamentais (Coyne, 2010):

- A ideia de evolução em si;
- O gradualismo do processo evolutivo;
- A especiação como consequência frequente da evolução;
- A conexão de todos os seres vivos por relações de parentesco (**ancestralidade comum**);
- A importância fundamental do mecanismo da **seleção natural** no processo evolutivo;

- A coocorrência da seleção natural com **mecanismos não seletivos de mudança evolutiva** (menos bem compreendidos por Darwin e entre os quais sobressai a deriva genética).

Kutschera & Niklas (2004) resumem o **mecanismo da evolução por seleção natural** pugnado por Darwin do seguinte modo:

- Em cada geração nascem mais indivíduos do que aqueles que o meio ambiente pode suportar;
- As características morfológicas e funcionais variam de indivíduo para indivíduo;
- A competição dos indivíduos por recursos escassos gera uma **luta pela sobrevivência** (*struggle for existence*) da qual sobrevivem, e atingem a fase reprodutiva, os indivíduos mais aptos (*survival of the fittest*), com características peculiares de algum modo transmissíveis à descendência;
- As gerações vão-se sucedendo com pequenas modificações estruturais e funcionais;
- Da acumulação de modificações evoluem novas espécies.

Assim concretizado, o mecanismo da evolução por seleção natural processa-se à escala da população, envolvendo três componentes: a) ecológica – os indivíduos competem entre si em determinadas condições ambientais (**ambiente seletivo**), com contribuições diferenciadas para a geração seguinte (**sucesso reprodutivo, fitness**); b) genética – parte das características que condicionam a *fitness* são transmissíveis; c) e de genética populacional – uma população é um arranjo de características transmissíveis (variação genética) com efeito na *fitness*.

Retorno agora às duas perguntas formuladas no início deste ponto.

Como explicar, então, e qual a história da diversidade biológica que povoa o planeta? Darwin propôs que a especiação e a diversificação dos seres vivos eram consequências diretas da acumulação gradual de pequenas modificações trabalhadas pela seleção natural (Schluter, 2009). E foi mais longe: compreendeu que a ancestralidade comum era a chave para organizar e dar sentido à diversidade biológica, que as relações de parentesco entre as espécies se assemelhavam à ramificação de uma árvore (Figura I.1.4) e que a noção de evolução deveria presidir à construção dos sistemas de classificação. Na *Origem das Espécies* escreveu: «... o Sistema Natural baseia-se na descendência com modificações ... os caracteres que o naturalista considera revelarem a verdadeira afinidade entre duas ou mais espécies, são os herdados de um ancestral comum, sendo a classificação genealógica ... comunidade de descendência é o vínculo oculto que os naturalistas têm procurado inconscientemente.» (Darwin, 1859).

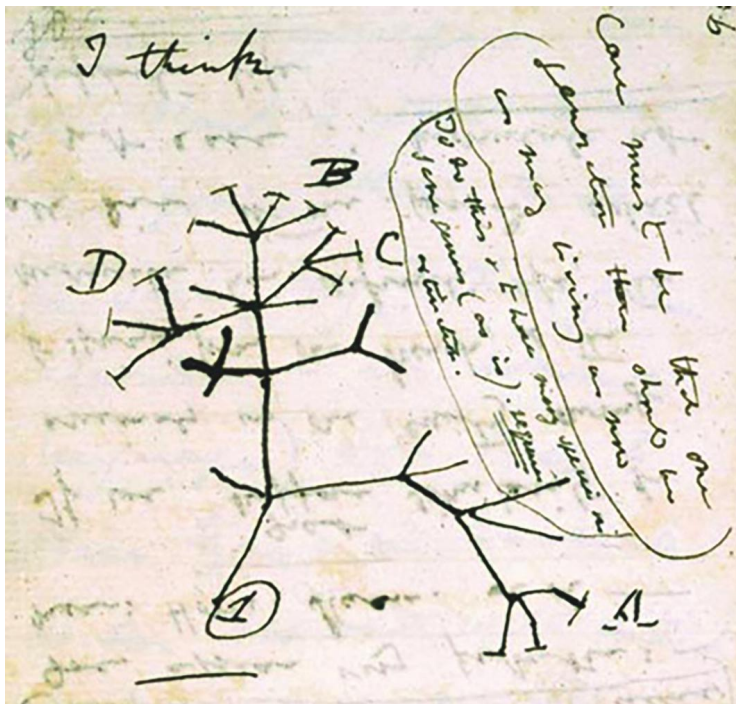


Figura I.1.4. Árvore filogenética idealizada por Charles Darwin num bloco de notas por volta de 1837. N.B. que Darwin reconhece um ancestral comum (1) das espécies agrupadas nos géneros A, B, C e D. [Wikimedia Commons.]

Portanto, a vida na Terra evoluiu de forma gradual a partir de uma espécie-mãe de todas as espécies – hoje em dia entendida como um microambiente povoado por moléculas autorreplicantes –, que evoluiu e se pulverizou em novas **linhagens evolutivas** (e.g., populações, espécies, clados) (*evolutionary lineages*), em grande parte (mas não apenas) pela ação da seleção natural. Embora gradual, consoante as linhagens, a evolução desenrola-se a diferentes **taxas de evolução** (*rate of evolution*) e tanto mais rapidamente quanto maiores as pressões seletivas. Por exemplo, quando um animal ou uma planta ocupa um novo ambiente, a evolução acelera; à medida que este acumula adaptações ao novo ambiente, a evolução desacelera (v. «Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado»). A divergência de novas espécies – a **especiação** – segue a mesma lógica: quanto maior a estabilidade ambiental, mais baixa a taxa de aparecimento de novas características e de novas espécies. A explicação da diversidade biológica aperfeiçoou-se, evoluiu, mas a Darwin se deve o «core» da argumentação.

Darwin apercebeu-se, ainda, do papel do isolamento reprodutivo e das pequenas populações na especiação (um embrião conceptual da deriva genética) (Mallet, 2010), e compreendeu que a extinção de taxa de morfologia intermédia explica as descontinuidades morfológicas entre taxa de categoria superior à espécie. «*A existência de géneros, famílias, ordens [...] e as suas relações mútuas resultam das extinções que permanentemente ocorrem entre os descendentes divergentes de um stock comum*» (Darwin cit. Richards, 2012).

Quanto à segunda questão exposta no início deste capítulo, para Darwin, a ação da seleção natural sobre a variação morfológica e funcional (**variação biológica**; *biologic variation*) era suficiente para explicar as correlações forma-função dos organismos. A seleção natural moldou os organismos vivos aos seus nichos ecológicos no passado e continua ativa no presente, porque a

evolução é um processo lento e sempre inacabado. Como refere Darwin: «... *formas sem fim, as mais belas e as mais maravilhosas, evoluíram e continuam a evoluir*» (Darwin, 1859). O mecanismo da seleção natural foi tão perturbador como revolucionário: explica o desenho dos organismos na natureza através de um processo puramente materialístico que não requer nem eventos de criação, nem a intervenção de forças sobrenaturais (J. Coyne, 2010; Mayr, 1982). A Seleção Natural é uma das mais importantes realizações da história do pensamento humano (Dennett, 1995).

Lamarckismo, neolamarckismo e neodarwinismo

A descendência com modificações, i. e., a ideia de evolução e a rejeição do fixismo, foi aceite com alguma rapidez. O papel central no processo evolutivo atribuído por Darwin à seleção natural foi, pelo contrário, recebido com ceticismo. Muitos dos seus contemporâneos consideraram, incorretamente, que a seleção natural eliminava os indivíduos desajustados, mas não explicava a adaptação (Allen, 2014). A agravar esta rejeição, Darwin falhou na explicação das causas da variação e na construção de uma teoria da especiação. Ainda assim, é impressionante que, sem conhecer os mecanismos da variação genética, Darwin tenha sido capaz de intuir que: «Qualquer que seja a causa das pequenas diferenças dos descendentes em relação aos indivíduos parentais – uma causa para cada uma tem de existir –, é a lenta acumulação, por seleção natural, dessas diferenças quando benéficas para os indivíduos que deu origem a todas as mais importantes modificações da estrutura, através das quais os inúmeros seres vivos que povoam a face da Terra são capazes de lutar entre si, e os mais bem-adaptados de sobreviver» (Darwin, 1859).

As reações contra a teoria da evolução por seleção natural recrudesceram no início do século XX, sobretudo em França e na Rússia, com um revivalismo do lamarckismo (v.i.). Este neolamarckismo está associado a um dos episódios mais trágicos da ciência moderna: o assassinio do grande agrónomo russo Nikolai Vavilov (1887-1943). Vavilov, o agrónomo que queria alimentar o mundo, morreu de fome na prisão às mãos de José Estaline, por contestar um charlatão perigoso e opositor acérrimo de Darwin e da genética mendeliana: Trofim D. Lysenko (1898-1976), na altura presidente da Academia de Ciências Agrícolas da URSS (Harlan, 1995).

Darwin não dispunha dos instrumentos conceptuais da genética para aprofundar o mecanismo da seleção natural e para propor uma teoria elaborada e consistente da especiação. Não compreendeu a origem da variação (os conceitos de mutação e recombinação são posteriores) e faltaram-lhe as bases teóricas para associar a especiação a barreiras à troca genética. Essa tarefa, mais o reposicionamento da seleção natural no centro da teoria da evolução, foram realizados pelos proponentes da teoria sintética da evolução (v.i.). Mas, primeiro, houve que rejeitar definitivamente o lamarckismo.

Embora a ideia da evolução organísmica remonte à Grécia Clássica, a primeira teoria coerente da evolução foi proposta na primeira década do século XIX pelo grande naturalista francês Jean-Baptiste de Monet, Cavaleiro de Lamarck (1744-1829), muitos não o sabem, um exímio botânico e o criador da palavra biologia (Figura 3A). A **teoria lamarckiana da evolução** funda-se,

originalmente, em duas supostas leis naturais:

- **Lei do uso e do desuso** (modificação lamarckiana) – o uso ou desuso causa um gradual fortalecimento, ou enfraquecimento, de uma qualquer característica ao longo do tempo;
- **Lei da herança dos caracteres adquiridos** – as pequenas alterações geradas pelo uso e desuso são transmitidas e acumuladas de geração em geração.

Para Lamarck, os ancestrais das girafas atuais forçaram o pescoço na tentativa de atingir os rebentos mais elevados das árvores da savana: este uso explica o comprimento inaudito do pescoço das girafas. O não uso da visão atrofiou os olhos de muitos animais cavernícolas. Para explicar o desenvolvimento de novos órgãos nos animais, Lamarck admitiu que novas necessidades geravam fluxos de fluidos no interior do corpo que ao cabo de muitas gerações induziam a diferenciação de novos órgãos (Mayr, 1982), embora falsa, uma explicação revolucionária para a época, porque secundarizava a função de um criador.

O lamarckismo pressupõe que a variação adquirida durante o desenvolvimento de um indivíduo – por causas ambientais ou pelo uso e desuso – pode ser herdada. E. Mayr chamou a este modelo de transmissão de características **herança macia** (*soft inheritance*), por oposição à **herança forte** (*hardinheritance*), i. e., à transmissão de características estruturais ou fisiológicas geneticamente determinadas cuja gênese é independente do meio ambiente. Embora frequentemente omitido nos manuais de biologia, Darwin aceitou a *soft* e a *hard inheritance* (Mayr, 1982).

Ainda antes da redescoberta dos trabalhos de genética de G. Mendel, o biólogo alemão August Weismann (Figura 3D) refutou, com uma experiência muito simples, a hipótese da transmissão de caracteres adquiridos (i.e., a *soft inheritance*) e rejeitou o modelo lamarckiano de evolução. A experiência aparece descrita num texto de 1888 com o título «A Suposta Transmissão de Mutilações»: i) numa primeira etapa, Weismann cortou a cauda de 901 ratos e da sua descendência durante cinco gerações; ii) no final da experiência constatou que os ratos continuaram a desenvolver caudas, sem modificações (Laubichler & Rheinberger, 2006). Uma simples e desagradável experiência destruiu uma aliciante e elegante teoria de grande aceitação. A incorporação das conclusões de Weismann na teoria darwiniana da evolução é conhecida por **neodarwinismo** (Kutschera & Niklas, 2004).

Weismann expurgou do evolucionismo os elementos lamarckianos ainda tolerados por Darwin e estabeleceu uma distinção fundamental: o papel das células germinativas (transmissoras de informação) face às células somáticas (o corpo). Esta separação — a **barreira de Weismann** — é válida para os animais, mas não se aplica estritamente às plantas (Lanfear, 2018). Nos animais, a linhagem germinativa é sequestrada precocemente durante a embriogénese: estas células originam os gâmetas, mas não participam na construção dos tecidos do corpo. As plantas, pelo contrário, mantêm células estaminais nos meristemas apicais durante todo o ciclo de vida. Estas células, responsáveis pela formação do corpo vegetativo, podem diferenciar-se posteriormente em estruturas reprodutivas (flores). Consequentemente, as mutações somáticas acumuladas pelas plantas durante o crescimento vegetativo podem incorporar-se na linha germinativa e ser transmitidas à descendência. Embora Weismann reconhecesse a importância da variação e da sua mistura na reprodução sexual, desconhecia ainda a base material da hereditariedade: os genes e os mecanismos de mutação e recombinação.

Teoria sintética da evolução

A biologia contemporânea de Darwin não dispunha de conceitos tão importantes como hereditariedade, gene, alelo, mutação, frequência genética ou deriva genética (Quadro 1). Os fatores hereditários particulados (*inherited factors*, mais tarde cunhados por genes), com variantes alternativas (alelos), a controlar as características dos organismos, e as leis que regulam a sua transmissão só seriam descobertos após a publicação de *A Origem das Espécies*, pelo monge católico austríaco Gregor Mendel (1822-1884) (Stenseth et al., 2022). Permaneceriam esquecidos cerca de 35 anos, até à sua redescoberta, em 1900, pelo botânico holandês Hugo de Vries, pelo botânico alemão Carl Correns e pelo agrônomo austríaco E. von Tschermak-Seysenegg (Gliboff, 2015). Darwin não teve conhecimento das descobertas de Mendel, mas Mendel foi fortemente influenciado pela *A Origem das Espécies* (Fairbanks & Abbott, 2016).

Nas primeiras décadas do século XX, o modelo de transmissão de caracteres qualitativos (mendelianos) – e.g., cor da flor (flores brancas vs. vermelhas) e rugosidade da semente (sementes lisas vs. sementes rugosas) – defendido pelos mendelianos foi considerado incompatível com o gradualismo evolutivo darwiniano. A pergunta de investigação era a seguinte: se a transmissão de características é particulada (descontínua como os átomos) sob a forma de genes (fatores mendelianos, i.e., as unidades básicas e transmissíveis da hereditariedade), como pode a evolução ser contínua? A compatibilização de Darwin e de Mendel foi realizada pelo estatístico inglês Ronald Fisher (1890-1962). Em 1918, Fisher mostrou que os caracteres controlados por um grande número de genes – caracteres quantitativos, e.g., tamanho da folha e forma das folhas – têm uma distribuição contínua; demonstrou ainda que a distribuição das frequências dos valores destes caracteres, ao nível da população, segue uma curva normal e que a sua expressão é fortemente influenciada pelo ambiente (Visscher & Goddard, 2019). De acordo com Fisher, a seleção natural desloca a curva das frequências e a adaptação aumenta ao longo do tempo; a rapidez da deslocação aumenta com a pressão de seleção e a disponibilidade de variação genética na população.

O norte-americano Sewall Wright (1889-1988) compreendeu que as espécies se distribuem espacialmente em pequenas populações que interagem (trocam migrantes) de forma limitada entre si. Wright e o biólogo de origem ucraniana Theodosius Dobzhansky (1900-1975) provaram a importância da deriva genética na evolução das pequenas populações, demonstrando que, em condições de instabilidade ambiental, a seleção incrementa a variação genética (e vice-versa), e que a falta de variação expõe as populações e espécies à extinção (Santillán Zerón, 2009). As conclusões de Wright e de Dobzhansky tiveram um forte impacto no pensamento da época porque contradiziam os defensores da eugenia, os quais, no final do século XIX e primeira metade do século XX, advogavam a noção de raça pura e o desenvolvimento de programas de seleção artificial na espécie humana (entre os quais se contava, aliás, Ronald Fisher).

A «caminhada» científica que culminou na teoria sintética da evolução envolveu outros passos conceptuais e outras descobertas fundamentais, como a teoria cromossómica da hereditariedade de Walter Sutton e Theodor Boveri em 1902 (localização da informação genética nos cromossomas e a explicação celular das leis de Mendel), a distinção entre genótipo (composição genética de um indivíduo) e fenótipo (características estruturais e funcionais de um indivíduo) por Wilhelm

Johannsen em 1911, e a teoria da mutação (alterações fortuitas dos genes), bem como a síntese entre hereditariedade, mutação e seleção por Thomas Hunt Morgan e Hermann Joseph Muller, entre outros (Carlson, 2013; Mayr, 1988; Stoltzfus, 2017).

A **teoria sintética da evolução** (ou **síntese evolutiva moderna** ou **teoria evolutiva padrão**), no sentido lato tal qual é geralmente entendida (v.i.), pode ser explicitada do seguinte modo (acompanhar a leitura com os conceitos do Quadro 1 e o esquema da Figura 7) (Futuyma, 2005a; Kingsolver & Pfennig, 2014; Mayr, 1982):

- O indivíduo é a principal **unidade de seleção** (*unit of selection*);
- A população é a principal **unidade de evolução** (*unit of evolution*);
- A seleção atua nos fenótipos, mas só a seleção de variação fenotípica de base genética tem consequências evolutivas;
- Os indivíduos possuem características estruturais e funcionais influentes na *fitness*, geneticamente determinadas e transmissíveis;
- As características geneticamente transmissíveis de cada indivíduo são um subconjunto das características disponíveis à escala da população;
- Nova variação genética é produzida continuamente por mutação e recombinação, ou importada por migração;
- As mutações genéticas ocorrem ao acaso (não são direcionadas para uma necessidade adaptativa), cabendo à seleção natural o papel de ordenar essa variabilidade, conferindo direção ao processo evolutivo;
- A seleção natural é a principal força – mas não a única (e.g., deriva genética) – que modela a evolução do fenótipo;
- As características geneticamente transmissíveis positivamente selecionadas têm, por norma, um pequeno efeito no fenótipo dos indivíduos;
- Alterações ambientais alteram as pressões seletivas, favorecendo o aumento da frequência de genótipos que conferem maior aptidão (*fitness*) nas novas condições;
- A lenta acumulação de novas características transmissíveis resulta numa divergência morfológica e/ou funcional entre populações e, eventualmente, desemboca em especiação;
- A especiação é o processo de formação de populações reprodutivamente isoladas de outras; a Teoria Sintética adota o Conceito Biológico de Espécie (v.i), onde a espécie é definida como um grupo de populações naturais que se cruzam real ou potencialmente e que estão reprodutivamente isoladas de outros grupos;
- Uma parte significativa das aquisições morfológicas e funcionais ocorridas ao longo de milhões de anos de evolução pode ser lida a partir do estudo da biota atual;
- Os mecanismos da macroevolução (diferenciação de taxa de categoria superior à espécie) e da microevolução (diferenciação do ecótipo até à espécie) são comuns.

A teoria sintética da evolução foi desenvolvida para eucariotas sexuais. Em resumo, com ela a evolução passou a ser entendida como a alteração, usualmente gradual, de geração para geração, e à escala da população, da frequência de características geneticamente transmissíveis (genes e alelos), pela ação de mecanismos diversos, sendo a seleção natural ao nível do indivíduo o mais importante, eventualmente culminando em especiação.

Duas das principais consequências desta teoria na biologia foram a rejeição definitiva do lamarckismo e a substituição do pensamento tipológico (= essencialista) lineano por uma nova doutrina metodológica: o pensamento populacional (Mayr, 1982). Sem entrar em grandes detalhes, desvaloriza o papel dos tipos na explicação dos fenômenos populacionais (e.g., extinção, adaptação e especiação), exaltando a importância dos indivíduos per se e da sua variação (Mayr, 1982). A extensão da teoria sintética da evolução às plantas foi consumada pelo botânico norte-americano G. L. Stebbins (Figura 49) no *Variation and Evolution in Plants*, um livro seminal de 1950.

Os pioneiros da nova síntese valorizaram a recombinação genética em detrimento da mutação na criação de variação genética. Para eles, tanto a micro- como a macroevolução e, implicitamente, a especiação são um produto de alterações das frequências gênicas de caracteres quantitativos por seleção natural, sem um envolvimento direto da mutação. E a evolução era intrinsecamente adaptativa. Esta ênfase na genética populacional contrastava, na altura, com os evolucionistas mendelianos como T.H Morgan, defensores de um papel irreduzível da mutação.

A descoberta da estrutura em dupla hélice do ácido desoxirribonucleico (DNA) em 1953, por James Watson (1928-2025) e Francis Crick (1916-2004), na sequência de trabalhos prévios de cristalografia da autoria de Rosalind Franklin e de Maurice Wilkins, constitui a objetivação material da genética que nem Darwin nem os seus seguidores neodarwinistas alguma vez anteciparam. O DNA forneceu a base físico-química para a hereditariedade e para as mutações que os arquitetos da síntese neodarwinista haviam postulado de forma largamente teórica. O rápido e extraordinário avanço da biologia molecular expôs a complexidade genómica que, por sua vez, abriu perspectivas inéditas para a Teoria Sintética. Por exemplo, a descoberta de vastas regiões de DNA não codificante, a transferência horizontal de genes, a constatação de que uma grande proporção das mutações ao nível molecular é evolutivamente neutra — fixando-se nas populações por deriva genética e não por seleção natural, como viria a ser formalizado na Teoria Neutralista da Evolução de Motoo Kimura — e, mais recentemente, a revolução epigenética, demonstraram que a arquitetura e a dinâmica da evolução são consideravelmente mais intrincadas do que o modelo adaptacionista de meados do século XX sugeria.

A Teoria Neutralista da Evolução será retomada no capítulo sobre especiação. Na secção «Adaptação vs. aclimatação» apresentam-se os princípios básicos da mecânica da epigenética. Em seguida, relata-se brevemente o impacto da integração da epigenética (com alguns complementos) na Teoria Sintética.

Síntese evolutiva alargada

O processo evolutivo e a origem da biodiversidade têm sido tradicionalmente explicados à luz da síntese evolutiva moderna. Contudo, nas últimas décadas, novas descobertas revelaram mecanismos de hereditariedade, de geração de variação biológica e de especiação que transcendem a genética e a teoria da especiação clássicas, motivando um debate em torno da necessidade de uma **Síntese Evolutiva Alargada** (*Extended Evolutionary Synthesis*).

Herança epigenética

A atividade dos genes está sujeita a complexos sistemas de regulação. Entre estes, os mecanismos epigenéticos assumem particular relevância evolutiva, pois é através deles que as condições ambientais influenciam o silenciamento génico e o seu inverso, a desrepressão ou ativação. Estas modificações na expressão dos genes — que não alteram a sequência de DNA — são, pelo menos parcialmente, transmissíveis entre gerações, falando-se, então, de **herança epigenética** (*epigenetic inheritance*). Os sistemas de regulação genética sensíveis a fatores ambientais desempenham, aparentemente, um papel na evolução análogo ao das mutações genéticas. Ironicamente, tal sugere a existência de uma componente quase lamarckiana na evolução, onde o ambiente molda diretamente a variação herdável (ainda que de forma mais ou menos temporária).

Evolução reticulada

Nas últimas décadas, tornou-se evidente que a hibridação e processos associados (e.g., alopoliploidia e introgressão), a endossimbiose e a transferência horizontal de genes (THG) desempenham papéis centrais e moldam ativamente a evolução dos seres vivos (Mallet, 2007; Soucy et al., 2015). Quando estes processos de partilha de material genético entre linhagens distintas são relevantes, adota-se o conceito de **evolução reticulada** (*reticulated evolution*). Por exemplo, a complexidade celular nos eucariontes está intrinsecamente ligada a eventos endossimbióticos (Lane, 2015). A THG atua como um dos principais motores da diversidade genética e adaptação em procariontes (Doolittle, 1999). Por seu turno, a hibridação/introgressão e a poliploidia são reconhecidamente fundamentais na evolução e na especiação de plantas (Soltis & Soltis, 2009). De realçar que foi datado um brusco aumento da poliploidia nas angiospérmicas em torno da fronteira Cretácico-Paleogénica, coincidindo com um evento maior de extinção global, o que sugere a importância deste mecanismo na sobrevivência e posterior diversificação das linhagens (Vanneste et al., 2014).

Por conseguinte, em diversos grupos taxonómicos, estes mecanismos de fluxo genético desafiam a visão clássica de que a evolução obedece a um padrão de descendência estritamente bifurcado e divergente. Como é realçado no volume III, para representar de forma mais rigorosa a evolução reticulada, o modelo de uma simples "árvore da vida" tem vindo a ser substituído ou complementado por redes ou "teias" filogenéticas (Baptiste et al., 2013).

A evolução reticulada gera sinais filogenéticos contraditórios e dilui a distinção genética e fenotípica entre grupos. Consequentemente, obscurece as relações filogenéticas entre organismos e dificulta os tratamentos taxonómicos (já que as fronteiras morfo-genéticas entre taxa se tornam mais difíceis de estabelecer) (Mallet, 2007).

Plasticidade, evo-devo e construção de nicho

Para além da reticulação e da epigenética, a proposta teórica da síntese evolutiva moderna argumenta que o processo evolutivo é moldado por três outros fatores chave (Laland et al., 2014; Scott-Phillips et al., 2014; West-Eberhard, 2003):

- **Biologia evolutiva do desenvolvimento** (Evo-Devo): demonstra como pequenas alterações nos genes reguladores do desenvolvimento podem gerar grandes inovações morfológicas; a síntese evolutiva moderna pressupõe que as mutações são absolutamente aleatórias enquanto os biólogos do desenvolvimento alertam para o facto

- de que alguns caminhos evolutivos (via mutação) são mais prováveis do que outros;
- Plasticidade fenotípica: o ambiente pode induzir variações morfológicas e fisiológicas que antecedem e guiam a própria adaptação genética; por outras palavras, se a alteração do fenótipo em resposta ao ambiente sem alterações genéticas for vantajosa, a seleção natural favorecerá mutações genéticas que, ao longo de gerações, estabilizem esse traço, incorporando-o *a posteriori* no genoma;
 - **Teoria da construção de nicho** (*niche construction theory*): o processo pelo qual os organismos modificam o seu ambiente (e.g., a construção de barragens por castores): em vez de evoluírem de forma passiva (como admite a síntese evolutiva moderna) alteram ativamente as pressões seletivas exercidas sobre si próprios e sobre os seus descendentes; assim sendo, a construção de nicho deve ser reconhecida como um processo evolutivo central, em paridade com a seleção natural.

Todos estes casos desafiam a premissa clássica de que a seleção natural é a única força que dá direção à evolução: a canalização evolutiva e a modificação ativa do ambiente também condicionam a trajetória histórica dos organismos.

É necessária uma nova síntese?

A síntese evolutiva moderna consolidou-se em meados do século XX com um foco quase exclusivo na herança vertical, na variação gerada por mutações genéticas aleatórias e graduais, e na genética populacional. Assentava ainda na premissa de um ambiente seletivo independente, face ao qual o organismo é um recetor passivo, e no isolamento reprodutivo (frequentemente alopátrico) como motor primário da especiação. Por conseguinte, a sua formulação clássica apresenta dificuldades teóricas em acomodar a transferência horizontal de genes (THG), a simbiogénese, o surgimento abrupto de novas espécies via poliploidia ou hibridação, e a canalização do processo evolutivo guiada por constrangimentos do desenvolvimento. Ao longo de décadas, a Síntese tendeu a tratar estes mecanismos — bem como a herança epigenética e a construção de nicho — como anomalias raras ou ruído irrelevante na história da vida, algo que a biologia contemporânea demonstrou ser incorreto.

Contudo, a primazia da mutação, da recombinação, da migração, da seleção natural e da deriva genética não está em causa; é meramente complementada por novos mecanismos de herança, de viés no desenvolvimento, na plasticidade e na reticulação. Longe de constituir uma verdadeira «nova síntese» — uma designação talvez presunçosa —, este alargamento concetual não representa um novo paradigma no sentido de uma revolução kuhniana, nem uma rutura com o darwinismo (Pigliucci, 2007). A transmissão de caracteres adquiridos por influência ambiental (*soft inheritance*), a transferência horizontal, a hibridação ou a construção do nicho não invalidam o papel absolutamente chave da herança genética forte e da seleção natural no processo evolutivo.

