

ARQUIPÉLAGO

Filosófico

FILOSOFIA DA BIOLOGIA

Elliot Sober, O que é a teoria evolutiva?



Arquipélago

06 ago 2026 — 46 min read



Foto: Frank Sautter, Flickr

Este é o capítulo 1 do livro *Philosophy of biology*, de Elliot Sober. Traduzido do inglês por L. H. Marques Segundo e revisado por André Luiz Alves Pereira e Florencia Salaberry.

O que é a teoria evolutiva?

Elliot Sober

1.1 O que é evolução?

Falamos sobre estrelas evoluindo de gigantes vermelhas para anãs brancas. Falamos de sistemas políticos evoluindo em direção à democracia ou se afastando dela. No jargão comum, “evolução” significa *mudança*.

Entendida desse modo, a teoria da evolução deveria fornecer uma explicação global da mudança cósmica. Seria preciso estabelecer leis que englobassem as trajetórias das estrelas, das sociedades e de tudo o mais num único enquadramento. Foi justamente isso o que Hebert Spencer (1820-1903) tentou fazer. Embora Charles Darwin (1809-1882) tenha proposto uma teoria de como a *vida* evolui, Spencer pensou poder generalizar os *insights* de Darwin e estabelecer princípios que regem a evolução de *tudo*.

Embora a fascinação por uma teoria unificada de tudo seja inegável, é importante notar que a biologia evolutiva tem pretensões muito mais modestas. Os biólogos evolutivos usam o termo “evolução” com um significado mais restrito. Uma definição padrão diz que a evolução ocorre precisamente quando há mudança nas frequências gênicas encontradas numa população. De acordo com esse uso, as estrelas não evoluem. E se as instituições políticas mudam devido às pessoas mudarem a sua mentalidade, mas não os seus genes, então a evolução política não é evolução no sentido próprio do biólogo.

Os biólogos geralmente computam as frequências gênicas através da *contagem de cabeças*. Suponha que dois lagartos estejam descansando numa pedra; eles são geneticamente diferentes porque um possui o gene A e outro o gene B. Se

um engorda, enquanto o outro emagrece, o número de células contendo A aumenta e o número de células contendo B diminui. Contudo, as frequências gênicas, computadas *per capita*, continuam as mesmas. O desenvolvimento dos organismos (a sua *ontogenia*) não é a mesma coisa que a evolução de uma população (Lewontin 1978).

A ideia de que a mudança na frequência gênica é a pedra angular da evolução não significa que os evolucionistas estejam interessados apenas nos genes. Os biólogos evolutivos tentam entender, por exemplo, por que, em várias espécies na linhagem dos cavalos, a altura média aumentou. Também procuram explicar por que as baratas têm se tornado mais resistentes ao DDT. Essas são mudanças nos *fenótipos* dos organismos — na morfologia, na fisiologia e no comportamento.

Quando uma população aumenta a sua altura média, isso pode ou não ter ocorrido devido a uma mudança genética. Os filhos podem ser mais altos do que os pais simplesmente devido à melhora da qualidade da nutrição, não porque as duas gerações sejam geneticamente diferentes. No caso da linhagem dos cavalos, porém, os biólogos acreditam que o aumento da altura das sucessivas espécies reflete uma mudança no material genético. A definição de evolução como mudança na frequência gênica considerará alguns casos de aumento na altura — mas não outros — como casos de evolução. Essa definição não nega que a mudança fenotípica possa contar como evolução. Ela apenas rejeita mudanças que são “meramente” fenotípicas.

Outra preocupação é que a definição de evolução como mudança na frequência gênica ignora o fato de a evolução envolver a origem de novas espécies e o desaparecimento de outras. Os evolucionistas usam o termo *microevolução* para descrever as mudanças que ocorrem no interior de uma espécie existente. E *macroevolução* é reservado para o nascimento e morte de

espécies e táxons hierarquicamente superiores. A definição de evolução como mudança na frequência gênica implica que a macroevolução não seja evolução? Essa não é uma consequência da definição, uma vez que as espécies-filhas diferem geneticamente das parentais. Se a especiação — o processo pelo qual novas espécies vêm a existir — implica mudança na frequência gênica, então, no que diz respeito à definição, a especiação conta como evolução.