Da mesma forma que Darwin identificou a seleção natural sem conhecimentos de genética, os líderes da nova síntese expandiram a teoria darwiniana da evolução sem suspeitarem dos intrincados mecanismos de controlo molecular da vida. A biologia moderna, entretanto, veio conectar o processo evolutivo a todos os níveis de complexidade biológica. A síntese evolutiva moderna mantém-se, ainda assim, como o referencial de cúpula porque foi capaz de explicar o essencial do processo evolutivo à escala da população — a dimensão fundamental para analisar o

funcionamento e a organização da diversidade da vida.

3. Mecanismos de mudança evolutiva

Variação genética

A variação morfológica e funcional dos seres vivos (= **variação biológica**) tem duas origens: ambiental e genética. A variação por causas ambientais é desenvolvida no ponto «Adaptação e aclimatação». A variação genética está codificada no genoma, i.e., nas moléculas mitocondriais, cloroplásticas e nucleares de DNA. O genoma é a memória genética do indivíduo delineada, maioritariamente, pelo ambiente através do tempo evolutivo.

Na genética moderna, os genes são regiões do DNA que codificam uma determinada função; e.g., uma proteína ou a resistência a um parasita. Os genes retêm a sua identidade quando passam de geração para geração, não se dissolvem uns nos outros – os genes são unidades de replicação ou, talvez com mais propriedade, unidades de hereditariedade. Designa-se por locus a localização da sequência de DNA de um gene num cromossoma. Cada gene pode estar representado por uma ou mais formas alternativas numa população; cada uma das versões do mesmo gene é designada por **alelo** (*allele*)[\[1\]](#). A **variação genética** refere-se à diversidade de alelos de uma população ou entre populações, codifiquem eles caracteres qualitativos ou quantitativos. Os indivíduos diploides têm duas cópias do mesmo gene, uma de origem maternal e outra paternal, coincidentes nos **indivíduos homocigóticos** (em relação a esse gene), ou de alelos diferentes, nos **indivíduos heterocigóticos**. Os alelos dominantes expressam-se em indivíduos homocigóticos ou heterocigóticos; os alelos recessivos apenas se expressam em homocigotia.

Mendel manipulou, com cruzamentos controlados em ervilhas-de-cheiro (*Lathyrus odoratus*), **genes maiores** (**genes de efeito maior, genes principais, major genes**), i.e., genes que regulavam caracteres qualitativos, como sejam a cor da corola e a posição da inflorescência. Cada gene, por sua vez, estava representado nas populações estudadas por mais de um alelo: e.g., flor branca vs. flor púrpura, e inflorescência terminal vs. inflorescência lateral. A maioria dos genes, porém, codifica caracteres quantitativos (Quadro 1).

Entende-se por **mutação** qualquer alteração na sequência das bases do DNA. A mutação pode ir da substituição de um ou mais pares de bases por outros durante a replicação do DNA, à eliminação ou inserção de porções do DNA. Os mecanismos de replicação e reparação do DNA não são perfeitos – se o fossem não existiria nem variação, nem vida. A persistência da vida depende do erro.

Os procariotas (= Bacteria + Archaea) reproduzem-se assexuadamente. A mutação é a sua principal fonte de variação genética. Através de um processo muito incipiente de sexualidade – a

conjugação bacteriana –, algumas espécies de bactérias contactam fisicamente por intermédio de estruturas tubulosas (*pili*) e trocam informação genética entre si. Além da mutação e da conjugação, introduzem variação no genoma bacteriano a **transdução** (transferência de informação genética por bacteriófagos) e a **transformação** (incorporação de DNA livre). Estes mecanismos, por sua vez, são potenciados por ciclos de vida por norma muito curtos.

Os eucariotas aliam à mutação uma outra fonte maior de variação genética: a recombinação. Entende-se por **recombinação** (*recombination*) a produção de descendentes com combinações de alelos distintas dos indivíduos parentais. Nos eucariotas sexuais, reconhecem-se dois mecanismos de recombinação (Stearns, 2014): a **segregação independente dos cromossomas** (*chromosome segregation*) e o **crossing-over** (= **recombinação meiótica**), ambos indelevelmente conectados com a meiose e a sexualidade. No volume I mostra-se que a segregação dos cromossomas é pré-gamética nos animais e pré-espórica nas plantas – em qualquer dos casos, a segregação independente dos cromossomas traduz-se em novas combinações de alelos no momento da fecundação e da formação do zigoto (Figura 5). O **crossing-over** consiste na troca de porções de DNA entre cromossomas homólogos (Figura 6).

A sexualidade através dos mecanismos de recombinação tem uma importantíssima consequência: os genes deixam de ser inseparáveis do resto do genoma, ainda que estejam localizados no mesmo cromossoma. Portanto, mutações vantajosas que possam ter ocorrido em diferentes indivíduos de uma população podem encontrar-se no mesmo indivíduo e potenciar o seu sucesso evolutivo.

A **migração** é outra via para uma população adquirir variação. Em genética de populações, a migração é entendida como o movimento de indivíduos entre a população que os viu nascer e a população em que se reproduzem. A hibridação entre espécies ou taxa subespecíficas, simpátricas ou não, tem um efeito genético similar à migração. O **fluxo génico** (*gene flow*) associado à migração constitui uma força de coesão fundamental na manutenção da integridade genética, funcional e morfológica da rede de populações que constitui uma espécie. A migração tem efeitos contraditórios na adaptação. Pode facilitar a adaptação a novas condições ambientais quando repõe a variação genética nas populações empobrecidas por uma intensa deriva e/ou seleção natural. A migração tem um efeito perverso quando uma população absorve um influxo maciço de genótipos mal-adaptados. Este efeito contra-adaptativo, como se verá (v. «Mecanismos de isolamento reprodutivo»), pode forçar a evolução de sistemas de isolamento reprodutivo por seleção natural e culminar em especiação.

Para que a **adaptação** possa ocorrer (= **evolução por seleção natural**), uma população/espécie tem de ter capacidade para evoluir, i. e., poder adquirir variação aleatória ocasionalmente vantajosa (Wagner & Altenberg, 1996). Sem uma renovação continuada dos alelos por mutação, migração ou hibridação, a variação genética de uma população/espécie tenderia para zero (Baer, 2014). Sem mutação, a recombinação e a sexualidade não criam variação, portanto, em última instância, sem mutação toda a variação genética acabaria, a longo prazo, por ser anulada, a evolução cessaria e a vida extinguir-se-ia – porque o mundo é composto de mudança. A variação genética é a matéria-prima da evolução. O destino das mutações é determinado pela ação independente ou combinada da seleção natural e da deriva genética.

A falta de variação (v. *bottleneck* populacional em «Deriva genética») e a acumulação de genes deletérios são dois problemas graves enfrentados pelas plantas domesticadas. Consequentemente, as plantas domesticadas são, por si sós, incapazes de evoluir rapidamente por adaptação. Para amplificar a diversidade e a complexidade da *pool* genética das plantas cultivadas são essenciais cruzamentos controlados com **parentes selvagens das espécies cultivadas** (*crop wild relatives*) ou com **indivíduos ferais** (assilvestrados) que atravessaram um processo inverso da domesticação (**desdomesticação**, *dedomestication*) de adaptação a habitats naturais ou seminaturais (Castañeda-Álvarez et al., 2016; Wu et al., 2022).

Seleção natural

A seleção natural é fulcral na argumentação da *A Origem das Espécies*, o *magnum opus* de Charles Darwin. O fenótipo dos indivíduos de uma população não é constante: a morfologia e a fisiologia variam de indivíduo para indivíduo. Variações no fenótipo ocorrem tanto em populações sexuais, como em populações de clones resultantes de reprodução assexuada – porém é expectável que os seres sexuais exibam mais variação do que os seres assexuais (v. «Uma explicação evolutiva da sexualidade»). As variações fenotípicas favoráveis atribuem vantagens frente a indivíduos coespecíficos ou de outras espécies na competição por recursos (e.g., luz, nutrientes ou polinizadores), ou uma resistência acrescida a parasitas ou a condições ambientais extremas (e.g., frio e seca edáfica), por exemplo. Os indivíduos portadores de variações favoráveis deixam mais cópias deles mesmos para as gerações seguintes: têm maior sucesso reprodutivo, i. e., um *fitness* superior. As modificações desfavoráveis, pelo contrário, deprimem o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A frequência das variações fenotípicas vantajosas geneticamente transmissíveis aumenta de geração para geração. Designa-se este mecanismo evolutivo por **seleção natural**.

À escala do genoma, a seleção natural expressa-se através de alterações da **frequência alélica relativa** (i. e., de uns alelos em relação aos outros) (Quadro 1). Os **alelos vantajosos** – que codificam ou regulam características fenotípicas vantajosas – são positivamente selecionados, e a sua frequência cresce ao longo do tempo. A seleção não toca nos **alelos neutrais** e deprime os **alelos desvantajosos**.

Quando a variação fenotípica intrapopulacional tem uma base genética, a seleção de fenótipos traduz-se numa seleção de genótipos e em evolução (Figura 7). Para entender a seleção natural, é fundamental esclarecer esta asserção. Um genótipo expressa-se numa coleção de fenótipos. Videiras morfologicamente muito distintas podem pertencer ao mesmo clone, e dois gémeos univitelinos nunca são completamente iguais. O fenótipo é determinado pelo genoma, mas também pela interação dos indivíduos com o ambiente. Se a variação fenotípica numa população se deve apenas ao historial da exposição dos indivíduos ao ambiente que os envolve, ainda que o sucesso reprodutivo varie de indivíduo para indivíduo, o efeito da seleção não tem consequências evolutivas. Para a seleção causar mudança evolutiva são necessárias, e suficientes, três condições: i) tem de ocorrer variação fenotípica; ii) alguns indivíduos têm de ter maior sucesso reprodutivo do que outros; e iii) a reprodução diferencial dos indivíduos resultar da posse de características fenotípicas geneticamente transmissíveis. A seleção natural valoriza a fecundidade dos indivíduos num determinado contexto seletivo e não a sua sobrevivência. Uma vida mais longa e saudável não implica, obrigatoriamente, um sucesso reprodutivo acrescido.

A seleção natural não deve ser confundida com evolução. A seleção natural é um **mecanismo de mudança evolutiva** (= mecanismo evolutivo), como a mutação, a deriva genética, a migração ou a hibridação; a evolução é um processo. A seleção pode ocorrer sem produzir mudança evolutiva, caso as diferenças entre indivíduos não tenham uma base genética, como se referiu, ou caso a seleção atue como uma força de estabilização do genótipo (v. seleção de estabilização em «Seleção natural e especiação»). A evolução acontece, essencialmente, por seleção ou por deriva genética. O conceito de adaptação como processo (v. dois conceitos de adaptação no Quadro 1) refere-se precisamente à porção da mudança evolutiva controlada pela seleção natural. O papel da seleção natural foi seriamente questionado na década de 1960, mas nas últimas décadas assistiu-se à sua revalorização no processo evolutivo (Kingsolver et al., 2001; Kingsolver & Pfennig, 2014).

Deriva genética

Em populações pequenas, além da seleção natural, tem uma enorme importância um outro mecanismo de mudança evolutiva – a **deriva genética** (*genetic drift*). O conceito de deriva genética refere-se a mudanças aleatórias da variação genética à escala da população, produto de eventos não representativos de amostragem genética. Ocorre em duas situações:

- **Efeito fundador** (*founder effect*) – quando um pequeno grupo de indivíduos de uma espécie migra e se isola da população parental: e.g., numa ilha ou no outro lado de uma cordilheira;
- **Bottlenecks populacionais** (*population bottlenecks*) – quando por causas naturais (e.g., cheias, escoadas lávicas ou alterações climáticas) ou antrópicas (e.g., corte de floresta nativa), sucede uma redução drástica da dimensão de uma população, ou a sua pulverização em pequenas populações reprodutivamente isoladas.

O efeito fundador implica a diferenciação de novas populações por migração; o bottleneck é um mecanismo intrapopulacional (contração da população original). Os **indivíduos fundadores** (efeito fundador) ou sobreviventes (*bottlenecks* populacionais) transportam, em si, uma amostra empobrecida e aleatória da variação genética da população original (Figura 8). A deriva genética origina perdas assinaláveis de variação genética. Eventualmente, promove a fixação de características e, ao nível do genoma, de alelos raros nas populações originais. Enquanto a seleção fixa alelos vantajosos, a deriva genética fixa alelos ao acaso, proveitosos ou não do ponto de vista adaptativo – a deriva genética é um mecanismo neutral, independente do ambiente de seleção. Em populações muito pequenas chega a contrariar o efeito adaptativo da seleção natural.

As perdas de variação genética agravam os riscos de extinção, porque quanto menor a variação genética menor a capacidade de uma população se adaptar a variações do ambiente seletivo. Em contrapartida, a deriva genética pode promover a divergência evolutiva e a especiação (v. «Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica»). A compreensão plena da importância da deriva genética é posterior à formulação da teoria sintética da evolução.

A variação genética de uma população sujeita a deriva genética depende de vários fatores, entre os quais a intensidade da deriva genética (do efeito fundador e do *bottleneck*) e, após o evento de deriva genética, da taxa de crescimento da população, da intensidade da seleção natural, da taxa

de mutação e da imigração de indivíduos provenientes de outras populações (Chakraborty & Kimmel, 2001).

[1] Repare-se que, coloquialmente, se diz que certo indivíduo tem este ou aquele gene, quando corretamente se devia dizer que tem este ou aquele alelo.

4. Unidade de seleção e unidade de evolução

Embora a seleção natural seja essencialmente um processo individualístico (atua ao nível do indivíduo), tanto a evolução como a especiação são processos populacionais. Esta proposição tem uma importância capital em biologia evolutiva, mas a sua elucidação e comprovação experimental e teórica não são fáceis. Expõem-se, em seguida, algumas ideias que poderão auxiliar leituras posteriores sobre o tema.

A seleção natural que gera evolução atua sobre indivíduos, raramente em grupos: o indivíduo é a **unidade de seleção** (*unit of selection*) fundamental da evolução (Mayr, 1982). A **seleção de grupo** (*group selection*) é um dos temas mais controversos em biologia evolutiva. A ideia é simples: além dos indivíduos, também os grupos familiares ou as populações podem estar sujeitos a seleção. Dizem os seus defensores que a seleção de grupo explica adequadamente a evolução de características que aumentam o sucesso reprodutivo dos grupos à custa do sucesso reprodutivo de alguns indivíduos. O comportamento altruísta dos insetos sociais – e.g., as obreiras de uma colmeia que não se reproduzem em favor da abelha-rainha – seria um exemplo acabado da seleção de grupo.

Na década de 1960, o biólogo inglês William Hamilton (1936-2000) (Figura 3F) demonstrou teoricamente que o altruísmo nos insetos sociais, e em outras espécies animais, tem, afinal, uma explicação genética individual: a **seleção por parentesco** (*kin selection*). Hamilton provou que ajudar familiares a sobreviver e a reproduzir-se é vantajoso para o indivíduo, pois assegura a transmissão dos genes partilhados: o altruísmo tem uma base genética, foi selecionado positivamente pela evolução e é, paradoxalmente, um ato geneticamente egoísta.

A seleção por parentesco não é exclusiva do reino animal; evidências crescentes indicam que as plantas também possuem a capacidade de **reconhecimento de parentes** (*kin recognition*) e ajustam a sua fisiologia e morfologia de forma cooperativa «dentro da família». Dudley & File (2007) mostraram em *Cakile edentula* (Brassicaceae), uma espécie presente na flora açoreana, que os indivíduos cultivados junto de irmãos – propagados a partir de sementes da mesma planta-mãe – reduzem a proliferação competitiva das raízes. Em contraste, quando expostas a estranhos da mesma espécie, estas plantas investem agressivamente no crescimento radicular para garantir a captura de nutrientes. Este reconhecimento é mediado, em grande parte, por exsudados radiculares e, provavelmente, controla ativamente as interações subterrâneas das plantas (Murphy & Dudley, 2009).

Em suma, a seleção de grupo (na sua formulação clássica) é hoje rejeitada pela grande maioria dos evolucionistas; a existir, o seu efeito é considerado demasiado ténue na história evolutiva; o indivíduo, vale a pena insistir, é a unidade de seleção. Portanto, comentários do tipo «os indivíduos

da espécie X produzem muitas sementes para garantir a sobrevivência da espécie» são incorretos, porque pressupõem que a seleção atua para o bem do grupo. Por razões análogas, as espécies não evoluem para o benefício de outras, embora as relações interespecíficas mutuamente vantajosas (e.g., simbiose) sejam trabalhadas pela evolução.

Quando os indivíduos são alvo de seleção, a proporção dos indivíduos que transportam determinados alelos muda e as populações evoluem: a população é, por definição, a unidade fundamental de evolução. Se as espécies são, como adiante se explicita, constelações de populações, então também as espécies evoluem. Se as populações evoluem em ambientes seletivos muito diferenciados, o fluxo génico interpopulacional pode rapidamente ser insuficiente para se sobrepor aos efeitos da seleção natural local: com o tempo, a divergência é inevitável. Por outras palavras, para que as populações de uma espécie evoluam de forma coesiva no seu todo, é necessário um balanço, sempre dinâmico, entre a homogeneização genética promovida pelo fluxo génico interpopulacional e as forças disruptivas da adaptação local.

5. Noções de fitness, sucesso reprodutivo e sucesso evolutivo

A famosíssima frase «*survival of the fittest*», da autoria do polímata inglês Herbert Spencer (1820-1903), foi tardiamente adotada por Darwin, a conselho de Wallace, como um sinónimo de seleção natural (Mayr, 1982). Na primeira edição de *A Origem*, Darwin usou o termo «*fitness*» para designar um estado (e não um processo) de adaptação ao meio ambiente (J. Costa, 2013). Com a formulação «*survival of the fittest*», o *fitness* passou a referir-se à sobrevivência e ao sucesso reprodutivo dos indivíduos de fenótipo mais bem adaptado, a curto prazo, a um determinado ambiente local – um conceito muito distante dos objetivos sociopolíticos de Spencer (Gould, 1977).

O conceito de **fitness** é acaloradamente debatido entre os biólogos da evolução, muito mais do que a seleção natural. Geralmente, refere-se à capacidade de um indivíduo (ou, mais raramente, de grupos de indivíduos, populações ou até espécies) sobreviver e reproduzir-se num determinado ambiente (Orr, 2009). A seleção natural atua quando os genótipos dos indivíduos diferem no seu *fitness*. Em consequência do diferencial de capacidade reprodutiva dos indivíduos portadores de diferentes genótipos, as frequências dos alelos (à escala da população) mudam – e há evolução. Noutros contextos, o *fitness* é tomado como uma propriedade dos alelos que descreve a probabilidade de a sua frequência aumentar (relativamente a outros alelos no interior de uma população) nas gerações futuras (mais informação no Quadro 1).

O **sucesso reprodutivo** é geralmente entendido como o número de descendentes produzido ao nível do indivíduo. Portanto, quanto maior o *fitness* dos alelos/genótipos, maior o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A medição do sucesso reprodutivo é simples, a do *fitness* não. *Fitness* não é o mesmo que sucesso reprodutivo, mas os dois conceitos podem tomados como equivalentes, sem prejuízo, num texto introdutório como este, como, aliás, frequentemente acontece na bibliografia. Assim, nas plantas, a estimativa do *fitness*/sucesso reprodutivo de um indivíduo/genótipo (ou até de um carácter ou de uma dada combinação de caracteres) faz-se contabilizando o número ou a massa de sementes produzida.

A noção de **sucesso evolutivo** (*evolutionary success*), um conceito muito controverso em biologia da evolução, sobrepõe-se, em parte, ao sucesso reprodutivo. O fator tempo é determinante para os distinguir. O sucesso evolutivo de uma linhagem avalia-se pela sua persistência, dominância ecológica e/ou diversificação no longo prazo. O sucesso evolutivo das angiospérmicas, por exemplo, é inegável. Um alelo, um gene, uma característica ou uma população em expansão demonstra sucesso evolutivo. Também uma espécie, eventualmente um género ou uma família, que tenha sido capaz de invadir um novo nicho ecológico. O conceito de sucesso evolutivo é, geralmente, aplicado num contexto macroevolutivo.

6. Tipos de evolução

Macro e microevolução

A «descendência com modificação» (Quadro 1) é, na realidade, uma definição de **microevolução**. A **macroevolução** engloba modificações evolutivas ocorridas à escala da espécie ou de categorias superiores, como a evolução de grandes linhagens de seres vivos, como as plantas com flor. De acordo com os fundadores da teoria sintética da evolução, a diferenciação de taxa de categoria igual ou superior à espécie, i. e., a macroevolução, tem, em última instância, origem nas acumulações de pequenas variações genéticas, essencialmente, mas não apenas, guiadas pela seleção natural. Então, os mecanismos de mudança evolutiva (mutação, deriva, migração e seleção) são comuns à micro- e à macroevolução. A macroevolução desenrola-se em períodos de tempo superiores aos processos microevolutivos, seria esta a grande diferença.

Evolução convergente e paralela

Em consequência da **evolução convergente** (Quadro 1), surgem estruturas com forma e/ou função ou adaptações fisiológicas similares, ausentes nos ancestrais dos grupos convergentes. Recordemos que, logo no início do volume I, foram apresentados os conceitos de analogia e homologia. Os caracteres análogos resultam de convergência evolutiva, e os caracteres homólogos da partilha de caracteres adquiridos por um ancestral comum.

Os conhecimentos adquiridos nesta introdução à evolução permitem a adoção de uma terminologia mais precisa e ir um pouco mais longe na explicação da similaridade morfológica e funcional. W. Hennig, o fundador da cladística (volume III), identifica três causas para a similaridade entre os seres vivos (Futuyma, 2005b):

- Partilha de **caracteres homólogos** recentemente evoluídos num ancestral comum (**apomorfias, caracteres apomórficos; apomorphies**);
- Persistência de **características ancestrais (plesiomorfias, caracteres plesiomórficos; plesiomorphies)**;
- Partilha de caracteres resultantes de evolução convergente (**caracteres análogos, caracteres homoplásticos, homoplasias; homoplasies**).

No volume III, insiste-se que as homoplasias são uma fonte sistemática de erro na classificação dos seres vivos e que somente as apomorfias são evidências válidas de monofilia e, consequentemente, úteis para a construção de filogenias (v Quadro 1). A flexibilidade evolutiva dos estados de carácter ajuda a explicar por que, nas plantas, são tão frequentes linhagens morfológicamente semelhantes, não aparentadas.

A **evolução paralela** é um subtipo de evolução convergente. Refere-se à evolução reiterada do mesmo fenótipo, ou de fenótipos similares, em populações coespecíficas independentes, ou em espécies descendentes próximas de um ancestral comum, em consequência de pressões de seleção semelhantes. A evolução paralela é expectável quando diferentes populações colonizam repetidamente os mesmos habitats, sendo, por isso, sujeitas a condições ecológicas similares. Por exemplo, estão descritos casos de paralelismo em habitats serpentínicos e litorais, em que o mesmo ecótipo se diferenciou de forma independente em mais de uma localidade (James et al., 2021; Nyberg Berglund et al., 2004) (v. «Ecótipos»). O carácter transversal (ou pervasivo) da convergência e do paralelismo nos seres vivos é uma evidência irredutível da importância do ambiente seletivo (e da ecologia), e da seleção natural nos processos evolutivos e na especiação (Stern, 2013). Esta discussão será retomada e aprofundada no ponto «Modos de seleção natural», no início do capítulo sobre especiação.

Coevolução

A coevolução, como tantos outros conceitos de biologia da evolução, tem muitas interpretações na literatura. Para o uso que se dá ao conceito neste texto, basta entendê-lo como a acumulação de mudanças evolutivas recíprocas decorrentes das interações entre espécies. Por outras palavras, há **coevolução** quando as mudanças nas características de uma espécie condicionam a evolução das características de uma outra, a qual, por sua vez, condiciona a evolução da primeira, e assim sucessivamente, num «pingue-pongue evolutivo» no tempo. Sendo a evolução um processo populacional, é óbvio que a definição de coevolução deve ser desenvolvida na mesma escala. A coevolução é um processo e não um produto evolutivo – produz adaptações recíprocas, i. e., **coadaptações**.

Estão descritos inúmeros casos de coevolução em todos os tipos de interações entre espécies, desde relações mutualistas (interações mutuamente vantajosas), a relações parasita-hospedeiro (em que as vantagens de um indivíduo de uma espécie são obtidas à custa do prejuízo de um indivíduo de outra; volume I). A interação mutualista insetos polinizadores e plantas polinizadas é um tema clássico nos estudos de coevolução, de grande interesse para a botânica evolutiva, porque desempenhou um papel determinante na evolução das plantas com flor (v. «Evolução de estruturas reprodutivas bissexuais e do capelo. Coevolução insetos-angiospérmicas»). Como se refere no volume I, a polinização cruzada oferece grandes vantagens, tão grandes que compensa às plantas investir em recompensas (pólen e néctar) e na sua publicidade, para assegurar a visita de insetos polinizadores. Para obter retorno do investimento, é preciso que os insetos polinizadores sejam capazes de discriminar positivamente as plantas que lhes são úteis. Vejamos dois exemplos que corroboram experimentalmente esta hipótese. Polinizadores tão importantes como os abelhões (género *Bombus*, Apidae) visitam mais as flores que, simultaneamente, divulgam e oferecem as melhores recompensas em pólen porque são capazes de relacionar diferenças na qualidade do pólen com características das flores, como a cor das pétalas (Nicholls & Hempel de Ibarra, 2014). Estudos de fitness em flores com e sem voláteis, pertencentes à mesma espécie, demonstraram que os insetos polinizadores são mais eficientes nas flores com odor e que estas produzem mais sementes do que as flores sem odor (Kessler et al., 2015). O comportamento dos insetos polinizadores durante a colheita de pólen e néctar é um processo elaborado que envolve aprendizagem e tomada de decisões. Embora os sinais para atrair polinizadores e as recompensas

tenham elevados custos energéticos e, eventualmente, possam ser percebidos por insetos errados (e.g., fitófagos), traduzem-se, nas plantas, em ganhos de *fitness*. A hipótese recíproca – os insetos capazes de identificar e selecionar as plantas que produzem pólen e néctar têm um *fitness* acrescido – também é verdadeira. Esta reciprocidade é o substrato da coevolução planta-polinizador.

Não se pense, porém, que a coevolução planta-polinizadores emerge da cooperação entre espécies. É do interesse das plantas minimizar os custos da polinização em pólen e néctar; os insetos, por seu turno, são seletivos na visitação das flores e procuram maximizar a colheita de proteínas e energia, i. e., de pólen e néctar. Este conflito de interesses explica, por exemplo, a evolução de sistemas de proteção do pólen nas plantas (e.g., anteras escondidas em bolsas) e de adaptações que aumentam a eficiência da recolha de pólen nos insetos (e.g., pentes coletores de pólen nas abelhas e capacidades cognitivas) (volume I). Casos há, como se expõe no volume I, em que as plantas são desonestas na sua relação com os insetos polinizadores; no lado dos insetos pode ser vantajoso adquirir néctar e pólen por caminhos ínvios sem polinizar a planta (e.g., perfuração da corola) ...

A dependência entre espécies mutualistas em coevolução é muito variável. As *Yucca* (Asparagaceae) do continente americano coevoluem com borboletas (Prodoxidae, Lepidoptera) polinizadoras há pelo menos 40 M.a. (Pellmyr, 2003). As plantas dependem da polinização realizada por borboletas adultas; as larvas das borboletas completam o seu desenvolvimento alimentando-se das sementes em crescimento. Ao contrário da maioria das relações planta-polinizador, frequentemente a uma espécie de *Yucca* corresponde uma espécie de borboleta polinizadora (Pellmyr, 2003). Nas *Yucca* ocorre uma coevolução obrigatória entre dois organismos interatuantes; na maior parte dos casos documentados de coevolução, esta relação é mais difusa, com a participação de poucos a muitos «parceiros» facultativos e assimétrica, com alguns parceiros a evoluir mais rapidamente do que outros (Lunau, 2002). As plantas entomófilas, de facto, raramente dependem de um único polinizador. A dependência excessiva de um único vetor polínico, ou de um grupo reduzido de vetores, embora assegure a chegada de pólen de boa qualidade, aumenta os riscos de insucesso reprodutivo. Por essa razão, muitas espécies recorrem a mais de um vetor polínico ou autopolinizam-se perante um atraso excessivo na chegada de um vetor com pólen compatível do exterior. Por exemplo, as flores das estevas (*Cistus*, Cistaceae) são visitadas por um espectro muito alargado de insetos, que compreende himenópteros (abelhas e vespas), dípteros (moscas) e coleópteros (escaravelhos), sendo os primeiros dominantes; algumas orquídeas, após um período de espera, autopolinizam-se (volume I).

No ponto «Dispersão» (volume I), referiu-se que, longe dos indivíduos parentais, há micro-habitats não preenchidos, livres de doenças, pragas e competidores, e ricos em recursos, onde criar filhos saudáveis. A dispersão a longa distância aumenta a probabilidade de colonização de micro-sítios adequados, portanto, a evolução de mecanismos de dispersão a longa distância aumenta o *fitness*. As sementes e os frutos carnudos são recompensas pelo serviço de dispersão. Por outro lado, as sementes e os frutos carnudos são caros do ponto de vista metabólico e atraem fitófagos que as digerem por completo, em vez de expelí-las incólumes. A coevolução entre as plantas e os dispersores de sementes é análoga à coevolução polinizadores-plantas polinizadas.

Se a seleção natural é difícil de demonstrar com dados empíricos, a coevolução é ainda mais difícil. Em condições naturais, as interações evolutivas entre populações são tão variáveis no tempo e no espaço que é difícil distinguir coadaptações de caracteres herdados de processos coevolutivos pretéritos. Ainda assim, o facto de as sementes de fósseis mesozoicos de *Ginkgo*, cicadáceas e de *Caytonia* (um putativo ancestral já extinto das angiospérmicas) terem um revestimento carnudo prova que a coevolução há muito que está presente na evolução das plantas terrestres.

7. Adaptação vs. aclimatação

Clarificação de conceitos

«A seleção natural, todos os dias, a toda a hora, escrutina, por todo o mundo, todas as variações, até à mais pequena; rejeitando as más, preservando e incrementando as boas» (Darwin, 1859). A seleção natural introduz no genoma, lenta e continuamente, informação sobre o **ambiente seletivo** (*selective environment*), i. e., sobre os recursos e as variáveis ambientais que condicionam o sucesso reprodutivo dos indivíduos. O termo adaptação tem, como se refere no Quadro 1, pelo menos dois significados. A **adaptação**, como processo, refere-se ao ajustamento dos organismos ao ambiente que os envolve pela ação da seleção natural. Neste processo, os indivíduos acumulam características – adaptações – que lhes conferem vantagens seletivas para enfrentar determinados atributos do ambiente seletivo. Se a seleção natural elege adaptações, então as populações e as espécies submetidas a seleção evoluem por adaptação. Embora de uso corrente, os conceitos ligados ao termo adaptação são de enorme complexidade.

De acordo com o modelo de evolução por seleção natural proposto pela teoria sintética da evolução, as características adaptativas (adaptações) surgem primeiro por acaso; posteriormente, sua frequência é incrementada pela seleção. O corpo vegetativo de um cato xeromórfico (adaptado a climas de grande secura) envolveu a acumulação e a concatenação de um grande número de «acasos felizes», i. e., de adaptações. Os raciocínios adaptativos simplistas, o *adaptationist storytelling*, do tipo «as plantas têm espinhos para se defenderem dos animais herbívoros», envolvem grandes riscos, porque se sustentam em evidências circunstanciais potencialmente mal interpretadas (v. «Prólogo» no volume I). A identificação de adaptações, i. e., a demonstração das vantagens adaptativas de características, é complexa e morosa. Por exemplo, a camuflagem (e.g., ovos pintalgados com as cores do solo ou asas com os padrões do tronco de uma árvore) é uma adaptação generalizada na natureza, porque, supõe-se, aumenta a probabilidade de escapar à atenção dos predadores. Porém, a corroboração inequívoca, em condições de campo, desta hipótese só foi obtida cerca de 125 anos após sua formulação por A. Wallace em 1889 (Troscianko et al., 2016).

O conceito de aclimatação refere-se ao processo de modificação do corpo dos seres vivos em resposta a alterações do habitat, nas plantas, geralmente envolvendo variáveis climáticas e edáficas (solo), bem como os efeitos da competição e da fitofagia. A adaptação é um processo lento, dirigido pela seleção natural, acompanhado de alterações genéticas, qualitativas e quantitativas, transmissíveis de geração em geração. A aclimatação, pelo contrário, não acarreta alterações na sequência do DNA, mas tão somente modificações fenotípicas na morfologia e/ou na fisiologia da planta: é uma consequência direta da plasticidade fenotípica. A colocação ao ar livre de plantas propagadas em estufa para que, após a transplantação, no campo, suportem melhor condições climáticas mais extremas é um exemplo prático de aclimatação (Figura 9).

A **plasticidade fenotípica**, i. e., a capacidade de um determinado genótipo alterar a sua morfologia e fisiologia em função das condições ambientais, condiciona o leque de habitats que esse mesmo genótipo pode ocupar. A plasticidade fenotípica é o mecanismo das plantas lidarem com a heterogeneidade ambiental, sendo obviamente útil em organismos sésseis, imóveis durante grande parte do seu ciclo de vida. A plasticidade fenotípica incrementa o *fitness* em ambientes muito instáveis (Bradshaw, 2006). As vantagens e os mecanismos da plasticidade fenotípica nas plantas são discutidos no início do volume I. A extensão da plasticidade fenotípica é adaptativa (evolui por seleção) e geneticamente regulada (Valladares et al., 2007). À primeira vista, quanto mais plástico for um genótipo, maior o sucesso reprodutivo dos seus portadores; mas não é assim. Há limites biológicos à plasticidade, caso contrário, o mundo seria povoado por uma única espécie de plantas («o monstro darwiniano»). Portanto, a partir de determinado nível, novos ganhos de plasticidade fenotípica são negativamente selecionados, porque deprimem o *fitness* ao afetarem negativamente outras características adaptativas (v. conceito de Trade-off de fitness no Quadro 1).

Na natureza, jamais duas plantas da mesma espécie são exatamente iguais. Ainda que possuam o mesmo genoma, não partilham a mesma história individual e a história de vida condiciona o fenótipo. Por mais de uma vez, defendeu-se que a variação do fenótipo tem causas ambientais e genéticas, e que as primeiras podem sobrepor-se às segundas. Todo o botânico de campo experiente já se deparou com indivíduos atarracados em solos delgados ou vergados pelos ventos marítimos, enquanto na vizinhança há indivíduos coespecíficos exuberantes, a colonizar biótopos abrigados com solos profundos. Entre outros termos sinónimos, na bibliografia aplica-se o termo **ecofeno** (*ecophene*) para designar as formas e fisiologias controladas pelo meio ambiente (Stace, 1991). A plasticidade fenotípica expressa-se em ecofenos.

A Revolução Epigenética

Durante muito tempo, assumiu-se que a aclimação morria com o indivíduo. Contudo, foi recentemente demonstrado que alguns tipos de resposta ambiental são, pelo menos em parte, transmissíveis à descendência. Os descendentes de plantas aclimatadas a determinadas condições de stress – e.g., seca, salinidade ou pobreza de nutrientes – frequentemente crescem melhor e reproduzem-se com mais sucesso nessas mesmas condições ambientais do que os descendentes de indivíduos não aclimatados. Este fenómeno, conhecido como **efeito maternal** ou **memória de stress** (*priming*), tem paralelos no reino animal: no gado bovino, a qualidade da alimentação das mães reflete-se no desempenho zootécnico dos descendentes — «*as raças animais melhoram-se pela boca*», diz uma velha máxima dos zootécnicos.

A transmissão de caracteres adquiridos por aclimação, sem alteração da sequência de bases do DNA, é o campo de estudo da **epigenética**. Ao contrário da mutação genética (que é rara e aleatória), as **modificações epigenéticas** podem ser rápidas, reversíveis e induzidas diretamente pelo ambiente. Os mecanismos moleculares subjacentes envolvem «etiquetas» químicas que regulam a expressão dos genes, tais como:

- **Metilação do DNA** – a adição de grupos metilo às bases de citosina, que geralmente silencia a expressão de certos genes;

- **Modificação de histonas** – alterações químicas nas proteínas onde o DNA se enrola, tornando a cromatina mais compacta (genes inativos) ou mais relaxada (genes ativos);
- **Pequenos RNA não codificantes** – moléculas que interferem na tradução da informação genética.

Estas marcas epigenéticas podem ser herdadas durante a divisão celular (mitose); surpreendentemente, algumas escapam à «reprogramação» que ocorre durante a reprodução sexuada (meiose) e passam para a geração seguinte. Fala-se, então, de **herança epigenética transgeracional**. Embora esta variante moderna da *soft inheritance* seja geralmente transitória – perdendo-se ao fim de algumas gerações se o estímulo ambiental desaparecer –, ela confere às populações uma capacidade de resposta rápida a alterações ambientais, funcionando como uma «ponte» temporal até que a seleção natural fixe adaptações genéticas permanentes (*hard inheritance*). No ponto «Síntese evolucionária» discutiu-se o impacto da epigenética no pensamento evolutivo atual.

8. Evolução de caracteres complexos. Redução e reversão de caracteres

Como se refere no Quadro 1, um **carácter** é uma característica observável e geneticamente transmissível de um organismo. A teoria da evolução tem uma importante predição: os caracteres complexos evoluem de forma incremental pela acumulação de «pequenas» alterações hereditárias evolutivamente vantajosas que, por sua vez, se convertem no ponto de partida de novas «pequenas» adaptações (Dawkins, 1986). Estruturas complexas, como a semente dos espermatófitos ou o olho dos vertebrados, foram, então, precedidas por uma sucessão de estádios intermédios. E todas as etapas da evolução «cumulativa» de um carácter complexo foram adaptativas; de outro modo, as suas características não teriam sido fixadas por seleção natural. Portanto, ao contrário do que muitos dos seus opositores defendem, a teoria da evolução explica adequadamente a evolução de caracteres complexos, em alguns casos com um suporte fóssil razoável (v. «Evolução do estróbilo»).

Se o produto final deste processo evolutivo incremental — o carácter complexo — é muito vantajoso, então as formas intermédias que o precederam correm o risco de serem descartadas por seleção. As linhagens que produziram «protossementes» extinguíram-se sem deixar rasto. A extinção de formas intermédias traduz-se em descontinuidades morfológicas acentuadas entre os organismos atuais e, nos menos informados, cria a ilusão de que a evolução de características complexas é saltacional. Escreve Darwin (1859b): *«Assim, a extinção e a seleção natural, como vimos, caminham juntas. Portanto, se considerarmos cada espécie como descendente de outra forma desconhecida, tanto a espécie ancestral quanto todas as variedades de transição terão sido geralmente exterminadas pelo próprio processo de formação e aperfeiçoamento da nova forma.»*

A evolução de caracteres complexos muito vantajosos pode impossibilitar a sua «re-evolução», uma vez que as linhagens detentoras do carácter em causa monopolizam os nichos ecológicos (onde esse carácter é funcional) e impedem, por exclusão competitiva, o sucesso de novos concorrentes que iniciem o processo evolutivo com formas intermédias menos eficientes, devido à exaustão da oportunidade ecológica (Losos, 2010). Não surpreende, por isso, que a semente tenha evoluído uma única vez: todas as plantas com semente (espermatófitas) partilham um ancestral comum. O mesmo padrão de origem única verifica-se na própria célula eucariótica. Contudo, há exceções: a multicelularidade, como se verá, evoluiu pelo menos uma vez no clado (linhagem) dos animais, três vezes nos fungos, duas vezes nas algas castanhas e quatro vezes nas arqueoplastidas (Niklas & Newman, 2013).

A complexidade pode ser desfeita de duas formas principais: pela redução (perda ou simplificação) e pela reversão (retorno a um estado ancestral). A complexidade não é uma **inevitabilidade evolutiva** (v. «Mais características do processo evolutivo»), e muitas vezes é reversível. A redução ou a perda de caracteres é frequente na natureza, sobretudo nas plantas. A redução das asas em algumas aves insulares (e.g., o extinto dodó das ilhas Maurícias; Figura 10) e o desaparecimento dos olhos em alguns peixes e insetos cavernícolas são os exemplos animais mais conhecidos. Nas plantas, a redução de caracteres é óbvia nas brácteas escamiformes das inflorescências ou na simplificação do perianto das flores anemófilas (e.g., as lodículas das gramíneas). A simplificação corporal e a contração do genoma, em consequência da perda de genes relacionados com a vida na terra emersa (fenómeno mais intenso nas espécies permanentemente submersas), são padrões comuns nas plantas aquáticas, como demonstrado no genoma da erva-marinha *Zostera marina* (Zosteraceae) (Olsen et al., 2016). A perda da capacidade fotossintética nas plantas parasitas é outro exemplo notável. A **redução de caracteres** (*character reduction*) é geralmente interpretada como uma consequência direta da perda de funções. Nestas condições, a manutenção de caracteres não funcionais acarreta custos energéticos ou *trade-offs* de *fitness* que pressionam a sua redução.

Nas plantas, muito mais que nos animais, são habituais **reversões de caracteres** (*character reversal*), i. e., estádios de carácter derivado que retornam a uma condição ancestral. Por exemplo, o ovário ínfero surgiu independentemente em diversas linhagens, mas estima-se que a reversão para ovário súpero tenha ocorrido múltiplas vezes, inclusive no mesmo género. Nas Ericales (ordem que inclui as Ericaceae), documentou-se um fenómeno análogo ao do número de tegumentos do primórdio seminal e à fusão das pétalas (Schönenberger et al., 2005). A probabilidade de retorno ao estado ancestral parece ser inversamente proporcional à complexidade dos processos envolvidos na ontogénese do carácter derivado (Barrett, 2013). Enquanto o número de flores por inflorescência é um carácter evolutivamente lábil e facilmente reversível, alterações profundas como a reversão de ciclos de vida anuais para perenes, ou da simetria bilateral para radial, são muito mais raras. Outros caracteres são praticamente irreversíveis, representando **becos sem saída evolutivos** (*evolutionary dead end*), como será, geralmente, o caso da autopolinização estrita (Barrett, 2013).

9. Uma explicação evolutiva da sexualidade

A sexualidade é uma apomorfia dos eucariotas, com custos significativos para os indivíduos porque envolve mecanismos (e.g., tradução e replicação do DNA, meiose) e estruturas (e.g., organitos celulares) energeticamente dispendiosos, complexos e sujeitos a erros (Lane, 2015). Nas plantas com semente, por exemplo, os erros na meiose manifestam-se na produção de pólen e primórdios seminais estéreis. A construção de gâmetas ♂ implica enormes gastos de matéria e energia, agravados pelo facto de a maior parte do pólen se perder durante a polinização. A formação de sementes, por seu turno, requer tempo e a concentração de grandes quantidades de nutrientes — primeiro no primórdio seminal e depois na semente —, tornando-as alvos preferenciais de fitófagos e parasitas. Estes custos agravam-se nas espécies dioicas, uma vez que os indivíduos masculinos não geram descendentes diretos. Exemplos e aprofundamentos podem ser consultados em Obeso (2002).

Os custos da sexualidade podem ser sistematizados do seguinte modo:

- **Custos energéticos** — o elevado investimento metabólico na maquinaria celular e produção de gâmetas;
- **Custo dos machos** (*male costs*) — apenas uma fração dos indivíduos (as fêmeas/hermafroditas) produz descendência. A energia investida na produção de machos poderia, teoricamente, ser desviada para a produção de mais propágulos numa estratégia assexuada;
- **Custo da recombinação** (*recombination costs*) — combinações genéticas bem adaptadas dos progenitores podem ser "quebradas" pela recombinação sexual, gerando descendentes com menor *fitness*;
- **Custos mecânico-celulares** (*cellular mechanical costs*) — a meiose, a fecundação e a embriogénese dependem de uma maquinaria celular complexa e suscetível a falhas;
- **Insegurança reprodutiva** — os mecanismos da reprodução sexuada são altamente sensíveis a condições ambientais e dependem do encontro de gâmetas ou parceiros.

Para compreender a evolução da sexualidade, é fundamental notar que a dimensão e a complexidade da célula eucariota limitam a velocidade da reprodução assexuada. Quanto mais longo é o ciclo reprodutivo, mais lenta é a acumulação de variação por mutação. Em contraste, os procariontes, além de se multiplicarem rapidamente, complementam a mutação com mecanismos eficientes de transferência horizontal de genes (e.g., conjugação e transdução).

A razão de ser da sexualidade foi questionada pela primeira vez por Charles Darwin há cerca de 150 anos. Atualmente, existem pelo menos 20 hipóteses (Kondrashov, 1993) para explicar a sua persistência, destacando-se duas grandes linhas de pensamento.

Os proponentes da **hipótese da variação e seleção** (*variation and selection hypotheses*) defendem que a sexualidade acelera a evolução adaptativa. Ao incrementar a variação genética e a probabilidade de novas combinações, a sexualidade oferece mais «matéria-prima» à seleção natural. Mais importante ainda, a recombinação sexual quebra as associações entre genes (**desequilíbrio de ligação**; *linkage disequilibrium*), permitindo que mutações benéficas se unam num mesmo genoma e escapem à «interferência seletiva» que limita a adaptação em linhagens clonais (Otto, 2021). A hipótese de que a sexualidade acelera a adaptação foi corroborada experimentalmente por McDonald et al. (2016).

De acordo com a **hipótese da vantagem imediata** (*immediate benefit hypotheses*), a eliminação de genes e alelos deletérios é a principal força motriz da evolução da sexualidade. O argumento baseia-se na premissa de que, sendo a maquinaria biológica o resultado de milhões de anos de seleção, a vasta maioria das novas mutações com efeito fenotípico é deletéria. Visto que estas mutações ocorrem aleatoriamente por todo o genoma, a sua produção contínua exerce uma pressão negativa constante sobre a *fitness* das populações. Em linhagens assexuadas, estas mutações tendem a acumular-se irreversivelmente — um fenómeno conhecido como o **roca (ou roquete) de Muller** (*Muller's Ratchet*). A sexualidade, por meio da recombinação, quebra este ciclo: ao misturar alelos, facilita a exposição de alelos deletérios recessivos em homozigotia, permitindo que sejam eliminados eficazmente pela seleção natural (**purga genética**). Esta função de «limpeza genómica» do sexo foi demonstrada experimentalmente em plantas (*Oenothera*, Onagraceae), onde a supressão da recombinação levou à acumulação de genes deletérios (Hollister et al., 2014). Este processo de purga é ainda mais eficiente em ciclos de vida haplodiplontes, em que os alelos são expostos diretamente à seleção na fase haploide (v. «Razões evolutivas e vantagens da haplodiploidia»).

Se a sexualidade é ancestral nos eucariotas, a sua persistência deve-se às vantagens que confere face à assexualidade. Quando os custos da sexualidade superam os benefícios — por exemplo, em ambientes muito estáveis —, a reprodução assexuada pode tornar-se dominante. Contudo, a estabilidade ambiental é muitas vezes ilusória. Fatores bióticos, como parasitas e patógenos, evoluem continuamente (**hipótese da rainha vermelha**), sendo indiferentes à estabilidade climática. A sexualidade é indispensável para vencer esta corrida às armas evolutiva (Hamilton et al., 1990).

Em resumo: a sexualidade foi a solução evolutiva dos eucariotas para o *trade-off* entre a complexidade celular e a necessidade de variação genética. Funciona como um mecanismo de limpeza genómica e um acelerador da mudança evolutiva. Em última análise, apesar dos custos, a reprodução sexual persiste porque incrementa o sucesso reprodutivo dos indivíduos, ou seja, a aptidão (*fitness*) dos seus intervenientes.

10. Notas sobre agricultura e evolução

Seleção artificial

A **seleção artificial** – termo originalmente proposto por Darwin (Darwin, 1859) – consiste num conjunto de técnicas utilizadas pelo Homem para alterar as características fenotípicas e genéticas de animais e plantas domesticados em seu proveito (Quadro 1). Essas técnicas podem ir da sementeira com sementes escolhidas pela sua dimensão, ou provenientes de frutos mais doces, de plantas resistentes a doenças ou tolerantes ao frio, ao moderno melhoramento molecular (*molecular breeding*). A seleção artificial atua em características fenotípicas herdáveis (geneticamente controladas em maior ou menor extensão) valorizadas pelo Homem.

Darwin reconheceu dois tipos de seleção artificial: **deliberada** (seleção consciente; *conscious selection*) ou **automática** (seleção não deliberada, automática ou inconsciente; *automatic* ou *unconscious selection*) (Darwin, 1868). A agricultura em solos com características peculiares, por exemplo muito ácidos ou calcários, seleciona positivamente as plantas mais adaptadas a estes meios sem que para tal exista um propósito consciente dos agricultores. O ato de preparar a terra, a monda manual de competidores ou a sementeira e a colheita em datas determinadas exercem pressões de seleção inadvertidas que condicionaram a trajetória evolutiva das plantas cultivadas. Como refere o agrónomo norte-americano J. Harlan (1917-1998), «cultivar é selecionar» (Harlan, 1995).

O exemplo mais citado de seleção automática será a evolução da espiguetas indeiscente característica do *Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* – um trigo domesticado tetraploide de grão vestido, ainda hoje cultivado em locais remotos, e ancestral do *T. turgidum* subsp. *parvicoccum*, um dos potenciais progenitores do trigo-mole alo-hexaploide (*T. aestivum*) (Levy & Feldman, 2022). A mutação de espiguetas firme – que não se desarticula pela ráquis e retém as sementes na maturação – ocorria espontaneamente nas populações selvagens de *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* submetidas a cultivo pelos primeiros agricultores do Levante. No ato da ceifa, grande parte das sementes das plantas com espiguetas deiscentes (que se soltam) caía ao solo; o inverso sucedia nas plantas de espiguetas indeiscentes. A colheita manual das sementes do chão é ineficiente; por conseguinte, a maioria ficava para trás, sendo consumida por aves granívoras. O cultivo reiterado, ano após ano, de parte das sementes colhidas selecionou positivamente as plantas indeiscentes e acabou por fixar o carácter «ráquis indeiscente» no descendente domesticado, o *T. turgidum* subsp. *dicoccum*, há mais de 10 000 anos (Arranz-Otaegui et al., 2016). Admite-se que a seleção automática prevaleceu nas primeiras etapas da domesticação das plantas cultivadas (Jones et al., 2021).

O mecanismo das seleções natural e artificial é comum, como bem sabia Darwin. Para ocorrerem, tem de haver variação fenotípica intrapopulacional, sendo essa variação herdável. Distingue-as o ambiente seletivo. A seleção natural decorre em condições ambientais próprias dos ecossistemas naturais e seminaturais (e.g., prados geridos pelo Homem). A seleção artificial adapta as espécies domesticadas a **nichos ecológicos artificiais**, criados e mantidos pelo Homem. Estes nichos são parte integrante de agroecossistemas. A incapacidade das plantas domesticadas de sobreviver fora dos *habitats* manejados (searas, pomares, hortas) é um *trade-off* inevitável. As características de muitas plantas cultivadas são hoje tão distintas das selvagens que os seus ancestrais são impossíveis de determinar sem o auxílio da genética (Figura 11). «As plantas totalmente domesticadas são artefactos produzidos pelo Homem, como o são a ponta de uma seta, um pote de barro ou um machado de pedra» (Harlan, 1995).

Pensar a agricultura com a teoria da evolução

A unidade de seleção é, como se referiu, o indivíduo; a relevância da seleção de grupo foi rejeitada pela evidência empírica. Assim, os efeitos da seleção natural manifestam-se com mais intensidade em cada planta individual do que nas comunidades ou nos ecossistemas que integram. Portanto, «é expectável que as adaptações das plantas e dos animais não domesticados promovam de forma mais consistente o fitness dos indivíduos do que a organização dos ecossistemas promove a eficiência e a estabilidade» (Denison, 2012). Qual a relevância desta constatação para a biologia aplicada, da qual a agricultura é parte integrante? Seguem-se dois importantes grupos de exemplos.

A evolução trabalhou intensamente a adaptação da espécie de árvore ou de planta pratense ao seu nicho ecológico, e não a estrutura e as funções da floresta ou da pastagem. Por outras palavras, as propriedades de uma comunidade vegetal, ou de um ecossistema, são uma consequência direta das características dos indivíduos que a compõem (o que não invalida a emergência de novas propriedades) e não um produto de um processo de seleção à escala da comunidade ou do ecossistema. A organização das espécies numa comunidade vegetal (*community assembly*), numa floresta ou num prado é um processo individualístico. Assim sendo, existe um enorme espaço para a manipulação humana dos ecossistemas naturais – para a sua conversão em sistemas seminaturais – e para um incremento, por exemplo, da sua produtividade em bens úteis para o Homem, ou da sua resistência à perturbação (e.g., fogo e herbivoria), sem, necessariamente, modificar o habitat (e.g., incrementar a trofia do solo). Para aumentar a produtividade em biomassa lenhosa de uma floresta resultante de regeneração natural de espécies indígenas, bastam, muitas vezes, técnicas silvícolas simples, como a limpeza, o desbaste, a desrama ou a introdução de árvores leguminosas fixadoras de azoto. A pastorícia bem gerida e os cortes mecânicos de limpeza da biomassa não consumida (em processo de oxidação) aumentam a produtividade das pastagens.

Uma vez que a sintonização das plantas com o seu nicho ecológico foi modelada por milhões de anos de evolução, com muita dificuldade a biotecnologia poderá tornar ainda mais resistente à secura uma planta xerófila ou à acidez do solo uma planta acidófila. Em contrapartida, os melhoradores desenvolveram em poucas décadas cultivares de cereais altamente produtivos porque os ecossistemas agrícolas (os agroecossistemas) não têm paralelo na natureza. A

biotecnologia produz artificialmente plantas adaptadas a combinações artificiais de nutrientes no solo, de mobilizações de solo e de controlo químico de pragas, doenças e infestantes. As plantas melhoradas são competitivas (e dominam a biomassa) nos agroecossistemas porque estão mais bem-adaptadas a eles do que as plantas indígenas; e a produtividade é uma componente determinante nesta adaptação. Os agroecossistemas só recentemente estão a condicionar a história evolutiva das plantas não cultivadas – a agricultura foi inventada apenas há 11.500 anos (Bar-Yosef, 1998). Contudo a evolução não para: a invenção da agricultura criou novas pressões de seleção sobre a flor indígena ou naturalizada e, em 2007, já 11 espécies de infestantes haviam desenvolvido resistência ao glifosato (Perez-Jones et al., 2007).

A variação genética é essencial para a sobrevivência de uma população. Esta máxima aplica-se também às culturas. Cultivar em áreas extensas o mesmo genótipo (monocultura clonal ou linhas puras) exerce uma pressão seletiva tremenda sobre pragas e doenças, favorecendo a evolução de estirpes virulentas. A homogeneidade genética dos milho híbridos a partir do final da década de 1960 explica os estragos causados por uma estirpe mutante do fungo foliar *Bipolaris maydis* (*southern corn leaf blight*) na década de 1970 nos EUA (Futuyma, 2005b).

11. Mais características do processo evolutivo

Acaso ou necessidade?

A evolução fortuita de características adaptativas não pode ser confundida com necessidade evolutiva. A ilusão de que a evolução é motivada pela necessidade – o uso e desuso da teoria lamarckiana – emerge da observação reiterada e da interpretação errônea de quatro consequências da adaptação: i) a perfeita concatenação de estruturas e processos fisiológicos; ii) as correlações estreitas entre forma e função; iii) a complementaridade das espécies nos ecossistemas; e iv) a inexistência atual de linhagens com características intermédias.

A evidência acumulada em 150 anos de darwinismo demonstra que o mecanismo da seleção natural é suficiente para explicar o arranjo de espécies com estruturas e fisiologias adaptadas e funções precisas que caracterizam a biota atual. Como Darwin reconheceu, a extinção de populações e linhagens explica os hiatos morfológicos observados hoje. Apenas por essa razão não encontramos, na biosfera atual, plantas intermédias entre as gimnospérmicas e as angiospérmicas, nem animais morfológicamente a meio caminho entre aves e crocodilos. As linhagens que hoje povoam o planeta são apenas um subconjunto sobrevivente das experiências evolutivas do passado.