Para explorar mais detalhadamente essa definição de evolução, temos de rever um pouco de biologia básica. Os genes se encontram nos cromossomos, que, por sua vez, encontram-se nos núcleos das células. Uma simplificação útil é pensarmos que os genes, em um cromossomo, estão arranjados como contas num colar. Algumas espécies — incluindo os seres humanos — têm cromossomos organizados em pares. Dizemos que são espécies *diploides*. Outras têm seus cromossomos em *singletons* (*haploides*), em *trincas* (*triploides*) ou em *quádruplas* (*tetraploides*). Uma espécie pode também ser caracterizada pela quantidade de cromossomos que seus organismos possuem.

Se considerarmos um par de cromossomos num organismo diploide, podemos perguntar qual gene ocorre em cada um dos dois cromossomos numa dada localização (um *loco*). Se esse gene pode assumir apenas uma forma, então todos os membros da espécie são idênticos nesse loco. Porém, se esse gene puder assumir mais de uma forma (cada forma alternativa é um *alelo*), então os organismos diferirão uns dos outros nesse loco.

Suponha que haja dois alelos possíveis para um organismo diploide numa determinada localização, que chamarei de loco-A. Chamarei esses alelos de *A* (“azão”) e *a* (“azinho”). Cada organismo terá duas cópias de *A*, duas cópias de *a* ou uma cópia de cada um. O *genótipo* do organismo nesse loco é o par de

genes que ali se posicionam. Organismos *AA* e *aa* são chamados de *homozigotos*; indivíduos *Aa* são chamados de *heterozigotos*.

Passo agora a tratar do que diz respeito ao sexo, que é um modo comum de reprodução, embora, de forma alguma, universal. Um organismo diploide forma *gametas*, que contêm apenas um dos dois cromossomos que ocorrem em cada par cromossômico: os gametas são haploides. O processo pelo qual progenitores diploides produzem gametas haploides é chamado de *meiose*. Um indivíduo heterozigoto no loco-*A* tipicamente terá 50 por cento de gametas *A* e 50 por cento de gametas *a* (embora nem sempre — ver Seção 4.5). As células não sexuais (células somáticas) num indivíduo são geneticamente idênticas umas às outras (ignorando-se por enquanto a ocorrência ocasional de mutações), mas os gametas que um indivíduo produz podem ser imensamente diferentes, já que o indivíduo é heterozigoto em vários locos. Os progenitores diploides produzem gametas haploides, que se unem na reprodução para formar descendentes diploides.

Se eu descrevesse os genótipos de todos os machos e fêmeas numa população, você conseguiria determinar quais serão os genótipos da prole? A resposta é não. Você precisa saber quem cruzou com quem. Se uma mãe e um pai são ambos *AA* (ou ambos *aa*), a sua prole será *AA* (ou *aa*). Mas quando heterozigotos cruzam com heterozigotos (ou com homozigotos), a prole pode diferir da mãe e do pai.

Dizemos que o cruzamento numa população é *aleatório* quando for tão provável que uma fêmea cruze com um macho quanto com qualquer outro (e *vice-versa*). O cruzamento é *preferencial*, por outro lado, quando organismos similares tendem a escolher um ao outro como parceiro. Vou descrever agora como o cruzamento preferencial oferece um contraexemplo à afirmação de

que a evolução ocorre precisamente quando há mudanças nas frequências gênicas.

Suponha que cada organismo cruze apenas com organismos que têm o mesmo genótipo no loco-*A*. Isso significa que há apenas três tipos de cruzamentos na população, não seis. São eles, *AA* x *AA*, *aa* x *aa* e *AA* x *Aa*. Quais são as consequências evolutivas desse padrão de cruzamento?

Considere um exemplo concreto. Suponha que um processo comece com 400 indivíduos, dos quais 100 são *AA*, 200 são *Aa* e 100 são *aa*. Note que há 800 alelos na população nos locos em questão (2 por indivíduos vezes 400 indivíduos). Note, além disso, que há 400 cópias de *A* (200 nos homozigotos e 200 nos heterozigotos) e 400 cópias de *a*. Assim, inicialmente, as frequências gênicas são 50 por cento de *A* e 50 por cento de *a*.

Suponha que esses 400 indivíduos se unam, cruzem e morram, tendo cada par produzido 2 descendentes. Na próxima geração haverá 400 indivíduos. A tabela seguinte descreve a produtividade dos cruzamentos:

Pares parentais	Descendentes
50 <i>AA</i> × <i>AA</i> produzem	100 <i>AA</i>
100 <i>Aa</i> × <i>Aa</i> produzem	50 <i>AA</i> , 100 <i>Aa</i> , 50 <i>aa</i>
50 <i>aa</i> × <i>aa</i> produzem	100 <i>aa</i>

Caso você não tenha entendido como calculei os números de descendentes híbridos [*Aa*] no cruzamento heterozigótico, não se preocupe. O meu ponto é simplesmente o de que nem todos os descendentes em tais cruzamentos são heterozigotos.

Comparemos as frequências dos três genótipos antes e depois da reprodução. Antes, as proporções eram $1/4$, $1/2$ e $1/4$. Depois, eram $3/8$, $1/4$ e $3/8$. A frequência de heterozigotos diminuiu.

O que aconteceu às frequências gênicas nesse processo? Antes da reprodução, a frequência de A e a frequência de a eram de 50 por cento. Depois, a frequência permaneceu a mesma. Há 800 alelos presentes nos 400 descendentes — 400 cópias de A (300 nos homozigotos e 100 nos heterozigotos) e 400 cópias de a . As frequências de genótipos mudaram, mas as frequências gênicas não.

Nesse exemplo, a população começa com precisamente 50 por cento de A e 50 por cento de a , e o padrão preferencial é perfeito — semelhantes sempre cruzam com semelhantes. No entanto, nenhum desses detalhes é crucial para o padrão que emerge. Não importa onde as frequências gênicas se iniciam e não importa o quão enviesado seja o padrão de associação positiva, o cruzamento preferencial causa o declínio do padrão heterozigótico, embora as frequências gênicas permaneçam inalteradas.

Será que o processo gerado pelo cruzamento preferencial é um processo evolutivo? Ele é comum nos artigos e periódicos sobre evolução. Excluí-lo do conteúdo da teoria evolutiva seria uma estipulação infundada. Concluo que a evolução não requer mudança na frequência gênica.

Os genes são importantes no processo evolutivo. Mas a *frequência* gênica numa população é apenas uma descrição matemática dessa população. Por exemplo, ela não descreve as frequências das *combinações* gênicas (i. e., genótipos). O erro na definição de evolução como mudança na frequência gênica vem da ideia de que essa descrição matemática única sempre indica se uma mudança evolutiva ocorreu.

Os genes se relacionam aos genótipos assim como as partes se relacionam ao todo: os genótipos são *pares* de genes. Isso pode levar alguém a esperar que, ao se dizer algo verdadeiro sobre os genes, se esteja dizendo algo verdadeiro sobre os genótipos. Afinal, se te digo o que está ocorrendo em cada célula do seu corpo, não estou dizendo o que está ocorrendo em seu corpo como um todo? Essa expectativa é radicalmente enganadora quando as propriedades em questão são frequências. Descrever as frequências dos genes *não* determina quais são as frequências genotípicas. Por essa razão, as frequências genotípicas podem mudar enquanto as frequências gênicas permanecem constantes.

Uma segunda questão sobre a definição de evolução como mudança na frequência gênica merece consideração. Eu disse anteriormente que os genes se encontram nos cromossomos, que estão dentro dos núcleos das células. Sabemos, porém, que há corpos fora do núcleo (no *citoplasma*) que podem fornecer um mecanismo de hereditariedade (Whitehouse 1973). As *mitocôndrias* influenciam vários traços fenotípicos, e o DNA contido nelas é herdado. Se uma população muda seus caracteres mitocondriais enquanto suas características cromossômicas permanecem as mesmas, isso conta como evolução? Talvez devêssemos estender o conceito de gene para incluir fatores extracromossômicos. Isso nos permitiria reter a definição de evolução como mudança na frequência gênica, embora, é certo, levante questões interessantes sobre o significado do termo “gene” (Kitcher 1982b).