É fácil cair na **armadilha da necessidade evolutiva** ao discutir estruturas ou funções complexas. A semente é um paradigma disso. Cada etapa da sua gênese (v. «A evolução do primórdio seminal») – heterosporia, monomegasporia, redução do megagametófito, retenção dos megásporos (endomegasporia), retenção do megametófito, modificação do nucelo e diferenciação do tegumento – persistiu por duas razões fundamentais: i) conferia vantagens adaptativas imediatas (incrementava o *fitness*); ii) a semente e todas as estruturas da **sequência evolutiva** (*evolutionary sequence*) que a precederam foram, pelo menos temporariamente, vantajosas (v. «Evolução de caracteres complexos. Reversão de caracteres»).

Cada característica da semente pode ter evoluído em ambientes seletivos distintos e persistido porque, por acaso, serviu de base a novas adaptações. Mais: certas características só puderam evoluir porque foram precedidas por outras que as facilitaram (e.g., por razões físicas de espaço, a endomegasporia foi necessariamente precedida pela redução do megagametófito). Pese embora a lógica destas hipóteses, o quando (tempo), o como (sequência evolutiva) e as causas exatas (vantagens seletivas) de cada passo permanecem, em muitos casos, por esclarecer. O essencial é reter que a evolução de cada componente da semente não ocorreu "para que" a semente existisse. Pode até dar-se o caso de características fixadas num passado remoto serem hoje ligeiramente desvantajosas, mas não o suficiente para tornar a semente inviável. Proposições do tipo «X

aconteceu para que Y lhe pudesse suceder» – **proposições teleológicas** – são falsas. Narrativas que evoquem objetivos ou predestinação biológica devem ser rejeitadas liminarmente.

No ponto «Tendências evolutivas», damos mais exemplos. O potencial evolutivo de uma característica (e.g., precursores da lenhina) só pode ser avaliado *a posteriori*. A seleção natural não planeia o futuro; apenas as vantagens imediatas contam (Wright & Barrett, 2010). Uma característica vantajosa no curto prazo pode, paradoxalmente, vir a aumentar o risco de extinção de uma linhagem no futuro (e.g., especialização extrema).

A evolução é (geralmente) oportunística

Veremos, a seu tempo, i) que a especiação é intrinsecamente ecológica (a disponibilidade de nichos ecológicos estimula a diversificação), ii) que as grandes crises ambientais planetárias traduziram-se, frequentemente, em surtos de inovação evolutiva (e.g., radiação dos mamíferos após a extinção K-Pg), e iii) que a aquisição de novas características abriu vastas oportunidades evolutivas para outros seres (e.g., surgimento das florestas de angiospérmicas no Cretáceo/Paleoceno). Portanto, é factual que os organismos evoluem rapidamente e que as taxas de especiação disparam perante novas oportunidades ecológicas. A evolução capitaliza as oportunidades: é intrinsecamente oportunística. Porém, o aproveitamento de uma oportunidade depende da existência *a priori* de variação genética adequada. A ubiquidade de períodos de estase evolutiva prova que as oportunidades nem sempre são aproveitadas (Erwin, 2015). O chamado *Boring Billion* (período de mil milhões de anos de relativa estase geoquímica e biológica no Proterozoico) é um exemplo paradigmático.

A associação automática entre uma adaptação observada no registo fóssil e a evolução simultânea de um nicho ecológico é outra armadilha comum de raciocínio evolutivo. Um exemplo clássico é a evolução da hipsodontia nos herbívoros (dentes com coroa alta coberta por uma espessa camada de marfim) associada ao surgimento das pastagens com gramíneas (C3/C4). Sabe-se hoje que o bioma de pastagem é evolutivamente anterior às adaptações morfológicas clássicas para o seu consumo nos grandes mamíferos (Strömberg, 2011). Portanto, a presença de adaptações indica a existência de um nicho, mas a evolução de um nicho não arrasta, inevitavelmente e de imediato, a evolução das adaptações correspondentes.

Retorno às oportunidades evolutivas no capítulo «Extinções em massa. As Cinco Grandes Catástrofes».

A evolução é «afeiçoada» mas não determinada por restrições evolutivas

A evolução está sujeita a **restrições evolutivas** (*evolutionary constraints*) de vária ordem – físicas, materiais, genéticas ou decorrentes das **trajetórias de desenvolvimento** (*developmental pathways*) – que balizam todo o processo evolutivo e condicionam o seu resultado, como famosamente argumentado na crítica ao adaptacionismo por Gould & Lewontin (1979). E existem soluções teóricas para determinados desafios evolutivos que são *a priori* impossíveis. Por exemplo,

as propriedades dos tecidos de suporte e as leis da estática impedem a evolução de árvores com quilómetros de altura, e insetos da dimensão de elefantes são impossíveis por causa das leis da difusão de gases em líquidos. O leque de soluções é vasto, mas não infinito: a evolução tem limites (Dennett, 1995).

Como seria expectável, nas plantas, algumas mudanças morfofisiológicas são mais prováveis do que outras e a sua propensão varia entre grupos taxonómicos (Endress, 2011). A evolução das características reprodutivas tende a ser mais conservadora – por estar sujeita a uma forte **seleção de estabilização** (ou **normalizadora**) por parte dos polinizadores – do que a evolução de características vegetativas. Esta é a razão pela qual a morfologia floral é determinante na organização taxonómica das angiospérmicas (Stebbins, 1970; Wagner & Altenberg, 1996). Ainda assim, a nível reprodutivo, a posição do ovário e a filotaxia da flor são evolutivamente flexíveis; a evolução do fruto, pelo menos ao nível da ordem, também não parece estar sujeita a restrições significativas (Lorts et al., 2008). Já a evolução da polinização anemófila (pelo vento), em resposta à escassez de polinizadores, depende da existência prévia de características facilitadoras, como pólen leve e seco (Culley et al., 2002).

A tendência de as espécies reterem a ecologia dos seus ancestrais é notável: a **conservação do nicho ecológico** (*niche conservatism*) pode estender-se por milhões de anos (Crisp et al., 2009). Nas plantas com flor, a resistência à transição entre biomas é fortíssima. De facto, a colonização de biomas extratropicais (temperados, mediterrânicos, boreais) por linhagens tropicais ocorreu raramente. Esta dificuldade tem duas consequências major: i) as adaptações bem-sucedidas a novos biomas são frequentemente seguidas de intensas radiações adaptativas; ii) as alterações climáticas profundas aceleram dramaticamente as taxas de extinção, constituindo um dos eventos com efeitos mais devastadores na diversidade biológica (Ezard et al., 2011).

As restrições podem ser de tal maneira poderosas que a morfologia de uma linhagem pode permanecer inalterada durante centenas de milhares (ou milhões) de anos. O *Ginkgo biloba* é o exemplo paradigmático nas plantas com semente. Admite-se que algumas destas linhagens atingiram um beco sem saída evolutivo, bloqueadas num nicho ecológico estreito e incapazes de inovar, o que as coloca sob risco real de extinção (Figura 14).

Quando as «forças» dependentes da linhagem condicionam a evolução, diz-se que ocorrem **restrições filogenéticas** (Futuyma, 2005b). Qualquer botânico de campo reconhece estas restrições na tendência de certas linhagens ocuparem recorrentemente os mesmos nichos. É impressionante encontrar as mesmas famílias (e.g., Gentianaceae) em solos temporariamente encharcados da Europa, da Califórnia e no Cerrado do Brasil. As Amaranthaceae estão sobrerrepresentadas nos sapais e salinas holárticos, enquanto um leque alargado de famílias é constituído exclusivamente por plantas aquáticas (Figura 13). Por outro lado, nem as Amaranthaceae nem qualquer família do clado das cariofilídeas (e.g., Cactaceae, Polygonaceae) integram o estrato arbóreo dominante das florestas temperadas ou mediterrânicas. As monocotiledóneas, que descendem de uma erva aquática sem crescimento secundário cambial, ilustram bem este ponto: apesar do seu enorme sucesso, nunca adquiriram um crescimento secundário (lenho) tão eficiente estruturalmente como o das dicotiledóneas; talvez por isso não existam florestas tropicais húmidas cujo dossel seja dominado exclusivamente por monocotiledóneas.

Se a história passada influencia as trajetórias presentes, então a seleção de uma característica compromete a evolução de outras. A adaptação a um nicho específico pode bloquear a adaptação posterior a outro; a coevolução estrita com um grupo de polinizadores pode impedir o alargamento do espectro de vetores. A adaptação tem sempre um custo de oportunidade evolutivo. Em suma: a seleção natural seleciona adaptações, e as adaptações prévias condicionam a ação futura da seleção.

As restrições encurtam as soluções possíveis, levando a evolução a seguir caminhos preferenciais, o que resulta frequentemente em convergência evolutiva. O conceito de **canalização evolutiva** (*evolutionary channeling*) expressa esta tendência: a evolução não é orientada apenas pela seleção externa, mas também pela organização interna e histórica dos organismos, introduzindo um elemento de previsibilidade no processo.

Contudo, mesmo sob tais restrições, para o mesmo ambiente seletivo pode haver mais do que uma solução viável. As folhas simples e grandes são teoricamente vantajosas para a captação de luz, mas rasgam-se facilmente com o vento; as folhas compostas ou profundamente recortadas são soluções alternativas para o mesmo problema físico (Geeta et al., 2012). Nos ambientes hiperdesérticos tropicais, as plantas adotam estratégias distintas: o ciclo de vida anual (para escapar à seca), a suculência (para resistir à seca) e sistemas radiculares profundos (para evitar a seca). As aizoáceas exploraram com sucesso estas opções evolutivas (Ihlenfeldt, 1994). Portanto, a canalização não elimina a criatividade ou a aleatoriedade do processo evolutivo. As restrições apenas afeiçoam a evolução: esta não é um fenómeno determinístico (Losos, 2017). A extinção é a única inevitabilidade na evolução dos seres vivos.

A evolução nem sempre é parcimoniosa

A evolução tendencialmente produz inovações modificando estruturas ou mecanismos preexistentes, em vez de os criar *ad novo* (Jacob, 1977). Quer isto dizer que muitas características dos seres vivos atuais resultam de elaborações evolutivas de características mais antigas, com uma estrutura e função originalmente distintas. A criação *ad novo* envolve mais passos evolutivos, i.e., é menos **parcimoniosa** e, conseqüentemente, é mais improvável. Vejamos alguns exemplos botânicos. A lenhina evoluiu a partir de substâncias mais simples que conferiam resistência às radiações UV nas primeiras plantas terrestres (v. «As plantas vasculares»). Algo semelhante ocorreu na evolução dos estomas e da semente (v. «As primeiras plantas com semente»). O papel regulatório dos estomas na homeo-hidria das plantas vasculares é uma «utilização» posterior de uma estrutura com funções inicialmente relacionadas com a dependência do esporófito em relação ao gametófito e à dispersão de esporos. De igual modo, a retenção dos esporos por indeiscência do esporângio (um «erro» funcional no ancestral das plantas com semente) persistiu, abrindo caminho a uma nova e bem-sucedida linhagem de plantas terrestres.

Gould & Vrba (1982) designaram por **exaptações** as características produzidas por seleção que desempenham funções distintas daquelas sob cuja influência evoluíram. Com o mesmo sentido foi usado o termo **pré-adaptação**.

Os seres vivos atuais, e as linhagens a que pertencem, são aqueles que conseguiram, por acaso, adaptar-se e readaptar-se a um mundo em permanente mudança. Mais: embora a evolução seja tendencialmente parcimoniosa (reaproveitando materiais), a parcimónia não é um requisito e muito menos uma lei da evolução (Crisci, 1982): a evolução de características e funções não segue, por vezes, os caminhos mais simples ou diretos. Um exemplo notável nas plantas é o mecanismo da fotorrespiração. A enzima Rubisco, que evoluiu numa atmosfera antiga pobre em oxigénio, comete frequentemente o erro de fixar O_2 em vez de CO_2 . Para corrigir este erro e recuperar o carbono, as plantas não desenvolveram uma enzima nova e perfeita *ad novo*; em vez disso, a evolução «remendou» o processo criando uma via metabólica complexa e energeticamente dispendiosa (o ciclo do glicolato) que envolve três organitos diferentes (cloroplasto, peroxissoma e mitocôndria). É uma solução eficaz, mas longe de ser a mais simples ou parcimoniosa (Bauwe et al., 2010).

A complexidade não é uma inevitabilidade

Nos livros de texto de biologia, a exposição da evolução das plantas, ou de qualquer outro grupo de seres vivos, começa frequentemente nas formas mais simples e termina nos grupos mais recentes e complexos. A exposição diacrónica, com a escala de tempo geológico em pano de fundo, é a melhor forma de ensinar a evolução, mas acarreta o risco de menorizar a história evolutiva dos grupos ditos mais «primitivos». Mais grave ainda, corre o risco de veicular noções teleológicas: a ideia de que a evolução é unidirecional, de que os grupos mais antigos são necessariamente mais simples e de que essa simplicidade aumenta o risco de extinção perante a «inexorável» evolução de linhagens mais complexas.

Nos diagramas filogenéticos do reino animal, a espécie humana é frequentemente destacada no topo ou na extremidade, sucedendo o mesmo com as angiospérmicas nos estudos de evolução de plantas. A *scala naturae* aristotélica – a «grande cadeia da vida» –, segundo a qual os seres vivos se organizam numa escala de perfeição linear, continua a condicionar a explicação do processo evolutivo, evocando narrativas erróneas de progresso e predestinação.

A observação de fósseis de mamíferos sul-americanos convenceu Darwin de que a evolução é mais bem representada por uma árvore (Figura 4) em permanente ramificação do que por uma escada de progresso (Bowler, 1996). A complexidade não é uma inevitabilidade, nem um sinónimo de sucesso evolutivo (Gould, 2002). Os microrganismos são a prova disso: possuem uma estrutura simples, surgiram nas etapas iniciais da vida na Terra, são extraordinariamente abundantes e essenciais nos ciclos biogeoquímicos. Mais: dois terços da história da vida na Terra escreveram-se exclusivamente com seres unicelulares.

Dos grandes grupos de eucariotas reconhecidos por Adl et al. (2012) e Adl et al. (2019), somente cinco contêm seres de grande dimensão: Chloroplastida (inclui algas verdes e plantas terrestres), Rhodophyceae (algas vermelhas), SAR (inclui algas castanhas), Fungi (fungos) e Metazoa (animais). Ainda assim, todos estes grupos abrangem seres unicelulares. Por outro lado, vários grupos aparentemente simples evoluíram a partir de ancestrais complexos (reversão evolutiva). Algumas algas verdes unicelulares têm origem em formas multicelulares filamentosas. O ancestral comum das Zygnematophyceae e dos embriófitos era, genética e morfológicamente, mais

complexo do que as Zygnematophyceae atuais. As hepáticas possuem um corpo estruturalmente mais simples (e.g., sem estomas) do que o do ancestral comum de briófitos e plantas vasculares (Clark et al., 2022). Os *Psilotum* (Ophioglossidae) não dispõem nem de raízes nem de megafilos, embora provenham de uma linhagem de plantas vasculares com raízes e folhas verdadeiras. As minúsculas e bem-sucedidas lentilhas-d'água (e.g., *Lemna* e *Wolffia*, Araceae) descendem de plantas de muito maior dimensão com inflorescências complexas; a *Wolffia arrhiza* não tem sequer (Figura 12).

Embora a complexidade não seja obrigatória, é um facto que a fisiologia e a morfologia se complexificaram em muitas linhagens. Nas plantas, o último grande grupo a diferenciar-se – as angiospérmicas – é, simultaneamente, o mais bem-sucedido (em número de espécies e biomassa) e o mais complexo. Contudo, nos animais, as formigas (Hymenoptera, Formicidae) possuem uma biomassa global comparável ou superior à de todos os vertebrados selvagens terrestres, provando que o tamanho e a complexidade vertebral não são os únicos caminhos para o domínio ecológico. Na extensa história das plantas, muitas linhagens complexas extinguíram-se sem deixar descendência (e.g., fetos com semente). Se a complexidade não garante a sobrevivência, o conceito de «progresso» em evolução perde o sentido. Como sempre, a seleção natural favorece a complexidade apenas quando esta incrementa o sucesso reprodutivo – e favorece a simplificação quando esta é a estratégia mais vantajosa.

A evolução não otimiza os seres vivos

A expressão de um qualquer carácter fenotípico nos seres vivos faz-se sempre à custa da expressão de outros; tem custos. Numa árvore fruteira, o investimento em frutos grandes, ricos em energia, reduz inevitavelmente o crescimento vegetativo. Do mesmo modo, durante o processo evolutivo, a seleção positiva de uma característica pode afetar negativamente outras características potencialmente vantajosas (que incrementam o *fitness*): diz-se, então, que há um **trade-off evolutivo**, *evolutionary trade-off*) (Quadro 1; Obeso, 2002).

Por exemplo, a evolução de sementes pesadas e de grande dimensão compromete o rácio número de sementes/planta e a sua dispersão: sementes grandes dão origem a plântulas vigorosas e competitivas, mas à custa de uma redução da probabilidade de uma delas germinar num micrositio adequado (porque são poucas e dispersam-se com dificuldade) (Sundaresan, 2005). Uma planta não pode, em simultâneo, produzir muitas sementes e investir em sementes grandes porque os recursos são limitados. A flora de calcários é muito distinta da flora acidófila: a adaptação a solos calcários compromete a capacidade de colonizar solos ácidos, e vice-versa. Dificilmente uma planta é ao mesmo tempo calcícola e acidófila, ou aquática e terrestre, ou habita a alta montanha e as terras baixas. Pela mesma razão, não é expectável que o uso de transgénicos possa gerar uma «superinfestante» que afogue o planeta numa biomassa vegetal tóxica: a resistência adquirida acarreta custos metabólicos que a desfavorecem em ambientes sem herbicida. A partir desta linha argumentativa nasce uma das explicações para o facto de a biota estar segmentada em espécies.

A seleção não cria organismos perfeitos, somente organismos adaptados a um determinado nicho ecológico, sob um determinado ambiente seletivo (intrinsecamente instável), com características

estruturais e funcionais subótimas quando analisadas *per se* ou no seu todo. Dada a natureza estocástica do processo evolutivo, nem sempre a seleção escolheu a melhor solução teórica. De certo modo, Darwin antecipou isto mesmo quando, perto do final do último capítulo da primeira edição de *A Origem das Espécies*, escreveu: «*Nem nos devemos admirar se todos os artifícios na natureza não forem [...] absolutamente perfeitos. E se alguns deles são abomináveis para as nossas ideias de fitness.*» Por vezes, nem sequer evoluíram soluções para restrições estruturais e funcionais profundas, tais como a antes mencionada atividade de oxigenase da enzima Rubisco (v. Quadro 13 «Fotossíntese C3 e C4») ou a sensibilidade da nitrogenase ao O₂ (v. «Evento de Oxidação Neoproterozoico»).

As pressões de seleção são temporal e espacialmente instáveis porque os recursos e as condições ambientais variam, e as taxas de evolução dos parasitas são, por regra, elevadas (Hipótese da Rainha Vermelha). Consequentemente, a aptidão (*fitness*) conferida por um alelo é também inconstante. Os organismos atuais são o resultado de uma acumulação improvável de mutações e recombinações felizes, por enquanto evolutivamente bem-sucedidas. Gozar de um grande sucesso evolutivo no presente não é garantia de êxito no futuro. Num mundo em permanente mudança, qualquer população ou espécie está irremediavelmente desatualizada do ponto de vista evolutivo e em risco de extinção. As adaptações contam uma história do passado, enquanto a seleção trabalha o presente.

Como se refere no ponto «Extinções e radiações adaptativas», a evolução de novas características que abrem o acesso a novos nichos ecológicos facilita a especiação e a radiação adaptativa; porém, estas inovações podem, eventualmente, resultar numa redução da capacidade competitiva futura e na extinção (McGee et al., 2015). A história evolutiva das gimnospérmicas contém exemplos notáveis: as adaptações muito especializadas a habitats peculiares pagaram-se, em muitas linhagens, com a incapacidade de invadir novos nichos ecológicos, revelando-se contraproducentes a longo prazo.

A evolução é imprevisível e irrepitível

As duas principais características da evolução talvez sejam, então, a sua imprevisibilidade e irrepitibilidade. A Terra está povoada de mamíferos, aves, insetos, plantas com flor, fetos, musgos e algas. Uma pequena alteração na sequência de mutações dos genes que controlaram os primeiros sistemas bioquímicos, na trajetória geológica da Terra, na paleoquímica da atmosfera ou na sequência de catástrofes planetárias, e a biota atual seria outra — certamente sem homens nem flores. Stephen J. Gould, com algum humor, referia que se «fosse possível recuar 500 Ma (milhões de anos) e repetir de novo o filme da vida [...] não haveria humanos, provavelmente nem sequer qualquer coisa consciente» (Academy of Achievement, 2009). Qualquer grupo de seres vivos é um acidente evolutivo irrepitível.

As provas mais concludentes da imprevisibilidade provêm da biologia molecular. Foi demonstrado experimentalmente que mutações aleatórias ocorridas no início da evolução de determinadas proteínas condicionaram a sua forma e função atuais (efeito de contingência histórica ou epistasia) (Shah et al., 2015; Starr et al., 2017). A cada passo da série evolutiva, havia várias soluções possíveis e nem sempre foi a «melhor» a fixada. A componente aleatória da microevolução

propaga-se a outras escalas: o somatório de eventos aleatórios criou *taxa* e ecossistemas *a priori* imprevisíveis.

De acordo com (K. J. Niklas, 2004), o número de fenótipos possíveis (bem-sucedidos) para um determinado ambiente seletivo aumenta com a complexidade biológica, definida pelo autor como o número de tarefas que um organismo desempenha de modo a crescer, sobreviver e reproduzir-se. Quanto maior a complexidade, maior o número de trade-offs evolutivos em jogo. Portanto, o mesmo nicho ecológico, ou nichos ecológicos similares, podem ser preenchidos com plantas com aspeto (hábito), arquitetura da canópia ou folhas totalmente distintas. Por exemplo, a caducifolia de estação seca, a microfilia (folhas pequenas) e as folhas suculentas são soluções alternativas para a aridez climática (mais exemplos no ponto anterior).

Quanto maior a complexidade, maior o número de *trade-offs* em jogo. Portanto, o mesmo nicho ecológico pode ser preenchido por plantas com arquiteturas totalmente distintas. Por exemplo, a caducifolia, a microfilia e a suculência são soluções alternativas para o mesmo problema: a aridez.

A moderna teoria evolutiva explica os mecanismos, mas é incapaz de prever o futuro, não por falha teórica, mas porque a evolução não é determinística. A macroevolução é, eminentemente, uma disciplina histórico-descritiva e um terreno fértil para a epistemologia.

12. A teoria da evolução é uma teoria científica? A evolução da vida é real?

Como qualquer teoria científica em ciências naturais, a teoria da evolução explica um ou mais aspectos-chave do mundo natural, neste caso, uma vasta soma de observações que passam pela emergência e diversificação da vida, pelo registo fóssil, pela variação intrínseca das populações biológicas ou pela adaptação dos seres vivos ao seu nicho ecológico. A teoria da evolução está para a biologia o que a tectónica de placas está para a geologia: é uma teoria unificadora, de cúpula, da qual irradiam hipóteses explicativas para todos os domínios da biologia. É um princípio científico maior, exclusivo da biologia, que eleva esta ciência ao nível da química e da física na sua capacidade de explicar o mundo natural.

A natureza científica da teoria da evolução tem sido questionada em certos círculos, a ponto de o seu ensino ao nível de não graduado merecer uma oposição crescente em países tão relevantes no sistema científico global como os EUA. A questão «Será a teoria da evolução uma teoria científica?», além de se dirigir às fundações da biologia moderna, tem profundas implicações filosóficas e condiciona a atitude da sociedade para com a ciência.

Em ciência – talvez menos nos meios filosóficos –, a demarcação das teorias científicas é feita através da aplicação do critério da refutabilidade ou da falseabilidade (criterion of falsifiability, popperian criterion), originalmente proposto pelo filósofo inglês de origem austríaca Karl Popper (1902-1994), no livro seminal *The Logic of Scientific Discovery* (K. R. Popper, 1959). De acordo com este critério, as teorias (e as hipóteses) científicas distinguem-se das teorias não científicas por gerarem previsões testáveis por métodos observacionais. Para Popper, uma teoria científica tem dois destinos possíveis: i) a falsificação e a concomitante rejeição; ii) a corroboração incremental pela evidência observacional, sendo, então, aceite sob reserva. Uma teoria nasce da observação e é testada – corroborada ou rejeitada – pela observação. Na argumentação de Popper, a categoria de teoria verdadeira é inatingível e a ciência, por natureza, uma atividade humana falível e inacabada.

O melhor roteiro de refutação da teoria da evolução foi proposto pelo próprio Darwin: «Se fosse demonstrado que existiu um qualquer órgão complexo, que não pudesse ter sido formado por numerosas e sucessivas pequenas modificações, então a minha teoria seria completamente desacreditada» (Darwin, 1859). Outro desafio radical à teoria da evolução consistiria na deteção de uma inversão das sequências evolutivas, por exemplo, com o achado de impressões fósseis de plantas com flor em sedimentos do Ordovícico, ou da maxila de um homínido na mesma camada estratigráfica de um *Tyrannosaurus rex*; o que nunca aconteceu.

E o falsificacionismo já atuou na teoria da evolução, como é próprio de qualquer teoria ou hipótese científica! O neodarwinismo é uma reformulação da teoria darwiniana da evolução consequente da falsificação da soft inheritance por August Weismann (v.s.). As hipóteses fundamentais que constituem a teoria da evolução têm sido corroboradas por um acervo cada vez mais vasto de observações, e as suas predições limitadas, é certo, pela natureza do objeto, continuam a resistir aos mais ácidos testes experimentais e aos mais meticolosos métodos de análise de dados da biologia moderna. As premissas fundamentais da teoria da evolução, resumidas na expressão darwiniana da descendência com modificações através da seleção natural, nunca foram refutadas. A teoria da evolução darwiniana é inquestionavelmente uma teoria científica, eminentemente verdadeira, consensual nos meios da biologia.

A consensualidade é, frequentemente, mal interpretada nos meios não científicos. Assim acontece com a teoria da evolução ou com a hipótese do aquecimento global, por exemplo. Consensualidade não é o mesmo que unanimidade. Uma determinada teoria ou hipótese é consensual quando é considerada correta pela grande maioria dos especialistas, e essa conclusão resulta de múltiplas linhas de evidência produzidas por grupos independentes de investigadores. Não é necessário haver unanimidade para haver consenso, nem é suposto que assim seja em ciência. A falta de unanimidade não diminui a bondade de uma teoria ou hipótese.

Outro equívoco equivalente sucede com o termo «teoria» (Dawkins, 2009). Teoria, em linguagem corrente, refere-se a algo incerto, pouco claro, vago. Em ciência, a teoria está acima da lei ou da hipótese. Uma teoria científica é uma explicação extensamente corroborada de um aspeto particular do mundo natural. A teoria da evolução e as teorias da gravidade ou da relatividade, por exemplo, ombreiam na dimensão do seu suporte teórico e empírico. Quando um cientista usa a designação «teoria da evolução» não pretende expressar hesitação ou incerteza em torno da explicação darwiniana da evolução, bem pelo contrário.

Muitos, como o jurista português Boaventura Sousa Santos (Sousa Santos, 2010), argumentam que o darwinismo (e toda a ciência) é apenas mais um mito, não muito diferente da crença nos deuses do panteão romano, por exemplo. Esta equivalência além de perigosa não tem sentido. Ceres, a deusa romana da agricultura (Figura 15), existiu apenas na imaginação coletiva dos seus devotos. As oferendas anuais no grande festival da Cerealia não resolveram o défice crónico de azoto e a baixa produtividade da agricultura pré-industrial. Nem foi Ceres quem domesticou o trigo-espelta, como relata o mito. Em contrapartida, a invenção da síntese química da amónia a partir do N_2 atmosférico por Fritz Haber em 1908 alimentou milhões, e explica o crescimento explosivo da população mundial no século XX (Smil, 2001a). As teorias científicas não são fantasias. Há qualquer coisa de real – uma verdade universal – exterior à nossa mente que a ciência descreve com grande aproximação, ao ponto de se ter convertido no instrumento mais precioso e poderoso da ação do Homem sobre a natureza. A teoria da evolução partilha desta propriedade. Ceres é uma realidade subjetiva, enquanto a evolução e a força da gravidade são realidades objetivas, portanto, a religião e a ciência, embora partilhem o facto de serem construções da mente humana, não oferecem explicações comparáveis nem conciliáveis para a forma como funciona o mundo. Aliás, nem sequer têm a mesma função. A religião é, essencialmente, um veículo de preservação da ordem social e de organização da cooperação em larga escala (Culotta, 2009). O principal objetivo da ciência é produzir conhecimento ... científico.

A corroboração empírica da teoria da evolução é vasta em biologia aplicada. Muitas decisões práticas do dia a dia do biólogo aplicado, do agrônomo ou do silvicultor não envolvem pensamento evolutivo, nem uma compreensão da história evolutiva das plantas e dos animais. As narrativas evolutivas, pelo contrário, são inevitáveis quando é necessário trabalhar com a diversidade biológica (a várias escalas) e compreender as evidências de adaptação e as diferenças anatômicas, fisiológicas e ecológicas entre *taxa*. O melhoramento de plantas e animais, e a gestão de resistências a pesticidas ou de invasões biológicas envolvem a aplicação sistemática de princípios de evolução.

Os cientistas e os não cientistas são livres de propor explicações alternativas ao formidável corpo de observações e hipóteses acumulado nos últimos 150 anos em prol da teoria da evolução. Mas em ciência ninguém escapa à tirania dos factos: quem desafia uma hipótese ou uma teoria tem de provar que os dados que as sustentam estão errados ou propor explicações alternativas plausíveis, que compreendam toda a evidência disponível. A rejeição em definitivo de uma teoria depende do escrupuloso cumprimento de uma destas duas condições. Um ato único, irrepetido, de criação é a alternativa mais difundida à teoria da evolução para explicar por que razão as formas de vida que povoam a Terra são tão variadas e morfológica e funcionalmente ajustadas (v. «Teoria da evolução de Darwin»). O criacionismo não é uma teoria científica porque não é falsificável (exemplo na Figura 16): acomoda todas as observações do mundo natural na vontade de um criador e não produz previsões testáveis. «Na ideia comum de que cada espécie foi criada de forma independente, não ganhamos nenhuma explicação científica» (Darwin, 1868).

A concordância com a teoria da evolução (e a rejeição do criacionismo) implica, necessariamente, uma adesão ao naturalismo filosófico: a aceitação de que a realidade é governada, em exclusivo, por propriedades e causas naturais. Reside aqui o porquê da atual contestação à teoria da evolução, contestação que, a propagar-se a outros domínios da ciência, empurraria as sociedades modernas para uma nova idade das trevas. Ensinar e aprender evolução é, em simultâneo, a chave mestra para compreender o mundo vivo – como diz Dobzhansky, “nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução” (Dobzhansky, 1973) – e um ato de resistência contra o obscurantismo e a barbárie. No livro *Why Evolution Is True*, (J. Coyne, 2010) oferece um formidável e eclético rol de evidências de que os seres vivos evoluíram, estão a evoluir e continuarão a evoluir, que se estende desde a escala das moléculas guardiãs da informação genética (ARN e ADN), objeto da biologia molecular, aos restos fósseis investigados pela paleontologia. Transcrevo uma única frase que de algum modo condensa a argumentação de Jerry Coyne: «A evolução da vida é um facto.»

II. Noções de espécie e de especiação

1. Conceitos básicos de filogenética

Antes de prosseguir recomenda-se o aprofundamento de alguns conceitos fundamentais de filogenética inscritos no glossário do Quadro I.2.1. O quadro é também um resumo de alguns termos e conceitos abordados nos capítulos anteriores.

QUADRO I.2.1. Glossário de termos de filogenética

Conceito	Descrição
Apomorfia (<i>apomorphy</i>)	Carácter ou estado de carácter derivado, <i>i.e.</i> , uma inovação numa linhagem evolutiva. O carpelo e a dupla fecundação são apomorfias das angiospérmicas.
Autapomorfia (<i>autapomorphy</i>)	Apomorfia exclusiva de um grupo terminal de organismos; as autapomorfias são essenciais para identificar <i>taxa</i> , porém, e ao contrário das sinapomorfias, inúteis para estabelecer relações de parentesco com outros grupos. O ginostémio – estrutura resultante da concrecência do androceu e do gineceu – é uma inovação exclusiva (autapomorfia) das orquidáceas (não ocorre noutras famílias de plantas); não tem, por isso, qualquer utilidade no estabelecimento de relações de parentesco entre as orquidáceas e outros grupos de angiospérmicas.
Clado (<i>clade</i>)	Grupo monofilético de organismos: inclui o ancestral comum e todos (e apenas) os seus descendentes.
Cladograma (<i>cladogram</i>)	Representação diagramática das relações evolutivas (ou filogenéticas) de um dado conjunto de organismos ou de grupos de organismos, obtida com base na partilha de apomorfias.
Espécie ancestral (<i>ancestral species</i>)	Espécie que deu origem a pelo menos uma espécie-filha (<i>daughter species</i>).
Filogenética (<i>phylogenetics</i>)	Área da sistemática que explora as relações evolutivas entre os organismos vivos e extintos.
Grado (<i>grade</i>)	Grupo parafilético. As ‘gimnospérmicas’ num sentido lato (incluindo grupos extintos como as Bennettitales) são parafiléticas – constituem um grado – porque não incluem as angiospérmicas.

Conceito	Descrição
Grupo basal (<i>basal group</i>)	Linhagem que divergiu mais cedo da raiz de um determinado clado, constituindo o grupo-irmão de todos os restantes membros desse clado. O termo refere-se estritamente à posição de ramificação na árvore filogenética (divergência precoce) e não deve ser confundido com "primitivo" ou "menos evoluído". Os Amborellales são o grupo basal das angiospérmicas atuais (acroangiospérmicas).
Grupo-coroa (<i>crown group</i>)	Engloba o conjunto das espécies atuais mais as suas ascendentes até ao ancestral comum mais recente (inclusive). O grupo-coroa é monofilético.
Grupo externo (<i>outgroup</i>)	Táxon ou linhagem exterior ao grupo estudado, utilizado na análise cladística para enraizar a árvore e polarizar os caracteres. Ao estudar as angiospérmicas, as gimnospérmicas são usadas como grupo externo. <i>(Sugestão de adição)</i>
Grupo-irmão (<i>sister group</i>)	O táxon ou clado evolutivamente mais próximo de outro num cladograma; partilham um ancestral comum exclusivo. As gimnospérmicas atuais (acrogimnospérmicas) são irmãs das angiospérmicas.
Grupo monofilético (<i>monophyletic group</i>)	Grupo de organismos que reúne um ancestral comum e todos (e apenas) os seus descendentes. As angiospérmicas são monofiléticas.
Grupo parafilético (<i>paraphyletic group</i>)	Grupo que inclui o ancestral comum mais recente, mas não todos os seus descendentes. É um grupo incompleto, onde pelo menos uma linhagem descendente foi removida. Geralmente são assinalados entre aspas simples (' '). Os 'pteridófitos' são um grado, enquanto os fetos constituem um clado.
Grupo polifilético (<i>polyphyletic group</i>)	Grupo artificial que reúne organismos derivados de duas ou mais linhagens distintas, excluindo o ancestral comum mais recente de todos os membros do grupo. Um agrupamento taxonómico, como em tempos se supôs, que reunisse sob a mesma designação as <i>Gnetales</i> (gimnospérmicas) e as angiospérmicas, com base na partilha de vasos lenhosos e de algumas etapas da dupla fecundação, seria polifilético, porque estas similaridades evoluíram de forma independente (convergência), em linhagens muito distintas.

Conceito	Descrição
Grupo-tronco (<i>stem group</i>)	O grupo-tronco de um dado táxon inclui todas as espécies desde a emergência do grupo até ao ancestral comum das espécies atuais (exclusive). Representa a linha evolutiva desde a divergência com o grupo-irmão até ao ancestral do grupo-coroa. O grupo-tronco é parafilético. Os Caytoniales (como o género <i>Caytonia</i>) possuíam cúpulas carnudas a envolver os primórdios seminais – consoante os autores, são considerados um grupo-irmão (o clado evolutivamente mais próximo) ou parte do grupo-tronco das angiospérmicas (um grupo embebido no ramo evolutivo antecedente às angiospérmicas).
Homoplasia (<i>homoplasy</i>)	Carácter ou estado de carácter partilhado por um ou mais taxa resultante de paralelismo ou convergência evolutiva, e não de ascendência comum (v. Volume II). Os espinhos foliares em <i>Eryngium</i> (Apiaceae) e <i>Carlina</i> (Asteraceae) são homoplásicos (resultam de convergência evolutiva).
Plesiomorfia (<i>plesiomorphy</i>)	Carácter ou estado de carácter ancestral ("primitivo"). A semente é uma autapomorfia nos espermatófitos, porém uma plesiomorfia ao nível das angiospérmicas; a flor é uma autapomorfia das angiospérmicas e uma plesiomorfia nas asteráceas.
Polaridade (<i>polarity</i>)	Refere-se ao sentido (direção) das mudanças evolutivas de uma estrutura ou de um carácter (do estado plesiomórfico para o apomórfico).
Simplesiomorfia (<i>symplesiomorphy</i>)	Plesiomorfia partilhada por mais de um grupo de organismos. A autonomia do gametófito partilhada pelos briófitos e 'pteridófitos' é uma simplesiomorfia porque resulta da retenção de uma característica ancestral e não de uma inovação exclusiva destes grupos.
Sinapomorfia (<i>synapomorphy</i>)	Apomorfia partilhada por dois ou mais grupos que indica uma ascendência comum – e, por isso, é fundamental na identificação de relações de parentesco. A sinapomorfia é frequentemente considerada sinónimo de homologia. As primeiras angiospérmicas (incluindo as monocotiledóneas) possuíam pólen monossulcado (com uma abertura); o pólen tricolpado (com três aberturas) é posterior, constituindo uma sinapomorfia das eudicotiledóneas, unindo grupos tão diversos como as asteráceas e as leguminosas, distinguindo-os, porém, das monocotiledóneas e das magnoliídeas (como as magnólias).

2. A espécie

Conceito de espécie

Conceito biológico de espécie

O termo «espécie» deriva da palavra latina *species*, que significa tipo. A espécie é, simultaneamente, um dos mais importantes e um dos mais obscuros e controversos conceitos em biologia. Embora de uso generalizado, não existe um conceito universal: estão publicados pelo menos 26 conceitos distintos (Wilkins, 2008). Alguns autores questionam, inclusivamente, se é possível, ou sequer necessário, definir espécie (Pigliucci, 2003), sobretudo entre as plantas (Levin, 1979). De facto, os melhoradores continuam a produzir novas cultivares de plantas, os taxonomistas continuam a descrever *taxa* e os filogenistas a deslindar as suas relações evolutivas sem grandes preocupações teóricas em torno de duas perguntas fundamentais da biologia: *O que é uma espécie? As espécies existem ou são um artefacto da razão?*

O **conceito biológico de espécie** (CBE) de Ernst Mayr é, desde a década de 1940, uma das pedras angulares da biologia moderna. Proposto originalmente por George Buffon (1707-1788) (Gayon, 1996), foi reformulado e fixado por Mayr do seguinte modo: «*Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups*» — em português: «As espécies são grupos de populações naturais com indivíduos interférteis, que se cruzam entre si ou são suscetíveis de o fazer, reprodutivamente isolados de outras espécies» (Mayr, 1942, cit. em de Queiroz, 2005). O isolamento reprodutivo é o ponto-chave do CBE. Os indivíduos de uma espécie produzem descendentes férteis; é irrelevante se proveem de uma população massiva no centro da área de distribuição, ou de populações isoladas em sistemas insulares. A troca de informação genética (fluxo genético) entre as populações coespecíficas e o isolamento reprodutivo interespecífico são as duas forças de coesão fundamentais que mantêm a integridade genética, morfológica e funcional das espécies. Os membros de uma espécie circunscrita de acordo com o CBE partilham um **pool (reservatório) genético** comum.

O CBE, nas suas várias formulações, domina muitos ramos da biologia de organismos, mas enfrenta restrições de vária ordem. A sua aplicação é nula em procariontes assexuados e complexa em eucariontes como fungos e protozoários (o conceito microbiológico de espécie ultrapassa os propósitos deste livro). Conforme se defende nas próximas secções, as dificuldades práticas de aplicação estendem-se ao reino vegetal. Observaremos também que, na biologia contemporânea, o CBE atua mais como uma diretriz intelectual (modelo heurístico), capaz de ilustrar e resumir de forma eficaz o processo de especiação, do que como um crivo dogmático para a delimitação taxonómica de espécie. O objetivo é evidenciar que as limitações do CBE emergem da própria

natureza do processo evolutivo, o que de modo algum diminui a sua relevância. Sem entrar em pormenores, importa salientar que grande parte da crítica atual ao CBE assenta numa epistemologia positivista que, infelizmente, continua a permear a biologia.

Curiosamente, o conceito de Mayr tem muitos detratores onde seria expectável que tivesse mais sucesso: nos macrovertebrados. A comunidade dos taxonomistas de aves adotou há muito o CBE, talvez porque Mayr era ornitólogo. Os taxonomistas de mamíferos, pelo contrário, têm a tendência para categorizar ao nível da espécie ou da subespécie — sem critérios adicionais — populações com características genéticas e/ou morfológicas distintas e consistentes (Garnett & Christidis, 2017). Aparentemente, nos grupos menos diversos, como é o caso dos mamíferos, usam-se conceitos divergentes do CBE para inflacionar o número de *taxa*. Esta abordagem tem efeitos contraproducentes a jusante da taxonomia, em particular nas políticas de conservação e na distribuição de recursos para investigação.

A espécie nas plantas

Rieseberg *et al.* (2006) demonstraram num universo de 200 géneros de plantas que é possível identificar grupos de indivíduos morfológicamente semelhantes entre si com um significativo isolamento genético. Nos vegetais a espécie é real. Por outro lado, a genómica populacional moderna mostra que mesmo as espécies consideradas autogâmicas são consistentes com o CBE, porque, ainda que muito raramente, os indivíduos coespecíficos trocam informação genética entre si. Os trabalhos clássicos de Rieseberg *et al.* (2006 e 2007a), agora amplamente corroborados por dados genómicos à escala de todo o genoma (Mallet *et al.*, 2016), refutam a ideia arraigada entre os biólogos de que o CBE seria mais apropriado para os animais dada a tendência das plantas para hibridarem ou se reproduzirem assexuadamente.

A generalização do uso do CBE às plantas esbarra, contudo, em algumas dificuldades metodológicas e biológicas críticas (Judd *et al.*, 2015; Mallet, 2005):

- É difícil estimar o fluxo génico (e, implicitamente, o isolamento reprodutivo) em populações naturais. Este trabalho depende de amostragens de marcadores genéticos e fenotípicos que são sempre incompletas. Com os poucos recursos financeiros e humanos disponibilizados para a taxonomia, como é possível testar à escala global o isolamento reprodutivo de centenas de milhares de putativas espécies de plantas?
- A estimativa do fluxo génico é, por definição, impraticável ou totalmente impossível em fósseis, em populações alopátricas disjuntas (*e.g.*, ilhas) e em linhagens de reprodução estritamente assexuada (Figura 17).
- A verificação do cruzamento "potencial" é experimentalmente incomportável em plantas de ciclo de vida muito longo (espécies arbóreas), onde a validação da fertilidade da descendência híbrida demoraria décadas ou séculos.
- O isolamento reprodutivo nas plantas é frequentemente incompleto. A hibridação e a introgressão (*v.* «*Ponto da situação*») são comuns, ocorrendo em cerca de 25% das espécies vegetais, geralmente sem que as espécies parentais percam a sua identidade morfológica e ecológica (*e.g.*, o género *Quercus*). O CBE clássico lida mal com estas fronteiras genéticas permeáveis.

- A dificuldade em deslindar os complexos de espécies crípticas que se escondem sob a alçada de algumas das "espécies" correntemente aceites pelos taxonomistas morfológicos.

Os exemplos práticos destas dificuldades são imensos. Vejamos três exemplos para consolidar a problemática. O CBE continua a ser difícil de aplicar nas situações em que o isolamento reprodutivo é imperfeito, uma circunstância frequente em complexos de espécies recentemente diferenciados (e.g., *Armeria*, Plumbaginaceae) e em plantas com ciclos de vida muito longos (e.g., *Quercus*, Fagaceae) (Rieseberg & Willis, 2007b; Figura 18). As espécies com áreas de distribuição muito vastas (cosmopolitas) têm também, com frequência, sérios problemas de circunscrição (Harrison, 2014).

Uma vez que o consenso absoluto em torno da aplicação estrita do CBE parece inatingível, nos meios botânicos o isolamento reprodutivo não é entendido como a completa esterilidade ou inviabilidade dos híbridos, mas apenas como a presença de diferenças genéticas suficientes para atuarem, em determinados contextos ecológicos, como barreiras ou filtros moduladores ao fluxo genético (Schluter, 2014). Em simpatria, mesmo quando as espécies *de facto* se cruzam com facilidade, a integridade das populações parentais é assegurada pela viabilidade ou fertilidade diminuída da sua descendência. As espécies *de facto* persistem, assim, íntegras mesmo perante eventos frequentes de hibridação. É o que acontece, por exemplo, com as estevas (*Cistus*, Cistaceae) (Figura ???).

A maioria dos taxonomistas de plantas — os especialistas na segmentação da biota vegetal em *taxa* — permanece, porém, indiferente às acesas discussões que animam os teóricos da evolução e da especiação. Nas Floras e na maior parte da bibliografia de sistemática vegetal, adota-se o chamado **conceito morfológico de espécie**: assume-se que pertencem à mesma **morfoespécie** (espécie taxonómica) indivíduos que partilham uma morfologia similar e distinta dos indivíduos das demais espécies descritas (de preferência em mais do que um carácter). Por outras palavras, as espécies são *clusters*(grupos) de indivíduos de morfologia discreta, cujo reconhecimento depende da demonstração de combinações estáveis e consistentes de caracteres. Para tal, os taxonomistas estudam um conjunto alargado de caracteres em espécimes colhidos numa área o mais vasta possível, evitando traços morfológicos que se sabe, *a priori*, terem baixa heritabilidade (*i.e.*, possuem um forte controlo ambiental, como a altura, a ramificação ou o tamanho das folhas). A ocorrência pontual de indivíduos de morfologia intermédia — sugestiva de possíveis hibridações nas zonas de sobreposição simpátrica — não exclui o reconhecimento destas espécies (Mallet, 2001).

A definição dos limites da variação morfológica das morfoespécies (*i.e.*, a sua circunscrição) depende, inevitavelmente, da opinião do melhor especialista — um argumento de autoridade mais ou menos corroborado pelos seus pares. Trata-se de uma forma eficiente, e tantas vezes incontornável, de fazer ciência. Constatou-se, porém, que as morfoespécies são frequentemente excelentes substitutos (*surrogates*) das espécies biológicas (demarcadas pelo CBE), porque as suas circunscrições tendem a coincidir (Dayrat, 2005). A genómica moderna e o advento da taxonomia integrativa vieram confirmar que as espécies reconhecidas e delimitadas por métodos genéticos sobrepõem-se, com notável precisão, aos limites traçados pela morfologia clássica (Duminil & Di Michele, 2009; Padial *et al.*, 2010).

Na realidade, a taxonomia morfológica clássica não é o estudo da diversidade total da vida, mas sim o de uma das suas facetas: a diversidade morfológica, a qual, por sua vez, expressa características adaptativas de índole ecológica (e.g., adaptações da folha a insetos picadores-sugadores ou da flor aos polinizadores). Entende-se, assim, por que razão as morfoespécies têm uma enorme utilidade prática e continuam a ser a unidade fundamental de experimentação em biologia, ecologia e agronomia, embora, no âmbito do CBE, devam ser entendidas como hipóteses a testar com outras metodologias (sobretudo a informação molecular).

Atualmente, na taxonomia existe uma clara tendência para o cruzamento de várias fontes de informação (e.g., morfologia externa e interna, cpDNA, genoma nuclear e filogenética), integrando diferentes conceitos de espécie (Rouhan & Gaudeul, 2021). Na prática, o processo de descoberta e descrição de novas espécies desenrola-se do seguinte modo (de forma muito esquemática e simplificada): recolhe-se o número possível de amostras, incluindo indivíduos de espécies já conhecidas e das populações em estudo, num esforço condicionado pelas disponibilidades técnicas e orçamentais; quantificam-se os caracteres morfológicos e, em paralelo, extrai-se o DNA para sequenciar genes ou segmentos genómicos considerados, *a priori*, como relevantes. De seguida, utilizando métodos estatísticos também eles escolhidos de forma apriorística, verifica-se por via informática se os agrupamentos morfológicos e os cladogramas genéticos previamente obtidos coincidem. A parafilia e a polifilia nos cladogramas são resolvidas por duas vias práticas: ou se reconhecem mais espécies independentes (se houver uma base morfológica para as sustentar), ou alarga-se a circunscrição das espécies em estudo (integrando várias linhagens sob o mesmo nome). A verificação da intensidade do isolamento reprodutivo e o CBE ficam, na verdade, à margem de todo este processo científico.

A introdução dos métodos moleculares trouxe profundidade (*insight*) e objetividade à prática taxonómica, mas o produto final é, inevitavelmente, uma simplificação grosseira de uma realidade muito mais complexa, que em grande medida nos escapa. Em última instância, os nomes lineanos continuam a ser aplicados a entidades destrincháveis pela morfologia (os artigos de revistas de referência, como a *PhytoKeys* ou a *ZooKeys*, são disso excelentes exemplos).

A bibliografia sobre o conceito de espécie é vastíssima. O CBE e os conceitos alternativos mais debatidos, embora possam originar delimitações distintas, partilham princípios comuns e sobrepõem-se extensivamente. Não são mutuamente exclusivos, indo apenas mais ou menos longe na demarcação da entidade no processo contínuo que é a especiação (De Queiroz, 2007).

Embora não caiba neste texto uma análise exaustiva, vale a pena transcrever a formulação de compromisso proposta por G. L. Stebbins (1993) para obviar algumas das dificuldades operacionais do CBE de Mayr:

“Espécies são as unidades básicas da sistemática e da evolução. Consistem em sistemas de populações que se assemelham entre si nas suas características morfológicas, ecológicas e genéticas. Estas populações estão sujeitas a várias forças coesivas, principalmente pelo fluxo de genes ou, em alguns casos, por autopolinização parcial; a similaridade interpopulacional é devida a uma

ascendência comum e a síndromes adaptativas que permitem respostas paralelas ["*Modos de seleção natural*"; *Quadro 1*] dessas populações às influências ambientais. As fronteiras interespecíficas podem ser bem definidas, desenvolvendo-se um isolamento genético e fisiológico completo de outras espécies, ou podem ser local e temporariamente enfraquecidas em consequência de um relaxamento parcial das barreiras interespecíficas.»

Para Stebbins, o isolamento reprodutivo total não é uma condição *sine qua non* de espécie; a similaridade morfológica, a ascendência comum e a partilha de respostas evolutivas, sim. Esta visão enquadra-se no chamado **conceito evolutivo de espécie** (*evolutionary species concept*). Daqui retira-se que, pese embora a ênfase no fluxo génico e no isolamento reprodutivo, outras forças (como a seleção de estabilização, a seleção paralela e as restrições evolutivas) contribuem, indispensavelmente, para a coesão das espécies.

O debate deve sempre ser enquadrado pelo princípio de que a especiação é um processo populacional. A especiação rápida é um evento pouco frequente nas plantas e raríssimo no mundo animal. A amostragem da diversidade biológica num dado momento e espaço vai capturar populações em diversos estádios de especiação: desde populações de «boas espécies» *sensu* CBE (com barreiras reprodutivas eficientes), até populações de isolamento reprodutivo meramente incipiente. O isolamento absoluto pode simplesmente nunca ser atingido antes de uma espécie sofrer nova cladogénese. Portanto, a biota é um arranjo gradativo de «boas espécies», de espécies incipientes e de populações escassamente divergentes, mais todos os estádios intermédios entre estes tipos (Mallet, 2008). A especiação é um contínuo de divergência («*the Darwinian continuum* »).

Perante estas dificuldades inerentes, Mallet (2008) tenta operacionalizar o conceito, ao argumentar que as espécies formam agregados genotípicos («*genotypic clusters*») que evidenciam descontinuidades morfológicas, ecológicas e genéticas («*consistent gaps*») necessariamente transmissíveis. Estes agregados mantêm-se sem dissolução genética em simpatria («*locally in sympatry*» com distribuição bimodal), ainda que possam ocorrer indivíduos híbridos («*above the level of species, hybridization still occurs*»). Darwin, com as limitações conceptuais da época, defendia uma posição similar. [*Esta formulação em português dos conceitos originais de Mallet (2008) contou com o auxílio de Inteligência Artificial (Gemini), tendo como ponto de partida um texto original do autor deste livro*].

Em resumo, importa reter o seguinte:

A biologia da especiação das plantas corrobora três premissas fundamentais:

- As espécies não são um mero artefacto da razão; são entidades reais.
- O CBE de E. Mayr é aplicável tanto no reino animal como nas plantas.
- As espécies definidas com base em descontinuidades morfológicas pelos taxonomistas clássicos estão, com grande probabilidade, isoladas reprodutivamente (ou quase), *i.e.*, aproximam-se de boas espécies *sensu* Mayr.

Nas plantas, a aplicação estrita do CBE é desafiada por várias realidades:

- O isolamento reprodutivo absoluto é, na natureza, operacionalmente difícil de provar.
- Muitas plantas reproduzem-se de forma estritamente assexuada.
- As plantas hibridam com elevada frequência (cerca de 25% das espécies estão envolvidas nestes fenómenos). São, inclusivamente, comuns os **enxames híbridos** (*hybrid swarms* — populações geneticamente variáveis resultantes do cruzamento de duas ou mais espécies), sem que ocorra necessariamente a dissolução genética das espécies parentais.
- A especiação é um processo tipicamente lento e contínuo. Consequentemente, as maiores dificuldades taxonómicas residem nos primeiros estádios da divergência, onde a demarcação de uma fronteira objetiva é inerentemente impossível.

Na prática, quando uma nova espécie é descrita, o seu isolamento reprodutivo raramente é testado. Por outro lado, não existem regras biológicas universais que ditem a "quantidade" exata de diferenças morfológicas ou moleculares necessária para se reconhecer formalmente uma espécie (Harrison, 2014). O conceito de espécie será sempre difícil de generalizar, independentemente da formulação teórica ou da aproximação metodológica utilizada (sejam os marcadores morfológicos clássicos, a análise do DNA cloroplástico ou a teoria da coalescência multiespecífica). Ainda assim, a espécie é a única categoria taxonómica objetiva, no sentido em que é real: a sua existência é ancorada na biologia e independente da consciência humana (o mesmo não se pode afirmar estritamente do género, da família ou das restantes categorias supraespecíficas).

Apesar da importância central da genómica na biologia moderna, a morfoespécie continuará a ser usada como o substituto prático da espécie biológica, e a interpretação consubstanciada dos taxonomistas clássicos terá sempre um papel estrutural na sua circunscrição. O facto de não haver critérios absolutos de demarcação não diminui a utilidade do conceito, nem anula a realidade da espécie. As espécies existem de facto ... assumindo muitas formas, frequentemente imperfeitas (*sensu* Mayr). A taxonomia, enquanto ciência que ordena a teia da vida, não sai diminuída por isso; oferece-nos, sim, a melhor aproximação possível a uma realidade natural em constante evolução.

Espécies crípticas

As **espécies-irmãs** ou **crípticas** (*sibling species*, *cryptic species*) são espécies, simpátricas ou não, de morfologia idêntica ou quase idêntica, por vezes com a mesma ecologia, mas isoladas por barreiras reprodutivas mais ou menos eficientes. A integração de métodos morfológicos e moleculares na delimitação de espécies — um tema não abordado neste texto (v. *e.g.*, Sites & Marshall, 2003; e vol. III) — conduziu a um aumento exponencial do número de espécies crípticas descritas nos mais diversos grupos taxonómicos (*e.g.*, plantas, aves e mamíferos). A flora da Califórnia conta com cerca de 300 espécies de gramíneas; Stebbins & Dremann (1998) assinalam pelo menos 100 espécies crípticas por descrever nesse grupo. Na Península Ibérica, foram encontradas espécies crípticas, por exemplo, no vulgaríssimo panasco (*Dactylis glomerata*, Poaceae) (Figura 20).