Outra característica da definição de evolução como mudança na frequência gênica é que ela não conta como evolução a mera mudança nos *números* de organismos contidos numa espécie. Se uma espécie aumenta ou diminui em extensão, isso tem grande importância *ecológica*, e um historiador dessa espécie quererá descrever tais mudanças no habitat. Mas se essa mudança

deixa as frequências gênicas intocadas, ela deveria ser excluída da categoria de evolução? Não tentarei responder a essa pergunta. O ponto, novamente, é que a *mudança na frequência gênica* cobre um tipo de mudança, mas falha em incluir outras.

Vale a pena mencionar uma limitação final na definição de evolução como mudança na frequência gênica. O próprio sistema gênico é um produto da evolução. Assim, um processo evolutivo estava em andamento antes mesmo de os genes existirem. Essa objeção à definição padrão talvez seja a mais grave, pois é difícil ver como construir uma definição melhor para respondê-la.

O termo “evolução” denota o conteúdo de uma disciplina extremamente variada cujos subcampos diferem em seus objetivos, métodos e resultados. Além disso, a biologia evolutiva é uma entidade em desenvolvimento, estendendo (e contradizendo) seus limites em várias direções de uma só vez. Não deveríamos nos surpreender que seja difícil delimitar o conteúdo de tal disciplina com absoluta precisão. Na Seção 6.1 discutirei a ideia de que as espécies biológicas não podem ser definidas especificando-se as condições necessárias e suficientes que os seus organismos tenham de satisfazer. Isso também se aplica a uma disciplina científica; ela também evolui e, por isso, às vezes não estará claro se um determinado fenômeno é abarcado por ela.

Não deveríamos nos incomodar se o termo “evolução” também não puder ser definido precisamente; a integridade de um campo de conhecimento não é posta em dúvida só porque o fenômeno do qual ele trata não pode ser isolado com absoluta clareza. Definir a evolução é um primeiro passo útil para entender do que a biologia evolutiva trata; além disso, é um erro exigir mais precisão daquela que é possível ou necessária.

Quadro 1.1: Definições

Os filósofos geralmente tentam oferecer *definições* de conceitos (p. ex., *conhecimento, justiça e liberdade*). Porém, uma concepção de definições sugere que essa é uma atividade tola. Ela depende da ideia de que as definições são *estipulações*. Decidimos arbitrariamente qual significado atribuir a uma palavra. Assim, o termo “evolução” pode ser definido a nosso bel-prazer. Dessa perspectiva, não existe uma definição *errada*. Como observado pelo Humpty Dumpty de Lewis Carroll, somos os senhores das nossas palavras, e não o contrário.

Se as definições estipulativas fossem o único tipo de definição, *seria* tolo argumentar que uma definição seja a “realmente” correta. Mas há outros tipos a considerar.

Uma definição *descritiva* procura registrar a maneira pela qual um termo é usado numa dada comunidade linguística. As definições descritivas podem estar erradas. Esse tipo de definição interessa mais aos lexicógrafos do que aos filósofos.

Uma definição *explicativa* visa não apenas captar a maneira correta pela qual um conceito é usado, mas também tornar o conceito mais claro e mais preciso. Se um conceito é usado de maneira vaga ou contraditória, uma definição explicativa se afastará do uso comum. Esse tipo de definição, que, em certo sentido, está entre a estipulação e a descrição, é geralmente aquilo que os filósofos tentam formular.

1.2 O lugar da teoria evolutiva na biologia

Theodosius Dobzhansky (1973) disse uma vez que “nada na biologia faz sentido exceto à luz da evolução”. E talvez não seja surpreendente que o homem que disse isso seja ele próprio um biólogo evolutivo. Qual é a relação da teoria evolutiva com o restante da biologia?