Os conjuntos de espécies crípticas são conhecidos no meio botânico por **complexos de espécies** (*species complex*), um conceito fluido que abarca grupos de espécies morfologicamente similares isoladas reprodutivamente, grupos de especiação incompleta (*i.e.*, de isolamento reprodutivo imperfeito), ou grupos ainda mal estudados com caracteres diagnósticos por discriminar. Com um sentido similar, é frequentemente utilizado o conceito informal de **agregado de espécies**, com a abreviatura *aggr.* (ou *agg.*).

Geralmente, os taxonomistas botânicos clássicos não atribuem uma designação formal às espécies crípticas, *i.e.*, tratam os complexos de espécies sob um único binome (nome específico), de modo a evitar uma proliferação descontrolada de nomes que acabaria por esvaziar a sua utilidade prática. A mesma abordagem conservadora é seguida com as linhagens de plantas apomíticas fortuitas de distribuição muito restrita (Figura 17) ou com os ecofenos (*v.s.*) e os ecótipos (*v.i.*), por exemplo. Outros autores propõem, em alternativa, que as espécies crípticas sejam tratadas como categorias infraespecíficas (Maxwell *et al.*, 2021). No entanto, estas aproximações não são universais.

Nas espécies crípticas, as diferenças genéticas expressam-se frequentemente em caracteres fisiológicos e/ou bioquímicos — nem por isso menos relevantes do que os morfológicos. Portanto, as abordagens puramente utilitaristas ao uso dos nomes específicos carecem de justificação biológica. Além disso, a não atribuição de um nome científico às espécies crípticas tem uma grave consequência no mundo real: diminui os esforços de conservação, pois é administrativamente quase impossível proteger espécies sem nome.

Categorias infra e supraespecíficas

Ecótipos

Os **ecótipos** são variantes genéticas infraespecíficas adaptadas a condições ecológicas particulares, que não se encontram isoladas reprodutivamente de outras populações da mesma espécie (*v.* «Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica»). Os ecótipos refletem adaptações de caráter local. A diferenciação fenotípica dos ecótipos é tremendamente diversa e espacialmente multidimensional, podendo envolver uma expressão morfológica, anatômica, reprodutiva, fisiológica ou até bioquímica, nem sempre evidente (frequentemente escrutinada através da moderna genómica de paisagem; Lowry, 2012). Admite-se que os ecótipos representam, geralmente, as etapas iniciais do contínuo de especiação — a verdadeira «porta de entrada» para a divergência de novas linhagens (Seehausen *et al.*, 2014).

O mesmo ecótipo pode, ou não, evoluir repetidamente e de forma independente a partir de mais do que uma população (James *et al.*, 2021) (*v.* «Evolução convergente e paralela»). O melhoramento genético por **seleção massal** (*mass selection*) de plantas pratenses, por exemplo, baseia-se exatamente na identificação, colheita e triagem (*screening*) de indivíduos de diferentes ecótipos.

Categorias infraespecíficas: subespécie, variedade e forma

A subespécie, a variedade e a forma são as categorias taxonômicas infraespecíficas mais utilizadas. Ao contrário da espécie, as categorias subespecíficas não possuem uma definição clara e universal, sendo frequentemente usadas de forma subjetiva e arbitrária. Para abreviar a discussão, importa referir que muitos biólogos, sob a influência do CBE, defendem que as **subespécies** são espécies nascentes, nem sempre bem caracterizadas morfologicamente, e que na sua demarcação devem entrar argumentos de ordem geográfica (uma vez que a especiação alopátrica é o modo de especiação dominante nas plantas). Assim sendo, as subespécies seriam maioritariamente alopátricas e as **variedades**, em contrapartida, simpátricas (Spooner *et al.*, 2002).

Esta interpretação não é consensual. Outros autores, mais pragmáticos, tomam a subespécie como uma categoria de uso meramente conveniente e não monofilética, que denota populações diagnosticáveis (com uma combinação característica, *i.e.*, recorrente de caracteres), cujo reconhecimento serve, sobretudo, para evitar uma inflação do número de espécies em linhagens de isolamento reprodutivo não confirmado (Fitzpatrick, 2010).

A **forma** aplica-se, indiferentemente, a variações exuberantes intrapopulacionais (*e.g.*, *Cistus ladanifer* f. *maculatus*; Figura 19) ou a isolados geográficos de morfologia inconsistente. A variedade e a forma estão a cair em desuso na Europa e na América do Norte, embora continuem a ser habituais nas Floras tropicais. Na realidade, o conceito de variedade utilizado nas Floras tropicais aproxima-se bastante do conceito de subespécie adotado nas Floras mais modernas das regiões não tropicais do hemisfério Norte.

Categorias supraespecíficas: género e família

As categorias supraespecíficas (*e.g.*, género e família) são, provavelmente, indefiníveis do ponto de vista biológico estrito. Já foram tentadas, sem sucesso, medidas de distância genética para as objetivar. A circunscrição de categorias fundamentais, como o género ou a família, repousa (e repousará em grande medida) na tradição e na opinião do melhor especialista, *i.e.*, num argumento de autoridade, sob a premissa contemporânea de que correspondem a grupos monofiléticos (clados) suportados por filogenias moleculares (como é o caso do sistema APG IV para as famílias de angiospérmicas; Chase *et al.*, 2016). A discussão detalhada sobre a demarcação das famílias de angiospérmicas será retomada no volume III.

3. Especiação

Definição e frequência da especiação

A evolução pode ser decomposta em dois processos fundamentais: a anagénese e a cladogénese. A **anagénese** (ou evolução filética; *anagenesis*) consiste na evolução de uma espécie como um todo, sem que ocorra ramificação da linhagem. Em contrapartida, na evolução por **cladogénese** (*cladogenesis*), ocorre a formação de novas espécies a partir de uma espécie ancestral; neste contexto, cladogénese é sinónimo de especiação (Figura 21) (Futuyma, 2005).

Antes do advento do CBE, a especiação era entendida meramente como a acumulação de diferenças morfológicas entre populações, suficientes para permitir a sua classificação como espécies distintas pelos taxonomistas. Depois de Mayr, a **especiação** passou a ser definida como uma etapa do processo evolutivo durante a qual se desenvolvem mecanismos de isolamento reprodutivo entre populações originalmente coespecíficas.

Uma espécie "especie" quando concretiza o seu isolamento reprodutivo face à espécie (ou espécies) parental. Sendo a biota um arranjo discreto de espécies em que os indivíduos intermédios são raros ou ausentes (e não um contínuo absoluto de variações), o processo de especiação assume uma importância transcendente na biologia, pois é o motor primário da criação da diversidade da vida na Terra.

Além de real, a diferenciação de espécies — pelo menos nas plantas com flor — é um evento frequente que se pode desenrolar com assinalável rapidez à escala de tempo geológica, sobretudo em períodos de grande instabilidade ambiental. Estão descritos eventos contemporâneos de especiação, e é certo que muitos dos endemismos europeus e norte-americanos (sobretudo em regiões temperadas) resultam de especiação muito recente, datando do Plistocénico ou mesmo do Holocénico (Tribusch, 2004). Como refere Levin (1993a), «a especiação das plantas [com flor] é a regra, e não a exceção».

Compreender a especiação implica um percurso intelectual longo e acidentado, carregado de armadilhas conceptuais, nuances terminológicas, conceitos parcialmente sobrepostos, tradições científicas divergentes e uma bibliografia praticamente inesgotável. Nas secções seguintes, traçam-se algumas linhas orientadoras destinadas a estruturar o estudo e a facilitar a navegação e o aprofundamento futuro neste tema central da biologia evolutiva

Modos de seleção natural

A seleção natural não atua da mesma forma, nem com a mesma direção, em todas as populações. Uma vez promove a conservação de estruturas e funções; noutras, impulsiona a divergência do fenótipo. Nas populações submetidas a **seleção de estabilização** ou normalizadora (*stabilizing selection*), são favorecidos os indivíduos com fenótipos intermédios (Figura 22), cujas características tendem a estabilizar e a persistir no tempo. Além da seleção de estabilização, definem-se outros dois modos fundamentais de seleção atuantes à escala da população: a **direcional** e a **disruptiva** (Endler, 1986).

A **seleção direcional** (*directional selection*) favorece um dos extremos do espectro de variação fenotípica no seio de uma população. A frequência de um estado de caráter qualitativo positivamente selecionado aumenta, paulatinamente, geração após geração, podendo conduzir à eliminação total do estado de caráter que outrora era dominante na população original. A evolução da cor das asas da borboleta noturna *Biston betularia* é um exemplo clássico de seleção direcional de caracteres qualitativos (Figura 23). Quando aplicada a caracteres quantitativos, assiste-se a uma deslocação do fenótipo médio em direção ao extremo positivamente selecionado (Figura 22).

Pode dar-se o caso de duas populações da mesma espécie, sujeitas à mesma pressão direcional (sob a ação do mesmo ambiente seletivo) e mesmo na ausência de fluxo génico, tenderem a convergir para frequências alélicas similares. Diz-se então que evoluem em paralelo (**evolução paralela**; *parallel evolution*; Arendt & Reznick, 2008; Holsinger, 2014), mediadas por pressões seletivas idênticas. Uma metanálise confirmou níveis surpreendentemente elevados de evolução paralela entre populações coespecíficas, que evoluem livremente em condições ambientais (ambientes seletivos) similares, manifestada por uma fortíssima similaridade genética e fenotípica (Conte *et al.*, 2012).

Por outro lado, a **seleção diz-se divergente** (*divergent selection*) — e, implicitamente, gera evolução divergente — quando, em populações distintas da mesma espécie, são selecionados fenótipos diferentes em resposta a ambientes locais distintos (Figura 24). Em Portugal continental, bem como nos Açores e na Madeira, ocorrem vários exemplos de populações fenotipicamente divergentes em espécies que possuem tanto populações de interior como populações de dunas ou de arribas litorais expostas ao mar (*e.g.*, *Anagallis monelli*, Primulaceae).

A **seleção disruptiva** (*disruptive selection*) é uma forma particular de seleção divergente que ocorre quando, no seio de uma única população, a seleção favorece ambos os extremos da distribuição de um fenótipo em detrimento dos fenótipos intermédios (Rundle & Nosil, 2005). A colonização de solos ultrabásicos (serpentínicos), nutricionalmente desequilibrados e ricos em metais pesados, por indivíduos provenientes de populações vizinhas de solos «normais» é um exemplo clássico na botânica (Kruckeberg, 2002).

As seleções divergente, direcional e disruptiva opõem-se, pela sua natureza impulsionadora de mudança, à seleção de estabilização. Qualquer que seja o seu modo, a **seleção diz-se ecológica** (*ecological selection*) quando os constrangimentos decorrem da interação direta dos indivíduos com o seu ambiente (biótico ou abiótico).

A dinâmica da variação genética

A intensa seleção a que são sujeitos os indivíduos recém-chegados a um novo *habitat* — ou as plantas selecionadas pelos agrónomos para criar cultivares de alta produtividade sob forte fertilização azotada — origina perdas dramáticas de variação genética. Quanto mais intensa é a seleção direcional, maior é a dissipação da variação genética intrapopulacional. Mais concretamente, à escala da população, a seleção direcional promove: i) a fixação de mutações e alelos adaptativos raros em detrimento dos alelos frequentes na população original; ii) o desenvolvimento de novos caracteres; e, por fim, iii) a divergência fenotípica interpopulacional.

Em contrapartida, a seleção de estabilização atua no sentido de preservar as características adaptativas acumuladas em torno do ótimo adaptativo (Holsinger, 2014). A seleção de estabilização fixa fenótipos e tende a esbater as diferenças fenotípicas extremas. Este modo de seleção é uma justificação estrutural (embora não a única) para a **conservação do nicho ecológico** (*niche conservatism*) e da morfologia de muitas linhagens de seres vivos ao longo de milhões de anos.

Nos processos evolutivos reais, as forças de mudança coexistem com as forças de estabilização do fenótipo. As forças de estabilização morfofuncional são particularmente evidentes na arquitetura da flor, uma vez que variações extremas na morfologia floral reduzem drasticamente a eficiência da polinização animal (Stebbins, 1970). Assim, a seleção de estabilização pode estar a reter a forma da flor, enquanto o corpo vegetativo diverge livremente sob seleção direcional (Wagner & Altenberg, 1996). Nas ilhas, é frequente observarem-se plantas endémicas com uma fisionomia radicalmente distinta da dos seus ancestrais continentais (frequentemente passando de ervas a pequenos arbustos ou árvores — um fenómeno conhecido como **lenhificação insular**; *insular woodiness*), mantendo, porém, uma elevada similaridade na estrutura floral (Figura 25). O facto de a seleção de estabilização ser marcadamente conservadora na flor ajuda a explicar por que os caracteres florais são tão fulcrais na sistemática e na taxonomia das angiospérmicas.

Considere-se agora uma constelação de populações de uma mesma espécie sujeita a forte seleção divergente após uma alteração climática catastrófica ou à formação de vastas escoadas basálticas sobre um substrato ácido. Nestas condições, embora a seleção direcional reduza a variação no interior de cada população, ela aumenta drasticamente a variação genética global à escala da espécie (no somatório das populações). Fica claro, portanto, que a seleção divergente está na base da esmagadora maioria dos eventos de especiação (Lowry & Hopkins, 2014). O próprio isolamento reprodutivo é, na maioria das vezes, apenas um subproduto genético (um efeito colateral pleiotrópico) da divergência adaptativa ocorrida em alopatria (Futuyma, 2005b).

Sob condições ambientais duradouramente estáveis, a seleção de estabilização recupera a primazia em detrimento das forças direcionais ou disruptivas. A evolução e a especiação abrandam, diferenciando-se o que se designa por **comunidades evolutivamente estáveis** (*evolutionarily stable communities*) — comunidades saturadas de espécies, com nichos ocupados e pouco permeáveis à invasão e diferenciação de novas entidades (Geritz *et al.*, 1998; Kremer & Klausmeier, 2017).

Por conseguinte, durante os longos períodos de estase evolutiva (abordados no tópico «Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado»), a ação conservadora da seleção de estabilização sobrepõe-se à divergência, retardando a evolução tanto por anagénesse como por cladogénese. Em contraste, a seleção direcional ganha relevância máxima nos períodos pós-catástrofe. Finda a ação da seleção divergente — quer tenha culminado em eventos maciços de especiação (radiações adaptativas) ou não —, as populações rendem-se de novo à seleção de estabilização, os fenótipos fixam-se e a taxa de especiação deprime. A seleção natural, portanto, nem sempre é um agente de mudança morfológica visível; muitas vezes atua como um travão à mudança.

Os períodos de estase evolutiva constituem, paradoxalmente, fases de acumulação de **variação genética críptica** (escondida; *cryptic genetic variation*). Esta acumulação é essencial para que as populações — e, implicitamente, as espécies — possam enfrentar futuras e inevitáveis desestabilizações do *habitat*, a consequente desorganização dos nichos ecológicos e a evolução direcional que invariavelmente se lhes segue. Esta aparente contradição exige clarificação.

Como referido anteriormente, a seleção direcional «escolhe» positivamente os alelos adaptativos e expurga os restantes, erodindo a diversidade genética. Este efeito é severamente agravado pelo facto de os períodos de convulsão evolutiva reduzirem frequentemente a dimensão das populações (*bottlenecks* populacionais). Estes estrangulamentos demográficos aceleram os efeitos da seleção (através da exposição de alelos recessivos resultantes do aumento da homozigotia) e sujeitam as populações a pesadas perdas adicionais por deriva genética (Kirkpatrick & Jarne, 2000).

A acumulação silenciosa de diversidade durante a estase evolutiva só é possível porque a seleção de estabilização atua unicamente sobre o fenótipo visível, sendo «cega» à variação genética subjacente que não altera a média populacional. Deste modo, através da mutação contínua e do fluxo génico (migração), novos alelos entram ininterruptamente na população. Dada a grande dimensão demográfica típica das populações estabilizadas, estes novos alelos escapam à deriva genética e ficam abrigados pela heterozigotia, estado em que os alelos recessivos permanecem fenotipicamente invisíveis à seleção natural.

Consequentemente, as populações conseguem acumular vastas reservas de variação genética críptica. É exatamente este imenso reservatório silencioso que servirá de matéria-prima biológica basilar quando uma alteração drástica no ambiente impuser novas pressões de seleção direcional (Paaby & Rockman, 2014).

Geografia da especiação: modos alopátrico, parapátrico e simpátrico

Tradicionalmente, a especiação é classificada numa base geográfica em três modos de especiação (*speciation modes*): especiação alopátrica, parapátrica e simpátrica. A **especiação alopátrica** (= especiação geográfica; *allopatric speciation, geographic speciation*) desenrola-se em completo isolamento espacial e, implicitamente, reprodutivo (Figura 26). Na ausência de fluxo génico, o genoma das populações alopátricas diverge (aumenta a dissemelhança genética) por seleção

natural divergente, complementada, ou não, por deriva genética. Com o tempo, populações inicialmente coespecíficas e geneticamente coesas divergem na ecologia, biologia reprodutiva, morfologia e fisiologia. Por fim, esta divergência é suficiente para as isolar reprodutivamente, concretizando-se a especiação. A causa e a força das barreiras reprodutivas, como se verá, são muito variáveis. As trocas genéticas por migração, pelo contrário, tendem a impedir a divergência genética e, conseqüentemente, a especiação, pela homogeneização da variação genética entre populações.

Se o isolamento geográfico for significativo, mas não completo, ocorrendo uma zona de contacto entre populações contíguas, fala-se em **especiação parapátrica** (*parapatric speciation*). Por outro lado, em ambientes seletivos muito particulares (e.g., afloramentos rochosos com metais pesados ou dunas litorais), a especiação pode ocorrer sem qualquer isolamento espacial prévio. Este terceiro modo é conhecido por **especiação simpátrica** (*sympatric speciation*; Figura 26). Neste cenário, a seleção é forte o suficiente — seleção disruptiva — para que uma distribuição unimodal dos genótipos se converta progressivamente numa distribuição bimodal (Figura 22), desembocando no isolamento reprodutivo de duas espécies: a espécie parental e a espécie nascente. A especiação simpátrica caracteriza-se, então, pela evolução de barreiras às trocas genéticas entre populações em consequência de seleção disruptiva de base ecológica, sendo um tipo extremo de especiação ecológica (Rundle & Nosil, 2005). As especiações alopátrica e parapátrica geralmente têm também um forte cariz ecológico, uma vez que as condições do ambiente seletivo raramente se repetem no espaço e no tempo.

Espécies genética e morfologicamente próximas ocupam, tendencialmente, áreas geográficas distintas: esta constatação é uma evidência poderosa de que a especiação alopátrica é o modo de especiação dominante nos seres vivos (Barracough, 2014). Experiências realizadas em laboratório demonstram que a adaptação de populações de uma espécie a diferentes ambientes pode gerar isolamento reprodutivo, tanto em alopatria como em simpatria (Rice & Hostert, 1993). A evidência empírica mostra, porém, que a especiação em cenários de parapatria, sob seleção (ecológica) divergente e com um fluxo génico limitado face às populações parentais, é, à semelhança da especiação alopátrica, frequente nas plantas (Baack *et al.*, 2015).

A especiação simpátrica é um tema muito debatido e controverso na biologia evolutiva, porque, à exceção da poliploidia (especiação instantânea), não são totalmente claros os mecanismos que induzem e sustentam o isolamento reprodutivo inicial de populações sujeitas a seleção disruptiva e em contacto total com as populações parentais. Embora a especiação simpátrica seja suportada pela teoria e por alguns estudos empíricos (Bolnick & Fitzpatrick, 2007; Dieckmann & Doebeli, 1999), admite-se hoje que, sendo um fenómeno real, constitui a exceção e é comparativamente infrequente (Harrison, 2014).

Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica

O estudo clássico de Davies e Snaydon (1976) serve de excelente introdução à diferenciação ecotípica em condições simpátricas (*v.i.*) e ao funcionamento do reforço da especiação através do desenvolvimento de barreiras reprodutivas — um tema complexo que será retomado mais adiante. Davies e Snaydon compararam as plantas de *Anthoxanthum odoratum*, uma gramínea comum nos prados europeus, provenientes de um dos mais antigos ensaios de fertilização do mundo (o *Park Grass Experiment*, no Reino Unido) com plantas da mesma espécie oriundas de talhões não fertilizados.

Cento e doze anos de fertilização foram suficientes para que as plantas de *A. odoratum* desenvolvessem características morfológicas adaptativas peculiares e barreiras reprodutivas (ainda que imperfeitas) face aos indivíduos selvagens (dos talhões não fertilizados). Estes autores constataram que os indivíduos adaptados aos solos fertilizados — indivíduos eutrófilos — não só produziam mais biomassa, como também tendiam a florir mais cedo e, conseqüentemente, a cruzar-se entre si. Quando, como neste exemplo, os indivíduos de uma população não se cruzam ao acaso, diz-se que ocorre um **cruzamento preferencial** (*assortative mating*). Com simples ensaios de transplantação, provou-se que os indivíduos eutrófilos eram mais competitivos do que os indivíduos selvagens nos solos fertilizados, e vice-versa: as diferenças de fenótipo tinham uma base genética inequívoca.

A divergência genética e fenotípica dos indivíduos eutrófilos face aos indivíduos selvagens indicia que: i) a pressão de seleção induzida pela fertilização do solo foi suficiente para selecionar positivamente características adaptativas persistentes em condições de simpatria; ii) a divergência fenotípica foi reforçada por um mecanismo de isolamento reprodutivo (floração diferenciada no tempo).

Mas como podem, no seio de uma população em que os indivíduos se cruzam entre si ao acaso, diferenciar-se e persistir no tempo populações com um fenótipo/genótipo distinto? O mecanismo da diferenciação ecotípica dos *A. odoratum* no *Park Grass Experiment* foi, provavelmente, o seguinte: os indivíduos que, fruto do acaso, transportavam (ou adquiriram por mutação) adaptações a solos férteis cresciam mais, eram mais competitivos e tinham mais descendência neste habitat do que os indivíduos selvagens — ou os híbridos entre o fenótipo selvagem e o fenótipo eutrófilo. Por outro lado, as plântulas dos indivíduos eutrófilos não conseguiam competir com as dos indivíduos selvagens nos solos pobres.

Como os indivíduos que partilham o mesmo *habitat* estão fisicamente próximos, tendem a cruzar-se entre si. O cruzamento preferencial é uma consequência direta do desenvolvimento de adaptações que impõem aos indivíduos preferências rigorosas de *habitat*. Os indivíduos eutrófilos que, entretanto, adquiriram a capacidade de florir mais cedo, evitavam o pólen dos indivíduos selvagens e ganhavam uma vantagem evolutiva crucial: deixavam de desperdiçar recursos vitais com híbridos mal-adaptados e garantiam uma descendência acrescida nas gerações seguintes. A seleção natural direcional encarregou-se de promover o fenótipo eutrófilo de "floração antecipada", de maior *fitness* (valor adaptativo), que rapidamente se tornou dominante. O desenvolvimento destas barreiras reprodutivas entre a população eutrófila e a população selvagem acelerou ainda mais a diferenciação fenotípica e genética entre ambas.

Este estudo e outros similares — por exemplo, com populações de *Agrostis capillaris* e de *Anthoxanthum odoratum* adaptadas aos escombros tóxicos de minas de cobre e zinco (Antonovics & Bradshaw, 1970) — descrevem de forma irrepreensível o processo de **diferenciação ecotípica** (*ecotypic differentiation*) de populações simpátricas sujeitas a seleção disruptiva.

Se a diferenciação ecotípica é, como se viu, frequente em simpatria, então é-o muito mais ainda em alopatria. Os trabalhos pioneiros do botânico sueco Göte Turesson (1892-1970) e dos seus continuadores mostraram, logo na primeira metade do século XX, que a diferenciação de ecótipos está generalizada na natureza. É uma resposta comum das populações de plantas a ambientes heterogéneos, podendo expressar-se em gradientes de poucos metros (como no *Park Grass Experiment*; outro exemplo na Figura 27) ou ao longo de dezenas a milhares de quilómetros (na adaptação a gradientes altitudinais e latitudinais). As plantas «percecionam» e adaptam-se (via seleção natural) à heterogeneidade ambiental local com um detalhe que frequentemente desafia as capacidades analíticas à disposição da biologia e da ecologia.

A diferenciação de ecótipos — quer em alopatria, quer em parapatria ou simpatria (*v.i.*) — pode, ou não, culminar num efetivo isolamento reprodutivo e na diferenciação de novas espécies (Krukkeberg, 1986). Este é o passo mais crítico e menos compreendido do processo de especiação. Tanto as experiências de transplantação no campo (com pares de populações ou espécies de divergência recente), como diversas experiências realizadas em laboratório, provam que o isolamento reprodutivo e a **especiação ecológica** podem evoluir como meros subprodutos colaterais da adaptação a diferentes ambientes seletivos, tanto em alopatria como em simpatria (Rice & Hostert, 1993). A seleção divergente de base ecológica desempenha, então, um papel determinante na cladogénese; a diferenciação ecotípica precede frequentemente a especiação; e a especiação ecológica é ubíqua e generalizada na natureza (Krukkeberg, 1986; Mallet, 2008).

Especiação estocástica (ou não ecológica)

A especiação diz-se **estocástica** ou **não ecológica** quando a **deriva genética** — um mecanismo estocástico de mudança evolutiva — suplanta a seleção divergente no controlo do processo de especiação. Na origem da deriva genética podem estar eventos de efeito fundador ou *bottlenecks* populacionais (*v.* «Deriva genética»). A base teórica que sustenta a força do acaso na evolução radica na chamada **Teoria Neutralista** do geneticista japonês Motoo Kimura (1924-1994). Sem entrar em grandes detalhes, Kimura mostrou de forma convincente que a evolução ao nível molecular é impulsionada pela deriva genética de mutações seletivamente neutras (Futuyma, 2005). O grande debate (propositadamente omitido) reside, porém, em saber até que ponto este ruído molecular devido ao acaso (estocástico) se propaga a níveis superiores de complexidade biológica e se traduz em divergência fenotípica e ecológica e, em última instância, em isolamento reprodutivo (especiação).

Nesta senda teórica, foi, então, proposto que a deriva genética promove diretamente o isolamento reprodutivo e a diferenciação de novas espécies. Existem vários exemplos que sustentam esta

hipótese: o efeito fundador é um mecanismo plausível por detrás da diferenciação de endemismos insulares a partir de migrações continentais, como se crê ser o caso dos tentilhões-de-darwin (v. «Teoria da evolução de Darwin»). Adicionalmente, a estrita similaridade do nicho ecológico entre espécies alopátricas evolutivamente próximas não pode ser explicada apenas pela especiação ecológica (Wiens, 2004). Sabe-se que as populações marginais, geograficamente distantes do centro de distribuição da espécie, estão sujeitas a grandes flutuações populacionais (*bottleneck*) e a processos contínuos de extinção local e recolonização (efeito fundador), evidenciando uma enorme propensão para especiar.

Na última década, os estudos de genómica populacional moderaram o entusiasmo inicial pela aproximação neutralista à evolução, demonstrando que a seleção natural desempenha um papel profundo e disseminado na modelação da variação ao nível do genoma (Kern & Hahn, 2018). Por outro lado, a evidência empírica simplesmente não suporta uma subalternização da especiação ecológica frente à divergência e à especiação estocásticas (Harrison, 2014). Como se demonstrou anteriormente, basta uma pressão seletiva muito ligeira para que ocorra divergência ecológica (*i.e.*, especialização ecológica). Alguns autores chegam mesmo ao ponto de declarar que todos os modelos plausíveis de especiação envolvem necessariamente processos ecológicos (Sobel *et al.* cit. em Ostevik *et al.*, 2012). A seleção natural atua como o motor determinante da especiação, tal como Darwin havia previsto; a deriva genética e outros fenómenos puramente estocásticos — como a mutação *per se* — assumem uma importância secundária neste fenómeno à escala macroevolutiva (Schluter, 2009).

Genericamente, aceita-se que a especiação alopátrica induzida pela adaptação a condições ecológicas locais é o modo largamente dominante na evolução dos seres sexuais alogâmicos (Coyne & Orr, 1998; Schemske, 2010).

Poliploidia. Especiação rápida

Nas plantas, o corpo do esporófito possui, tipicamente, $2n$ cromossomas, enquanto o do gametófito possui n cromossomas. Os botânicos distinguem o número de cromossomas do gametófito (n) do número básico de cromossomas do *taxon* (x), em que n não é obrigatoriamente igual a x (van Dijk, 2009). Basta opor dois organismos, um diploide e outro tetraploide, para perceber o seu significado: $n = x$ nos organismos diploides ($2n = 2x$), mas $n = 2x$ nas plantas tetraploides ($2n = 4x$).

Uma célula ou espécie é poliploide se possuir mais de dois conjuntos completos de cromossomas homólogos. A **poliploidia** envolve, através de mecanismos citogenéticos raros — *e.g.*, a não disjunção dos cromossomas homólogos durante a anáfase I da meiose —, a formação e subsequente singamia de gâmetas não reduzidos diploides ($2x$). A singamia de um gâmeto haploide (x) com um gâmeto diploide ($2x$) origina um indivíduo triploide ($3x$); por sua vez, os indivíduos tetraploides ($4x$) formam-se pela fusão de dois gâmetas diploides ($2x$). A poliploidia acarreta, quase sempre, uma duplicação total do genoma (passando de $2x$ para $4x$), uma vez que, por norma, os indivíduos triploides apresentam uma baixa *fitness* ou são totalmente estéreis devido ao emparelhamento anómalo na meiose. As barreiras levantadas pela triploidia podem,

contudo, ser temporariamente contornadas através da reprodução assexuada (na agricultura moderna, a esterilidade de híbridos triploides é explorada propositalmente para produzir frutos sem sementes, como a banana ou a melancia).

A **alopoliploidia**, ao invés da **autopoliploidia**, envolve mais do que uma espécie: inicia-se com um evento de hibridação interespecífica, seguido de uma duplicação (por mecanismos diversos) do número de cromossomas. O trigo-mole (*Triticum aestivum*) e o trigo-espelta (*T. spelta*) — o primeiro de semente nua e o segundo de semente vestida — são dois dos aloploidos mais bem documentados na literatura (Figura 28). O trigo-mole, por exemplo, é um alohexaploide (resultado da fusão de três genomas de gramíneas ancestrais diferentes), ilustrando bem a diferença genómica: o seu número básico é $x = 7$, logo possui $2n = 6x = 42$ cromossomas, o que significa que os seus gâmetas transportam $n = 21$ cromossomas. Eventos recorrentes de poliploidia geram vários níveis de ploidia (e.g., hexaploidia [$6x$], octaploidia [$8x$]). Em muitos géneros de gramíneas, encontram-se autênticas séries poliploides, tendo por ponto de partida um número básico de cromossomas variável (e.g., $x = 7, 8, 9$ ou 10) (Keeler, 1998).

Fenotipicamente, os poliploides tendem a possuir células, órgãos e sementes maiores. Evidenciam maior vigor vegetativo, resistência acrescida a doenças e uma superior capacidade de suportar o stress e colonizar habitats marginais, comparativamente aos seus ancestrais diploides (Brochmann et al., 2004; Van de Peer et al., 2017). A poliploidia é particularmente ubíqua nas plantas cultivadas, e a sua indução laboratorial é uma técnica corrente e valiosa no melhoramento de plantas (Sattler et al., 2016). Em condições naturais, é um fenómeno mais frequente nas regiões frias (e.g., tundra e taiga) e nas plantas de ecossistemas ciclicamente perturbados pelo fogo (e.g., savanas) (Glennon et al., 2024).

Os poliploides alpinos e árticos são colonizadores eficientes de áreas perturbadas pelo gelo. Frequentemente, são autoférteis ou propagam-se vegetativamente, o que lhes permite superar a escassez de polinizadores. A poliploidia pode, por outro lado, sustentar os efeitos deletérios da autogamia. Nestas condições ecológicas, a poliploidia, assim como a hibridação, funciona como mecanismo rápido de diversificação genética, permitindo que as espécies se adaptem às rápidas mudanças ambientais que ocorreram durante o Pleistoceno e que persistem até ao presente (ciclos glaciares e interglaciares) (Brochmann et al., 2004).

É importante notar que a poliploidia também surge espontaneamente nas células de tecidos não envolvidos na reprodução sexuada (mantendo-se, nestes casos, o grau de ploidia original dos gâmetas). Esta **poliploidia** somática (endopoliploidia) é extremamente comum na natureza: ocorre nas raízes, caules, folhas e flores, existindo casos em que atinge mais de 70% das células somáticas do indivíduo (Bennett, 2004). Pode, eventualmente, ser fixada por multiplicação vegetativa e cultura de células *in vitro*.

A **espeiação por poliploidia** (admitida como o tipo mais frequente de espeiação rápida) é geralmente simpátrica e desenrola-se numa única geração (autopoliploidia) ou em duas gerações (alopoliploidia). É um mecanismo evolutivo muito comum nas plantas e raro nos animais: estima-se que 15% dos eventos de espeiação das angiospérmicas procedam de fenómenos de poliploidia (Wood et al., 2009). Cerca de 25% das plantas vasculares são poliploides recentes, existindo uma proporção quase equivalente de autopoliploides e de aloploidos na natureza (Barker et al.,

2015). Em contraste, a poliploidia é excepcionalmente rara nas gimnospérmicas (Ahuja, 2005). Entre as plantas com flor, é um fenómeno mais recorrente nas herbáceas do que nas espécies lenhosas (Chen et al., 2014) e muito mais prevalente nas espécies apomíticas do que nas estritamente sexuadas (Estep et al., 2014). A fácil poliploidização é, certamente, mais uma entre muitas causas do sucesso evolutivo das angiospérmicas (Soltis et al., 2009).

A evidência fóssil e molecular demonstra que a seleção natural favoreceu a retenção de linhagens poliploides em momentos de intenso stress ambiental ou alterações climáticas globais, facto que atesta o seu elevadíssimo potencial adaptativo (Van de Peer et al., 2017). Aliás, a poliploidia (sobretudo a autopoliploidia) está intrinsecamente correlacionada com os maiores eventos de radiação adaptativa (*v.i.*) nas plantas e com a própria origem evolutiva das ordens e principais famílias de plantas terrestres (*v. Estep et al., 2014*). Do ponto de vista genómico, a poliploidia gera cópias adicionais (redundantes) de genes que, libertos da pressão seletiva, podem mutar livremente e adquirir novas funções evolutivas, ou reescrever as redes de regulação genética, enquanto uma das cópias mantém assegurada a função original. Por exemplo, a duplicação de um gene específico nas Tropaeolaceae facilitou a evolução *de novo* de nectários florais (Martínez-Salazar et al., 2023). Através deste mecanismo de redundância, a poliploidia produz variação genética massiva e útil para enfrentar a mudança, catalisando em seguida a diversificação e a especiação.

Mecanismos de isolamento reprodutivo

Referiu-se, mais do que uma vez, que a especiação é entendida como a evolução do isolamento reprodutivo em populações previamente interférteis. A especiação, para acontecer em pleno, depende da confluência de barreiras reprodutivas que impeçam a dissolução das espécies emergentes no seio da (ou das) espécies parentais. O risco de dissolução é real, inclusive na especiação por poliploidia, caso a nova entidade poliploide não disponha de barreiras reprodutivas eficazes que evitem a hibridação (retrocruzamento) com indivíduos das espécies que lhe deram origem.

Nas plantas com flor, as barreiras reprodutivas atuam em diferentes etapas do ciclo biológico. Reconhecem-se dois grandes grupos clássicos de mecanismos: as barreiras pré-zigóticas (*prezygotic barriers*, que impedem a fecundação e a formação do zigoto) e as barreiras pós-zigóticas (*postzygotic barriers*, que atuam após o encontro dos gâmetas, afetando a viabilidade ou fertilidade do híbrido). Devido à biologia específica das angiospérmicas, as barreiras pré-zigóticas são frequentemente subdivididas em dois tipos fisiológicos: i) anteriores à polinização (barreiras espaciais, ecológicas, temporais e florais/mecânicas) e ii) posteriores à polinização (mas anteriores à fecundação, como a incompatibilidade do tubo polínico no estilete). Os principais tipos de **mecanismos de isolamento reprodutivo** (*reproductive isolating mechanisms* ou *isolating barriers*) estão resumidos no Quadro 2.

Quadro 2. Mecanismos de isolamento reprodutivo nas plantas com semente

Categoria	Mecanismo	Descrição
-----------	-----------	-----------

Anteriores à polinização	Isolamento espacial	Localização desfasada no espaço, ainda que a espécie parental e a espécie emergente possam viver em <i>habitats</i> distintos relativamente próximos.
	Isolamento temporal (<i>isolamento fenológico</i>)	Os períodos de floração da espécie parental e da espécie emergente estão desfasados no tempo.
	Isolamento floral	Dois tipos: <ul style="list-style-type: none"> • Isolamento mecânico: diferenças morfológicas no aparelho reprodutor suficientes para impedir a partilha de polinizadores animais. • Isolamento etológico: baseia-se na capacidade de os polinizadores diferenciarem sinais florais de diferentes espécies (e.g., marcas no perianto) e na tendência para concentrarem a sua atividade numa única fonte de alimento, mesmo que outras fontes (espécies) adequadas estejam disponíveis (v. volume I).
Posteriores à polinização	Isolamento pré-zigótico (<i>tipos mais frequentes</i>)	<ul style="list-style-type: none"> • Autopolinização: a transferência de pólen entre flores ou no interior de uma flor de um mesmo indivíduo, por efeito de mecanismos vários (e.g., cleistogamia), impede a dissolução da espécie emergente na espécie parental. • Incompatibilidade gamética: inclui-se neste mecanismo o não reconhecimento do pólen da espécie parental pelos estigmas e estiletos das plantas da espécie emergente. • Inviabilidade dos migrantes: os indivíduos migrantes entre populações não conseguem reproduzir-se (produzir pólen e primórdios férteis) porque não estão adaptados a <i>habitats</i> não nativos.

	<p>Isolamento pós-zigótico (<i>tipos mais frequentes</i>)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Esterilidade dos híbridos: os híbridos são incapazes de produzir gâmetas funcionais. • Inviabilidade dos híbridos: os híbridos entre a espécie emergente e a espécie parental não atingem a idade reprodutiva, morrendo geralmente sob a forma de zigoto ou num estágio embrionário precoce. • Barreiras extrínsecas: neste caso, a desvantagem dos híbridos deve-se ao facto de terem uma ecologia intermédia, o que os torna pouco competitivos face aos indivíduos das populações parentais.
--	--	--

O isolamento reprodutivo durante o processo de especiação das plantas com flor deve-se, geralmente, à concorrência de mais do que um dos mecanismos referidos no Quadro 2 (Widmer *et al.*, 2009). As barreiras reprodutivas anteriores à polinização e as barreiras pré-zigóticas serão as principais formas de isolamento reprodutivo nas primeiras etapas da especiação (Lowry *et al.*, 2008). Admite-se que o **isolamento ecogeográfico** — *i.e.*, o isolamento espacial total (alopatria) ou parcial (parapatria) resultante da adaptação a diferentes *habitats* de distinta distribuição geográfica — seja a barreira reprodutiva mais comum (Sobel & Chen, 2014), por três razões principais, direta ou indiretamente já aludidas neste texto:

- i) os *habitats* das plantas dispõem-se espacial e temporalmente de forma descontínua (*e.g.*, florestas, zonas húmidas, afloramentos de rochas ultrabásicas);
- ii) espécies próximas têm, geralmente, uma distribuição não coincidente;
- iii) espécies próximas exibem, geralmente, ecologias distintas (a especiação é um processo eminentemente ecológico);
- iv) as plantas são organismos sésseis cuja dispersão efetiva (de pólen e sementes) é tipicamente restrita a curtas distâncias, o que amplifica a eficácia do isolamento espacial e ecológico.

A contribuição de outros mecanismos de isolamento reprodutivo pode ser: i) acidental, por exemplo em consequência de um evento de poliploidia, ou ii) um produto da seleção natural. A última opção tem de ser um pouco mais aprofundada, até porque a especiação parapátrica foi anteriormente enfatizada.

A seleção natural favorece a evolução de mecanismos de isolamento reprodutivo (geneticamente controlados) quando duas populações em vias de especiação estão, ou de algum modo entram, em contacto, e o *fitness* dos híbridos é inferior ao *fitness* das espécies parentais (*i.e.*, existe uma **desvantagem dos híbridos**, *hybrid disadvantage*). No caso da especiação parapátrica, nas zonas de contacto — ainda que se possam diferenciar territórios mais ou menos extensos ocupados por enxames de híbridos, as chamadas **zonas de híbridos** (*hybrid zones*) —, as desvantagens dos híbridos deprimem as trocas génicas interespecíficas e promovem a segregação da espécie nascente face à espécie parental.

Propõe-se, neste momento, que o leitor recorde a argumentação explicitada no ponto «Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica». Os indivíduos com mecanismos eficientes de isolamento reprodutivo são positivamente selecionados porque deixam mais descendentes saudáveis e de elevada *fitness* do que os indivíduos reprodutivamente não isolados. A evolução favorece os indivíduos que não desperdiçam gâmetas numa descendência híbrida de fraca qualidade. Este **reforço da especiação** (*reinforcement*) pode atuar no isolamento temporal, no isolamento mecânico ou envolver algum tipo de incompatibilidade gamética. A relevância do *reinforcement* é suportada por estudos teóricos e empíricos, mas a sua extensão e importância relativa global continuam a ser ativamente investigadas e debatidas (Baack *et al.*, 2015; Hopkins, 2013).

A especiação em seres assexuais

A assexualidade em plantas (apomixia ou propagação vegetativa) é uma forma rápida de fixar combinações genéticas vantajosas e de escapar aos tremendos custos metabólicos da reprodução sexuada. Em contrapartida, como prediz a teoria evolutiva, a perda do sexo reduz drasticamente a geração de nova variação genética, aumenta a taxa de acumulação de mutações deletérias irreversíveis e dificulta a fixação de mutações vantajosas em *loci* múltiplos (Futuyma, 2005b). Em suma, os organismos assexuais enfrentam maiores taxas de extinção e menores taxas de especiação a longo prazo do que os organismos sexuais — à escala do tempo geológico profundo, a assexualidade estrita é quase sempre um "beco sem saída" evolutivo (Debortoli *et al.*, 2016). É por esta razão que a esmagadora maioria das espécies assexuais de plantas atuais evoluiu, recentemente, de linhagens sexuadas (v. «Uma explicação evolutiva da sexualidade»).

Apesar disto, impõem-se duas importantes questões: as plantas assexuais evoluem? E especiam? Num clone assexual, todos os indivíduos recém-formados são inicialmente idênticos. Contudo, a contínua e inevitável acumulação de mutações somáticas ao longo das gerações acaba por os diferenciar, criando a base genética mínima sobre a qual a seleção natural pode atuar. Estudos empíricos demonstram que as "espécies" assexuadas tendem a fragmentar-se em grupos morfológicamente homogêneos, mas geneticamente diferenciados. Estes são constituídos por linhagens que evoluem em paralelo e são geneticamente "afinadas" pela seleção imposta por ambientes similares (Barraclough, 2014). Estes grupos geneticamente coesos são, por norma, também fenotipicamente consistentes (Birky Jr. & Barraclough, 2009).

Portanto, a assexualidade não impede por completo a diversificação ecológica em unidades discretas (equivalentes às espécies formadas nas linhagens sexuadas). A assexualidade não elimina a adaptação nem a especiação, mas atrasa-as de forma quase irremediável. O *conceito evolutivo de espécie* é, talvez, o quadro teórico mais adequado e abrangente para lidar com as plantas assexuadas, como se depreende claramente da formulação de Stebbins (v. «Conceito de espécie»).

Ponto da situação

O «Ponto da Situação» redigido na edição de 2021 precisa de ser atualizado porque a biologia da evolução foi, entretanto, «invadida» pela genómica populacional — uma área científica cujo impacto e ramificações o autor reconhece não estar habilitado nem ter tempo para compreender na sua totalidade. (E estou em crer que a genómica populacional atual, com os seus algoritmos de bioinformática e *terabytes* de dados, por vezes nos afasta da intuição biológica pura, aquela que emerge do cruzamento da leitura teórica com a observação atenta da planta no seu *habitat*).

A genómica populacional trouxe um nível de resolução extraordinário, através de uma descida a pique ao pormenor do genoma e da sua posterior conexão com o processo de especiação à escala da população. E, se é facto que a conexão entre diferentes níveis de complexidade é um motor-chave de progresso em todas as ciências — e muito em particular na biologia e na ecologia —, não é menos verdade que este manancial de dados e algoritmos nos deixa, frequentemente, uma natural perplexidade conceptual (e mental).

Ainda assim, se é que é possível escrever um ponto da situação definitivo em torno da especiação, um bom começo passaria pela constatação de que o modelo clássico da biologia evolutiva se mantém robusto ao corroborar que este processo:

- É, na essência, um processo populacional e ecológico impulsionado pela seleção divergente parapátrica ou alopátrica (frequentemente coadjuvada pela deriva genética), ocorrendo à medida que as populações se adaptam a ambientes distintos e passam a ocupar diferentes nichos ecológicos (eventualmente criados pela evolução de outras espécies);
- Depende da evolução do isolamento reprodutivo para prevenir a dissolução genética total entre populações divergentes;
- Concretiza-se, muitas vezes, com esse isolamento a surgir inicialmente como um subproduto genético indireto da adaptação divergente (Svensson, 2012), podendo ser posteriormente reforçado de forma ativa pela seleção natural (*reinforcement*).

Os modelos de genómica populacional modernos revelam, contudo, uma realidade muito mais fluida e complexa do que as formulações clássicas sugeriam. Focando a análise apenas na especiação híbrida e na introgressão adaptativa, sabe-se hoje que o fluxo génico ocasional entre diferentes espécies ou populações geneticamente muito divergentes não é apenas uma força destrutiva (no sentido em que dilui a divergência genética). A transferência seletivamente vantajosa de genes por hibridação (**introgressão adaptativa** ou, simplesmente, **introgressão**), bem como a **especiação híbrida**, atuam como poderosas forças criativas na natureza. No primeiro caso, os híbridos cruzam-se repetidamente de volta com uma das espécies parentais (retrocruzamento; *backcrossing*); na especiação híbrida, diferencia-se uma nova espécie reprodutivamente isolada das parentais. A entrada de novos genes/alelos por introgressão pode, eventualmente, por si só espoletar ou acelerar o processo de especiação (Abbott et al., 2013; Taylor & Larson, 2019). A hibridação fornece matéria-prima genética e facilita a rápida colonização de novos nichos (Marques et al., 2019).

Este fenómeno de permeabilidade de fronteiras genéticas e inovação está patente, por exemplo, na complexa teia evolutiva do género *Armeria* (Plumbaginaceae) e em muitos outros complexos de espécies como nos *Quercus* (Fagaceae) (Nieto Feliner & Fuentes Aguilar, 1998; Villa-Machío et al.,

2024). Mas, muito antes do influxo da genómica populacional, na prática diária da florística e da taxonomia, mais como hipótese do que como «certeza científica», já se dizia que um indivíduo ou população da espécie A tem uma introgressão da espécie B quando, putativamente, evidencia alguns caracteres morfológicos da segunda. Por exemplo, argumenta-se que algumas populações transmontanas de baixa altitude de *Quercus pyrenaica*, por apresentarem a página superior da folha brilhante, resultam de uma introgressão de *Q. faginea*. Os exemplos com o género *Armeria* são praticamente inesgotáveis.

A especiação deve, portanto, ser vista como um contínuo evolutivo dinâmico (Stankowski & Ravinet, 2021) — uma ideia previamente acomodada no capítulo sobre o Conceito de Espécie. A seleção desempenha um papel central e a especiação é, geralmente, um prolongamento da adaptação (Phillimore, 2014), mas a hibridação baralha frequentemente as «cartas» genéticas.

Deste imenso modelo ecológico-evolutivo descrito nas secções anteriores retira-se um corolário fundamental: a reconfiguração extrema do ambiente seletivo (induzida por catástrofes, orogenia ou alterações climáticas globais) acelera dramaticamente a taxa de especiação na biosfera, quer por divergência, quer por introgressão/especiação híbrida. Em contrapartida, a estabilidade ambiental prolongada tem um efeito depressor e conservador (Benton, 2009; Hagen *et al.*, 2019). Esta temática essencial do processo evolutivo é explorada de seguida.

4. Gradualismo filético v. equilíbrio pontuado

Génese da ideia de equilíbrio pontuado

O **gradualismo filético** (*phyletic gradualism*) postula que a especiação é um processo lento durante o qual uma população acumula alterações genéticas de forma gradual, contínua e mais ou menos constante, que culminam no isolamento reprodutivo face às restantes populações da espécie-mãe (ancestral). Teoricamente, o gradualismo implica taxas de especiação relativamente constantes ao longo do tempo (Gingerich, 2019). Darwin e os proponentes da Teoria Sintética da Evolução eram gradualistas.

O registo fóssil conta, no entanto, uma história muito diferente (Figura 29). Períodos de intensa alteração das taxas de mudança evolutiva e de especiação alternam com longos intervalos de prolongada **estase evolutiva**, caracterizados por baixas taxas de especiação e por uma lenta alteração do fenótipo dos seres vivos e da composição das biocenoses. Os fósseis mostram ainda que uma espécie recém-diferenciada, ocupando um nicho ecológico estável, pode subsistir incólume durante centenas de milhares de gerações. O *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoidae) pouco difere dos seus ancestrais congénéricos do Jurássico, com mais de 150 Ma: é um autêntico **fóssil vivo** (Zhou & Zheng, 2003).

No início da década de 1970 (mais concretamente em 1972), os biólogos estadunidenses Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge (1943-2015) propuseram a **teoria do equilíbrio pontuado** (*punctuated equilibrium*) para acomodar as observações paleontológicas na biologia evolutiva (Gould & Eldredge, 1977) (Figura 29). De acordo com estes autores, as populações muito grandes em *habitats* homogéneos e em períodos de grande estabilidade climática e geológica encontram-se, geralmente, em estase evolutiva. Sob estas condições, a seleção natural é uma força conservativa: a sua ação dirige-se mais à manutenção da integridade das espécies do que à sua mudança, sobrepondo-se a seleção de estabilização às seleções direcional e divergente (v. «Modos de seleção natural»). A mudança acelera abruptamente quando algo desestabiliza o *status quo* no arranjo dos nichos ecológicos — e as suprarreferidas comunidades evolutivamente estáveis desarticulam-se.

Os organismos mudam (evoluem) quando o ambiente físico e biológico que os envolve muda; caso contrário, a estase evolutiva é o padrão. Aqui reside a explicação da descoberta de comunidades abissais de microrganismos em estase evolutiva há mais de 2.000 Ma (Schopf *et al.*, 2015). A mudança evolutiva, aparentemente, faz-se mais pela substituição das espécies-mãe por espécies-filhas (cladogénese) do que pela mudança lenta das características das espécies-mãe (anagénesse)

(Figura 21).

No entanto, é crucial ter presente que as análises dos processos de especiação à escala geológica comprimem a evolução no tempo, criando a ilusão de que ela é saltacional. Embora as **taxas de especiação** (diferenciação de novas espécies por unidade de tempo; *speciation rate*) e de **mudança evolutiva** (acumulação de novos caracteres por unidade de tempo; *evolutionary change rate*) variem enormemente ao longo da história da Terra (Figura 29), os processos genéticos subjacentes são sempre graduais (geração a geração). A evolução é, simultaneamente, gradual à escala demográfica e, ocasionalmente, pontuada à escala geológica (Kellogg, 2000, *cit. in* Kutschera & Niklas, 2004). «[...] a estase e a descontinuidade são uma expressão da forma como a evolução funciona quando remetida para o tempo geológico» (Gould & Eldredge, 1993).

Embora o equilíbrio pontuado tenha sido recebido nas décadas de 1970 e 1980 com uma forte barreira de críticas e intenso escrutínio, o contencioso arrefeceu consideravelmente. Hoje, a biologia evolutiva reconhece que o gradualismo estrito e o modelo pontuado não são teorias mutuamente exclusivas, mas sim os extremos naturais de um contínuo temporal evolutivo. O suporte empírico para a predominância da estase e para as variações nas taxas de evolução é inquestionável, estando a visão de Gould e Eldredge atualmente integrada na macroevolução moderna (Pennell *et al.*, 2014). Sabe-se agora que a aparente «inércia» morfológica do registo fóssil não é um artefacto, mas o reflexo dinâmico de longos períodos de seleção de estabilização, pontuados por rápidos reajustes adaptativos quando os ambientes se fraturam e a seleção divergente de índole ecológica ganha preponderância.

Fósseis de transição

Como se referiu no início deste capítulo, Darwin explicou as descontinuidades morfológicas dos *taxa* atuais de categoria superior à espécie com a extinção gradual de formas intermédias. Darwin compreendeu, também, que os fósseis são os «elos perdidos» deste longo historial de extinções e, por isso, indispensáveis para reconstruir as relações de parentesco (filogenéticas) entre os organismos atuais. Previu, aliás, que mais fósseis com características morfológicas de transição seriam encontrados com o avanço da paleontologia. Mas por que razão o registo fóssil é tão fragmentário? Por que são tão raros os fósseis de morfologia intermédia entre organismos evolutivamente relacionados (**fósseis de transição**; *transitional fossils*)?

Três causas principais explicam o severo enviesamento da informação fóssil nas plantas (e nos animais):

- A história evolutiva de um clado tem geralmente início em pequenas populações periféricas, de distribuição geográfica muito localizada (um cenário clássico de especiação peripátrica). As inovações evolutivas podem suceder-se e acumular-se nestes pequenos isolados durante longos períodos sem um impacto demográfico significativo que favoreça a preservação.
- As populações dos cladogramas nascentes partilham soluções evolutivas efémeras (*transientes*). A ocorrência cíclica de períodos de elevada taxa de mudança evolutiva (as tais

«pontuações») reduz ainda mais a janela temporal e a probabilidade de fossilização de taxa com características estritamente intermédias (Hunt, 2010).

- A matéria orgânica vegetal é prontamente mineralizada (decomposta) no solo na presença de oxigénio (aerobiose) e de temperaturas elevadas — precisamente as condições ambientais prevalecentes na maior parte da superfície continental do planeta.

A fossilização efetiva das plantas mortas depende da reunião improvável de três condições tafonómicas que se têm de suceder no tempo (Taylor *et al.*, 2009): a exclusão do ar do entorno das plantas (geralmente dependente da submersão em água); a rápida cobertura com sedimentos finos; e condições de acidez para bloquear o ataque dos microrganismos anaeróbicos.

Consequentemente, a fossilização botânica é um evento excepcionalmente raro, resultando numa drástica sobrerrepresentação das plantas de zonas húmidas (pântanos, turfeiras, margens de rios). As plantas, ao contrário de muitos animais, não têm esqueletos ósseos ou exoesqueletos; logo, os fósseis vegetais estruturais são ainda mais difíceis de preservar, o que dificulta imenso a compreensão da sua história evolutiva exclusivamente com base em fósseis. Toda esta intrincada argumentação biológica e geológica é sistematicamente, e com propósito olvidada pelos movimentos criacionistas.

Apesar destas barreiras, é falso afirmar que não existam evidências. É verdade que ainda não foram descobertos fósseis de transição que permitam interpretar, com detalhe milimétrico, a evolução passo a passo da semente, do carpelo ou da flor completa. Porém, os fósseis de transição são raros, mas existem. Tanto o *Archaeopteryx* como a formidável *Runcaria heinzelinii* (um precursor das plantas com semente do Devónico Médio) são exemplos incontestados e paradigmáticos entre os vertebrados e as plantas terrestres, respetivamente (Figuras 30 e 86). A fauna e a flora atuais foram, incontestavelmente, precedidas por «infinitos» arranjos de formas intermédias entre os tipos representados nas floras fósseis mais recuadas e as biocenoses atuais — formas essas que o registo geológico apenas nos permite, de quando em quando, vagamente vislumbrar.

III. Extinções e radiação adaptativa

1. Mecanismos de extinção e dinâmica da diversidade terrestre

Na evolução dos seres vivos, a cladogénese sobrepõe-se à anagénesse. E, se a eternidade é uma impossibilidade física, então a extinção é um desfecho inevitável da especiação. Num momento qualquer da sua história, todas as espécies enfrentam uma deterioração e/ou redução da área de ocupação no seu nicho ecológico, o que as empurra para a raridade. A degradação e o recuo do nicho ecológico de uma espécie têm origem em modificações das condições ecológicas bióticas (e.g., evolução ou invasão de espécies parasitas ou competidoras) ou abióticas (e.g., alterações climáticas e impacto de corpos celestes). A raridade aumenta a probabilidade de extinção (Levin, 2000).