Muitas áreas na biologia têm como foco questões não evolutivas. A biologia molecular e a bioquímica, por exemplo, têm testemunhado grande avanço desde a descoberta da estrutura física do DNA, em 1953, por James Watson e Francis Crick. Eles não trataram da questão do *porquê* o DNA é a base física do código genético. Essa é uma questão evolutiva, mas não foi posta por eles em seus estudos. A ecologia é outra área que geralmente procede sem se ocupar de questões evolutivas. Um ecólogo poderia procurar descrever a cadeia (ou teia) alimentar presente numa comunidade de espécies coexistentes (num vale, digamos). Ao descobrir quem come quem, o ecólogo compreenderá como a energia flui pelo sistema ecológico. Embora as frequências gênicas possam estar mudando dentro da espécie descrita pelo ecólogo, não é esse o foco fundamental de sua investigação.

Não é necessário multiplicar os exemplos. Se boa parte da biologia procede sem responder a questões evolutivas, por que deveríamos pensar que a teoria evolutiva é central para o restante da biologia?

Podemos localizar a teoria evolutiva num esquema mais amplo levando em conta a distinção de Ernst Mayr (1961) entre *explicação próxima* e *explicação última*. Considere a pergunta “Por que as trepadeiras crescem em direção à luz do sol?” Essa pergunta é ambígua. Poderia estar nos pedindo para descrever os mecanismos presentes em cada planta que as permitem fazer o fototropismo. Esse é um problema a ser resolvido pela fisiologia vegetal. Alternativamente, a pergunta poderia ser sobre por que as trepadeiras (ou seus ancestrais) desenvolveram evolutivamente a capacidade de procurar luz.

Os fisiólogos veem a planta crescendo em direção à luz e conectam esse efeito a uma causa que existe dentro do próprio tempo de vida do organismo. O evolucionista vê o mesmo fenômeno, mas encontra uma explicação no passado distante. O fisiólogo tenta descrever uma causa ontogênica

(relativamente) próxima, ao passo que o evolucionista visa uma explicação filogenética mais distante (ou “última”).

Essa distinção não implica que a teoria evolutiva tenha a melhor resposta ou a mais profunda a toda questão na biologia. “Como os mecanismos numa planta a permitem procurar luz?” não é de modo algum uma questão evolutiva. Mas questões evolutivas podem ser levantadas sobre qualquer fenômeno biológico. A teoria evolutiva é importante porque a evolução está sempre no pano de fundo.

A teoria evolutiva está relacionada com o restante da biologia assim como o estudo da história está relacionado ao estudo das ciências sociais. Os economistas e os sociólogos estão interessados em descrever como uma determinada sociedade atualmente funciona. Por exemplo, eles poderiam estudar os Estados Unidos no pós-Segunda Guerra Mundial. Os cientistas sociais mostraram como as causas e os efeitos estão relacionados na sociedade. Mas certos fatos sobre essa sociedade — por exemplo, sua configuração logo após esse conflito — serão tomados como dados. O historiador se concentra nesses elementos e os remonta ao passado.

Diferentes ciências sociais geralmente descrevem os seus objetos em diferentes escalas de tempo. A psicologia individual conecta as causas e efeitos existentes no próprio período de vida de um organismo. A sociologia e a economia abrangem um período mais longo de tempo. E a história geralmente trabalha num espaço de tempo ainda maior. Essa divisão do trabalho intelectual não é inteiramente diferente daquela encontrada entre a fisiologia, a ecologia e a teoria evolutiva.

Assim, a observação de Dobzhansky sobre a centralidade da teoria evolutiva para o restante da biologia é um caso especial de uma ideia mais geral. Nada

pode ser entendido *ahistoricamente*. O que isso realmente significa, é claro, é que nada pode ser *completamente* entendido sem que se leve em conta a sua história. A biologia molecular nos oferece considerável entendimento da molécula de DNA, e a ecologia nos permite entender algo sobre como se estrutura a teia alimentar numa dada comunidade. Ignorar a evolução não é garantia de que as investigações dessas disciplinas serão *infrutíferas*. Ignorar a evolução simplesmente significa que as suas explicações estarão *incompletas*.