A informação fóssil indica que a diversidade de espécies, embora pontualmente interrompida por catástrofes naturais, aumentou paulatinamente desde a emergência da vida. As plantas terrestres seguem o mesmo padrão desde a sua evolução, algures nas margens de um curso de água doce, entre o final do Câmbrio e meados do Ordovício (Figura 57). Nunca coexistiram tantas espécies de seres vivos e de plantas no planeta Terra como no Holocénico. Por conseguinte, em média, a taxa de especiação é naturalmente superior à **taxa de extinção**, ainda que permeada por eventos catastróficos. A taxa de especiação média foi calculada em 0,05-0,2 espécies novas por milhão de espécies por ano, e a **taxa de extinção natural de fundo** (isenta da influência humana) em 0,1 espécies por milhão de espécies por ano (De Vos *et al.*, 2014).

À escala geológica, enquanto o aumento da riqueza em espécies terrestres do planeta se deveu, em grande medida, a mecanismos de natureza biológica (aos processos de especiação e oportunidade ecológica, *v.i.*), as drásticas reduções da riqueza específica foram causadas por catástrofes naturais, *i.e.*, por mecanismos não biológicos (ainda que, a montante, eventualmente controlados pela história evolutiva e biogeoquímica). A discussão das causas das grandes extinções será ciclicamente retomada ao longo deste livro.

2. Extinções em massa. As megaextinções

A propósito da teoria do equilíbrio pontuado, referiu-se que o registo fóssil mostra que períodos de taxas de mudança evolutiva e de especiação elevadas alternam com intervalos de prolongada estase evolutiva (Figura 29). À escala geológica, a especiação e a evolução de novos caracteres morfológicos e fisiológicos caminham lado a lado. Baixas taxas de especiação estão associadas a uma relativa estabilidade na forma dos seres vivos, na composição das biocenoses e nas características estruturais e funcionais dos ecossistemas, e vice-versa.

Esta perspetiva da natureza da evolução, aprofundada no capítulo anterior, foi refinada nas últimas décadas, quando se começou a compreender o verdadeiro significado das extinções em massa. O estatuto de **extinção em massa** é atribuído quando, num curto espaço de tempo geológico, ocorre uma perda massiva de diversidade específica (75-90%) acompanhada pela aniquilação de grandes grupos taxonómicos (Raup & Sepkoski, 1982). A fauna marinha é particularmente adequada para estudar este fenómeno. A partir do estudo de fósseis marinhos, Raup & Sepkoski (1982) reconheceram cinco grandes eventos de extinção em massa (Figura 31).

A explicação destas extinções envolve mecanismos tão variados, e não totalmente independentes, como:

- o impacto de corpos celestes (*e.g.*, extinção Cretácico-Paleogénica [C-Pg]);
- a extrusão catastrófica de lavas vulcânicas (*e.g.*, *trapps* de Emeishan na China e siberianos na Federação Russa durante a extinção Permo-Triásica [P-Tr], e os *trapps* do Decão na Índia durante a extinção C-Pg);
- a libertação massiva, por mecanismos diversos, de hidratos de metano de origem biogénica armazenados nos fundos oceânicos (o metano tem um efeito de estufa dezenas de vezes superior ao do CO₂);
- a sequestração maciça de carbono em consequência da expansão das plantas terrestres ou de grandes orogenias, resultando num arrefecimento global dramático (*e.g.*, extinção Devónica);
- as glaciações globais e flutuações drásticas do nível do mar, que destroem os *habitats* das plataformas continentais rasas (*e.g.*, glaciação do Gondwana na extinção Ordovícico-Silúrica);
- a anóxia, euxinia e acidificação dos oceanos, frequentemente associadas ao aquecimento global, que estagnam a circulação marinha e libertam gases altamente tóxicos como o sulfureto de hidrogénio (*e.g.*, extinção Permo-Triásica).

O aquecimento ou o arrefecimento global da atmosfera, demasiado rápidos para as plantas conseguirem migrar ou adaptar-se, são geralmente as causas mais diretas (proximais) das

extinções no bioma terrestre associadas a estes mecanismos. O seu efeito é frequentemente potenciado pela desorganização dos ecossistemas resultante da extinção seletiva de espécies, o que, por sua vez, gera cascatas de novas coextinções com consequências que podem coalescer à escala planetária. Por vezes, o stress ambiental subjacente à extinção perdurou no tempo ou envolveu a repetição cíclica de eventos catastróficos (e.g., escoadas lávicas sucessivas durante a extinção Permo-Triásica).

As catástrofes são eventos sem precedentes. O incremento súbito das taxas de extinção traduz-se, *a posteriori*, numa aceleração temporária da acumulação de novas espécies e grupos de espécies por unidade de tempo, *i.e.*, em radiações adaptativas. Este padrão é perfeitamente visível na Figura 31 através do aumento do declive da curva no rescaldo de cada catástrofe. Além da extinção em massa em si, as catástrofes esvaziam nichos ecológicos, criando oportunidades evolutivas para espécies que de outro modo permaneceriam dominadas ou excluídas pelos grupos mais bem-adaptados às condições pré-catástrofe. As catástrofes globais são, simultaneamente, causa profundas de extinção e motores de inovação e diversificação da vida — evidenciando a extraordinária capacidade de adaptação da biosfera a novas condições (Jablonski, 2005). É importante ter presente, contudo, que a recuperação da biota demora tempo: a especiação e a consequente saturação em espécies dos ecossistemas são processos naturalmente morosos que levam milhões de anos a concretizar-se.

A informação fóssil mostra que as taxas de diversificação das linhagens sobreviventes após uma catástrofe são extraordinariamente heterogéneas e dependentes do contexto geográfico e ecológico. Algumas linhagens especiam intensamente, diversificando formas e ecologias; outras falham a oportunidade e enfrentam a raridade ou a extinção. As radiações adaptativas pós-catástrofe estão associadas a intensos *turnovers* de flora e fauna, marcados pela emergência e expansão de linhagens inusitadas (v. «Dinâmica da evolução da flora terrestre»). A radiação dos mamíferos após a extinção dos dinossauros não avianos é o exemplo clássico de "oportunistismo ecológico" pós-catástrofe, onde uma linhagem outrora periférica se depara repentinamente com uma vastíssima oportunidade de diversificação. No terceiro capítulo deste volume, são discutidos vários exemplos em que alterações ambientais profundas desembocaram em radiações adaptativas explosivas entre as plantas.

De notar que as plantas não responderam aos eventos de extinção da mesma forma que os animais marinhos ou os tetrápodes terrestres. A extinção Ordovícico-Silúrica teve um impacto apenas marginal nas primeiras biocenoses de plantas terrestres, e a transição Triásico-Jurássico deixou um sinal bastante ténue na flora vascular fóssil. O efeito das extinções Frasniano-Fameniana e Cretácico-Paleogénica (C-Pg) foi dramaticamente mais severo nos metazoários do que na flora terrestre. A extinção Permo-Triásica (P-Tr), pelo contrário, teve, como se verá adiante, uma forte tradução na reorganização da flora. Globalmente, as extinções e a dinâmica da diversidade vegetal (*turnover* da flora) terrestre após uma catástrofe não foram tão súbitas e aniquiladoras como as sofridas pelos invertebrados marinhos ou pelos animais terrestres. As plantas são estruturalmente mais resilientes face a crises ambientais agudas porque beneficiam do refúgio subterrâneo conferido por estruturas de resistência e dormência (como bancos de sementes, esporos e órgãos vegetativos persistentes).

A teoria das **cinco grandes extinções** (as **megaextinções**, ou *The Big Five*) entrou de tal maneira no imaginário científico e público que a atual crise global da biodiversidade é frequentemente citada como a «**Sexta Extinção**». A taxa de extinção atual, em consequência direta da ação antrópica sobre a biota, é pelo menos 1000 vezes superior à taxa de extinção natural de fundo, e num futuro próximo perspectiva-se que seja 10.000 vezes superior (De Vos *et al.*, 2014). O planeta está, inequivocamente, a viver uma das maiores extinções em massa da sua história.

3. Radiações adaptativas

O mecanismo de ação das grandes catástrofes subjacentes às extinções em massa é autoevidente: decorre da destruição física dos organismos e/ou do seu nicho ecológico, e dos efeitos ecológicos em cascata que se lhes seguem. Mais difícil é explicar por que razão i) as catástrofes globais são uma causa de inovação e de diversificação da vida (quanto maior a extinção, maior a radiação), e ii) as radiações adaptativas são sucedidas por uma diminuição e posterior estabilização da **taxa de diversificação** (*grosso modo*, a diferença entre as taxas de especiação e de extinção; v. «Dinâmica da evolução da flora terrestre»).

Tanto a macro- como a microevolução têm origem na acumulação de pequenas variações genéticas, guiada essencialmente pela seleção natural (v. «Macro e microevolução»). Os processos microevolutivos — como a mutação e as alterações da frequência dos alelos numa população por seleção natural — têm lugar numa única geração e, ainda assim, determinam, em última instância, os padrões macroevolutivos de diversificação à escala do milhão de anos. Portanto, os modos de especiação são os mesmos, quer nos períodos de estase evolutiva, quer durante as radiações adaptativas, embora, como se supõe, com relevâncias distintas. O princípio do uniformitarismo aplica-se tanto à macro- e microevolução como aos fenómenos de especiação após uma alteração climática profunda, uma convulsão geológica, a colonização de uma ilha ou a evolução de características de grande **valor adaptativo** (*adaptive value*), *i.e.*, atributos que incrementam o sucesso reprodutivo (*fitness*) de indivíduos ou populações. A explicação das radiações adaptativas — desde a escala planetária, englobando toda a biota, até aos tentilhões (*Geospiza*) das ilhas Galápagos (Figura 32) —, mais do que a especiação em si, passa pela identificação dos fatores e mecanismos que, durante esses períodos, condicionaram as taxas de especiação e extinção.

Os indivíduos de uma população beneficiada por uma oportunidade ecológica têm acesso a novos recursos e o seu nicho realizado é ampliado; a densidade e a área de ocupação da população crescem e o número total de indivíduos aumenta. As oportunidades ecológicas alteram e diversificam as pressões seletivas, deprimindo temporariamente os efeitos da seleção de estabilização. Com mais indivíduos livres destes constrangimentos e sujeitos a um leque variado de novas pressões ambientais, maior é a acumulação de variação fenotípica e genética (à escala da espécie) — a verdadeira matéria-prima da evolução.

A seleção divergente, por seu turno, promove a especialização ecológica de populações (*i.e.*, diferenciação ecotípica) através da acumulação de adaptações aos nichos ecológicos recém-disponíveis. A expansão da área de distribuição e a emergência de novas adaptações que facilitam o preenchimento destes novos nichos aumentam a probabilidade de isolamento reprodutivo espacial e, conseqüentemente, de especiação alopátrica ou parapátrica. Supõe-se que a especiação ecológica em condições de alopatria seja o principal modo de especiação nesta sequência de eventos (Yoder *et al.*, 2010).

As espécies recém-formadas deparam-se frequentemente com uma sucessão de novas oportunidades ecológicas decorrentes da sua própria evolução (e.g., aumento da produtividade do solo com a evolução das angiospérmicas; v. «Causas do sucesso evolutivo das angiospérmicas») ou criadas pela presença de novas espécies entretanto diferenciadas (e.g., nichos para espécies epífitas resultantes da evolução da fisionomia arbórea) (Hood *et al.*, 2015).

Os maiores eventos de radiação adaptativa em novos ambientes ou ecologias envolveram, geralmente, um «rápido» (à escala geológica) *turnover* de *taxa*, em que as espécies e grupos dominantes nas primeiras fases da radiação são substituídos por associações de *taxa* cada vez mais persistentes no tempo (Boyce & DiMichele, 2016). Esta dinâmica é óbvia na radiação das plantas terrestres, entre o Ordovícico e o Carbonífero, com a sucessiva dominância de plantas não vasculares (polisporangiófitos basais), licopodiófitos e equisetófitos, seguidos pelos fetos e gimnospérmicas basais (v. «Dinâmica da evolução da flora terrestre»).

Numa fase inicial, a diversificação potencia mais diversificação; mais tarde, esta relação de causa e efeito inverte-se. À medida que os **nichos ecológicos vagos** (*vacant niches*) vão sendo preenchidos, *i.e.*, que os ecossistemas vão ficando saturados em espécies, as oportunidades ecológicas minguam, as taxas de diversificação decaem e é atingida a **capacidade de carga de espécies** (*carrying capacity for species*) — desenvolvem-se comunidades evolutivamente estáveis. Weir & Schluter (2007) oferecem um exemplo atual do controlo que a diversidade taxonómica exerce na especiação: mostraram que as taxas de especiação de aves e mamíferos nas latitudes elevadas são superiores às observadas nas regiões tropicais. Aparentemente, o retrocesso dos gelos que cobriram grande parte da Eurásia durante a última glaciação (glaciação de Würm) expôs novas oportunidades ecológicas; em contraste, os ecossistemas tropicais são muito mais antigos e, como tal, saturados de espécies. A descida das taxas de diversificação dita o princípio do fim da radiação adaptativa. A oportunidade ecológica é, assim, a semente da radiação adaptativa (Yoder *et al.*, 2010).

A diversificação taxonómica não é, contudo, a única métrica do **sucesso evolutivo**. Algumas linhagens especiam pouco, mas alcançaram uma assinalável dominância ecológica. As fagáceas dominam o estrato arbóreo de boa parte das florestas temperadas e mediterrânicas do hemisfério norte; contudo, reconhecem-se na família apenas cerca de 1.000 espécies repartidas por 8 géneros. Em oposição, as orquidáceas ostentam uma diversidade estonteante, com mais de 26.000 espécies e perto de 900 géneros, mas retêm, por norma, uma ínfima fração da biomassa total dos ecossistemas. Outro exemplo animal são as zebras-da-planície (*Equus quagga*), tremendamente comuns e abundantes nas pastagens africanas, embora a diversidade global da ordem dos perissodáctilos e da família dos equídeos esteja em regressão desde o Pliocénico.

O efeito *a posteriori* das catástrofes na inovação e na diversificação é inegável, mas não se deve reduzir a análise diacrónica da diversidade da vida à escala geológica a interações simples entre eventos de extinção e linhagens que aguardam estoicamente por uma oportunidade, refugiadas em ambientes extremos. Muitos e importantes passos da história evolutiva das plantas ocorreram independentemente de fenómenos catastróficos. A emergência do ciclo de vida haplodiplonte, do sistema vascular, da raiz ou da semente estendeu as plantas a *habitats* até aí inexplorados. A própria radiação das angiospérmicas poderá dever-se à evolução de novos caracteres que lhes permitiram o acesso a novos recursos (e nichos ecológicos não pré-existentes), suplantando as

gimnospérmicas. Embora mais evidentes nos estudos do passado através do registo fóssil (sobretudo após eventos catastróficos), as **radiações adaptativas** (*adaptive radiations*) ocorreram também nos períodos de estase evolutiva e continuam em curso no presente.

À escala da família e de categorias superiores, foi provado que a maioria das espécies atuais resulta de um número limitado de radiações adaptativas e, pela mesma razão, enquadra-se num número reduzido de grandes grupos taxonómicos (Wiens & Moen, 2025). Esta constatação aplica-se igualmente a plantas terrestres, a insetos e a vertebrados. A diversidade fenotípica e taxonómica da vida é explicada através destas radiações rápidas no tempo geológico. As radiações adaptativas envolvem frequentemente, e em simultâneo: i) a diversificação rápida e massiva de fenótipos e adaptações ecologicamente relevantes e ii) a proliferação de espécies e linhagens (aumento da **diversidade taxonómica**), *i.e.*, elevados valores de diferença positiva entre a taxa de especiação e a de extinção (Yoder *et al.*, 2010).

Estas radiações têm como ponto de partida uma **oportunidade ecológica** (*ecological opportunity*) originada por **eventos-chave** (*key events*), como a colonização de um novo território (*e.g.*, uma ilha), a diferenciação de novos nichos ecológicos sem a concorrência de linhagens previamente adaptadas (*e.g.*, escoadas lávicas, recuo de glaciares, aparecimento de uma estação seca, orogenias), ou a eliminação de espécies competidoras ou antagónicas (*e.g.*, extinção dos dinossauros não avianos). Para que a radiação adaptativa ocorra, é, porém, necessário que a linhagem tenha a capacidade genética de responder às novas pressões de seleção com **inovações-chave** (*key innovations*) (*e.g.*, evolução do sistema vascular ou da semente) (Stroud & Losos, 2016). Importa sublinhar que as inovações-chave podem não estar correlacionadas temporalmente com eventos-chave ambientais, como poderá ser o caso da evolução da flor e da subsequente expansão das angiospérmicas ([INSERIR LINK CAPÍTULO]). Por fim, ressalva-se que as radiações adaptativas envolvem também, de forma intrínseca, fenómenos não adaptativos de deriva genética a atuar em pequenas populações fundadoras (Gittenberger, 1991).

IV. Padrões geográficos da diversidade

1. A geografia da biodiversidade

O estudo dos **padrões de distribuição da diversidade biológica** (*diversity patterns*) é um lugar de encontro entre a ecologia e a biologia da evolução. Compreender como e por que a vida se distribui de forma tão assimétrica na superfície do nosso planeta não é apenas um exercício acadêmico de macroecologia; é a chave para desvendar as forças históricas, climáticas e bióticas que moldaram a biosfera ao longo de milhões de anos. Mais ainda, no atual cenário de rápidas alterações globais e de crise da biodiversidade, o conhecimento destes padrões espaciais e temporais fornece a linha de base (*baseline*) essencial para prever a resposta ecológica dos ecossistemas a futuras perturbações e, conseqüentemente, definir prioridades globais de conservação.

A título meramente introdutório, faz-se, em seguida, uma breve resenha dos padrões latitudinais e altitudinais da diversidade de espécies de plantas vasculares, na medida em que ilustram e complementam a argumentação explanada neste capítulo, gerando, simultaneamente, conceitos úteis para os capítulos sobre a evolução das plantas que se aproximam.

O gradiente latitudinal: dos polos aos trópicos

A Grã-Bretanha, uma ilha com 209.331 km², tem poucas mais espécies nativas de plantas vasculares (c. 1400 sp.) do que os 700 km² do Parque Natural de Montesinho, no NE de Portugal (c. 1100 sp.); em contraste, um quadrado com 10.000 km² de floresta tropical húmida na América Central pode conter 6000 espécies de plantas vasculares (Phillimore, 2014) — duas vezes mais espécies do que todo o Portugal continental (c. de 3000 sp. em 92.200 km²) (Sequeira *et al.*, 2011). Desde as grandes explorações da biodiversidade do século XIX — lideradas, entre outros naturalistas, por Darwin, Wallace e pelo fundador da biogeografia, o prussiano Alexander von Humboldt (1769-1859) —, sabe-se que o número de espécies por unidade de área (diversidade ou riqueza específica) a grandes escalas geográficas aumenta consistentemente dos polos em direção aos trópicos (Brown, 2014). Este padrão verifica-se desde os micróbios até aos grandes mamíferos, em todo o tipo de ambientes (terrestres, dulçaquícolas ou marinhos). Os trópicos são inequivocamente mais ricos em espécies e em *taxa* superiores do que qualquer outra faixa climática terrestre, atingindo valores de diversidade específica quase paradoxais no bioma de floresta tropical húmida (Figura 33).

O gradiente latitudinal da diversidade específica é o padrão geográfico de diversidade mais poderoso e melhor documentado do planeta (Figura 34). Contudo, a explicação cabal do fenómeno permanece elusiva após 200 anos de investigações biogeográficas: estão publicadas mais de 100 hipóteses em torno desta questão (Phillimore, 2014). A discussão está atualmente centrada em

quatro grandes classes de hipóteses, parcialmente independentes, todas de difícil comprovação empírica global e de importância relativa ainda não resolvida. As suas premissas principais são as seguintes:

- Hipóteses geográficas: quanto maior a área disponível, maior o número de espécies (hipótese da área geográfica; *geographical area hypothesis*);
- Hipóteses ecológicas: a capacidade de sustentação de espécies (*species carrying capacity*) aumenta em direção aos trópicos devido à elevada disponibilidade de energia;
- Hipóteses evolutivas: a taxa de diversificação é intrinsecamente mais elevada nos trópicos (hipótese da taxa de diversificação; *diversification rate hypothesis*);
- Hipóteses históricas: os trópicos tiveram mais tempo contínuo para acumular espécies sem perturbações climáticas extremas (hipótese da conservação tropical; *tropical conservatism hypothesis*).

De acordo com a **hipótese da área geográfica** (Terborgh, *cit. in* C. Tang *et al.*, 2016), as espécies que vivem em territórios muito extensos, como as vastas cinturas tropicais, têm a possibilidade de estender as suas populações por maiores áreas, sendo, por essa razão, menos atreitas à extinção estocástica e com maior probabilidade de sofrerem especiação alopátrica. Por outro lado, quanto maior a área, maior a diversidade natural de *habitats* e nichos ecológicos. Esta hipótese foi empiricamente corroborada, mas, por si só, é insuficiente para explicar a totalidade do gradiente latitudinal (C. Tang *et al.*, 2016).

As explicações ecológicas estão centradas na chamada **hipótese das espécies-energia** (*species-energy hypothesis*), que pode ser condensada no seguinte encadeamento causal (Turner, 2004) (Figura 34): temperaturas altas e radiação constante, sem limitações hídricas severas, conduzem a ... maior produtividade primária das plantas e mais energia a fluir pelas teias tróficas, resultando em ... maior número de indivíduos e, conseqüentemente, mais espécies sustentáveis por unidade de área.

Embora a correlação positiva entre a energia disponibilizada pela fotossíntese e a diversidade específica a grandes escalas seja uma das poucas "leis universais" da ecologia, os mecanismos subjacentes continuam em debate (Evans *et al.*, 2005). Muitos autores valorizam a heterogeneidade ambiental e a riqueza de nichos ecológicos dos biomas tropicais superprodutivos. A argumentação encadeia-se da seguinte forma (Brown, 2014; Evans *et al.*, 2005):

- A elevada produtividade primária incrementa a disponibilidade e a diversidade de recursos (e.g., novos tipos de alimento) e favorece a massiva acumulação de biomassa aérea;
- Com mais recursos, suportam-se mais indivíduos por unidade de área e mais populações biológicas viáveis (diminuindo o risco estocástico de extinção);
- A acumulação estrutural de biomassa aérea é, por si só, suficiente para gerar uma enorme heterogeneidade ambiental (como comprova a arquitetura multiestrato de uma floresta tropical húmida);
- Esta heterogeneidade ambiental reflete-se numa drástica diversificação de nichos ecológicos (e.g., novos micro-habitats para germinação no solo, copas amplas disponíveis para plantas epífitas);

- A disponibilidade destes novos nichos altera as pressões seletivas e, em última análise, impulsiona a especiação. Desta cascata de eventos retira-se um corolário fundamental: a diversificação de espécies, por si só, cria oportunidades ecológicas para a evolução de outras linhagens.

Analisemos um exemplo clássico. As florestas tropicais húmidas surpreendem pela altura das árvores e pela sua complexidade estrutural (mensurável pelo número de estratos de copa). Quanto maior a complexidade, maior a diversidade de nichos ecológicos disponíveis para espécies epífitas (e.g., ramos expostos ao sol ou ensombrados, acumulações húmidas de folhada na axila dos ramos). Não é por acaso que as epífitas representam entre 8 a 10% de todas as espécies conhecidas de plantas vasculares terrestres e constituem 25 a 50% da riqueza específica de algumas florestas tropicais (Gentry & Dodson, 1987). A riqueza em espécies é máxima nos trópicos porque a produtividade primária está, genericamente, inversamente relacionada com a latitude (Figura 34). Os desertos tropicais quebram esta regra localmente porque o fator água limita drasticamente a produtividade. Nas latitudes temperadas, boreais e polares, a temperatura e a luz sazonal tornam-se os fatores limitantes primários.

Para os defensores da **hipótese da taxa de diversificação**, nos trópicos, o equilíbrio dinâmico entre especiação e extinção atinge patamares mais elevados porque a evolução molecular e as interações bióticas são mais intensas. Aparentemente, as taxas de mutação e a intensidade da seleção natural estão positivamente correlacionadas com a temperatura ambiental constante (Rohde, 1992). Além disso, quanto mais espécies coexistem num ambiente estável, mais complexas se tornam a competição, a predação, a herbivoria e o parasitismo — interações biológicas coevolutivas que estimulam novas ondas de especiação (o princípio de que "a diversidade gera diversidade") (Brown, 2014; Vermeij, 2005).

A **hipótese da conservação tropical** admite que a elevada diversidade se deve: i) à antiguidade ininterrupta e vasta extensão do macrobioclima tropical; e ii) à raridade evolutiva da adaptação de linhagens tropicais a climas frios extratropicais. Alfred Wallace foi o primeiro a propor que o "tempo disponível" para a especiação é uma chave explicativa (Phillimore, 2014). O macrobioclima tropical dominou o planeta, com breves interrupções, desde a colonização terrestre pelas plantas há ~470 Ma até ao final do Eocénico (~34 Ma). Posteriormente, e, em especial, a partir do início do Pleistocénico (2,6 Ma), os climas temperados e boreais sofreram violentas contrações e expansões, ditadas pelos ciclos glaciares, enquanto, em redor do equador, manteve-se uma cintura relativamente estável de clima tropical húmido. A maior parte das linhagens de angiospérmicas adaptadas a climas extratropicais evoluiu apenas após o arrefecimento global da transição Eocénico-Oligocénico (Kerckhoff *et al.*, 2014), sendo evolutivamente recentes. Acresce que a transição fisiológica de linhagens de biomas tropicais quentes e húmidos para biomas extratropicais (frios, sazonais ou secos) é um evento evolutivo estatisticamente raro (Crisp *et al.*, 2009). Em resumo, as florestas tropicais teriam mais espécies por razões puramente históricas: as latitudes mais elevadas são mais pobres porque as plantas e os animais ainda não tiveram tempo suficiente para recolonizar, adaptar-se e especiar nos territórios ciclicamente libertados pelos gelos, funcionando cada glaciação como um severo *restart* evolutivo.

O gradiente altitudinal: a diversidade nas montanhas

Uma breve nota sobre a montanha. A altitude cria *habitats* sem paralelo nas terras baixas, albergando uma flora especializada (frequentemente rica em endemismos), segregada por andares altitudinais (zonação). As montanhas são normalmente mais biodiversas do que as áreas planas circundantes, quando analisadas a escalas regionais (>100 km²), devido à abrupta compressão altitudinal dos andares bioclimáticos, à enorme heterogeneidade do relevo e à consequente diversidade de micro-habitats (Körner & Spehn, 2002). No entanto, à escala estritamente local (α -diversidade), as comunidades de montanha (especialmente no andar orotemperado [alpino]) são geralmente pauciespecíficas (pouco diversas) devido à severidade das condições ambientais. Foi também proposto que a elevada radiação ultravioleta nas cotas altas poderá favorecer taxas de mutação e inovação genética.

2. Congruência taxonômica: as plantas como bioindicadores

As plantas vasculares são os produtores primários responsáveis pela introdução da esmagadora maioria da matéria e da energia nas teias tróficas da Terra emersa, proporcionando as condições estruturais e alimentares essenciais para os demais seres vivos. Não surpreende, por isso, a frequente correlação espacial positiva entre a diversidade de plantas vasculares e a de outros grupos taxonômicos (Brunbjerg *et al.*, 2018). Um raro estudo diacrônico, realizado na Alemanha, demonstrou que, numa janela de oitenta anos, as variações espaciotemporais da diversidade de plantas vasculares e de cinco grandes ordens de insetos foram significativamente congruentes (Carroll *et al.*, 2023).

Esta forte correlação permite que, em ecologia aplicada, biologia da conservação e monitorização ambiental, a riqueza em plantas vasculares seja frequentemente utilizada como um indicador ou substituto (*surrogate*) fiável para estimar a diversidade global de *taxa* animais mais difíceis, dispendiosos ou esquivos de detetar no campo (Pharo *et al.*, 2000). A robustez desta congruência é, no entanto, dependente do contexto ecológico, dos grupos taxonômicos envolvidos e da escala espacial da análise (Pearson & Carroll, 1999). Finalmente, à escala da paisagem, está amplamente demonstrado que a conservação de comunidades ricas e diversas em plantas vasculares (e organismos associados) está diretamente correlacionada com a otimização e a estabilidade da oferta de serviços ecossistémicos indispensáveis à Humanidade (Isbell *et al.*, 2011).