A ideia de Dobzhansky identifica uma assimetria entre a teoria evolutiva e as outras partes da biologia? É certo que nada na biologia pode ser *completamente* entendido sem se considerar a evolução. Mas isso também vale para a biologia molecular e a ecologia: nenhum fenômeno biológico pode ser *completamente* entendido sem inputs dessas duas disciplinas. Por exemplo, um entendimento completo do fototropismo exigirá informação da biologia molecular, da ecologia e da teoria evolutiva.

Deixo para que o leitor considere se mais pode ser dito sobre a centralidade da teoria evolutiva do que o modesto ponto aqui indicado. A evolução importa porque a história importa. A teoria evolutiva é a parte mais histórica das ciências biológicas, no sentido de que seus problemas tratam das mais longas escalas temporais.

Quadro 1.2: Como versus por que
Poderia ser sugerido que a fisiologia nos diz <i>como</i> os organismos fazem aquilo que fazem, mas que a teoria evolutiva nos diz <i>por que</i> eles se comportam do jeito que se comportam (ver Alock 1989 para discussão). A primeira clarificação necessária aqui é que <i>como</i> e <i>por que</i> não são mutuamente exclusivos. Dizer como as trepadeiras crescem em direção à luz é descrever as estruturas que <i>causam</i> esse comportamento. A presença dessas estruturas internas explica por

Quadro 1.2: Como *versus* por que

que as plantas crescem em direção à luz. Os fisiologistas, tanto quanto os evolucionistas, respondem a perguntas sobre o porquê.

Não obstante, há uma divisão de trabalho entre os fisiólogos e os evolucionistas. Cada um deles responde a uma, mas não à outra, das seguintes questões: (1) Quais os mecanismos nas trepadeiras *causam* o crescimento em direção à luz? (2) Por que as trepadeiras possuem mecanismos que causam o crescimento em direção à luz? A questão (1) pede detalhes sobre a *estrutura*; a questão (2) naturalmente nos leva a considerar questões sobre a *função* (Seção 3.7).

Numa cadeia causal de A a B a C, B é uma causa próxima de C, ao passo que A é uma causa mais distante de C. Num sentido, A explica mais do que B, uma vez que A explica tanto B quanto C, ao passo que B explica apenas C. Essa distinção entre causas próxima e distante pode ser usada para argumentar que a biologia evolutiva é a parte mais profunda e fundamental da biologia?

1.4 Padrão e processo

A teoria evolutiva atual remonta a Darwin. Isso não significa que os teóricos atuais concordem com Darwin em todos os detalhes. Muitos biólogos pensam estar elaborando e refinando o paradigma darwinista. Outros são dissidentes e tentam trilhar outros caminhos. Mas tanto para discípulos quanto para dissidentes, o darwinismo é onde se começa, ainda que não seja onde se termine.

A teoria da evolução de Darwin contém duas grandes ideias, nenhuma delas totalmente original. Original foi a sua combinação e aplicação. O primeiro ingrediente é a ideia de uma *árvore da vida*. De acordo com essa ideia, as diferentes espécies que agora povoam a terra têm ancestrais comuns — os seres humanos e os chimpanzés, por exemplo, derivam de um ancestral

comum. A forma forte dessa ideia é a de que há uma *única* árvore da vida terrestre. Isto é, para quaisquer duas espécies, há uma espécie que é seu ancestral comum — nós não apenas temos parentesco com os chimpanzés, mas também com as vacas, os corvos e o açafraão. Formas mais fracas da árvore da vida são também possíveis.

A ideia de uma árvore da vida implica obviamente a ideia de *evolução*. Se os seres humanos e os chimpanzés têm um ancestral comum, então deve ter havido mudanças nas linhagens que levam do ancestral comum aos seus descendentes. Mas a hipótese da árvore da vida é mais ampla do que a mera afirmação de que a evolução ocorreu.

Para ver onde é que entra esse ingrediente extra, considere uma concepção completamente diferente de evolução, a desenvolvida por Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829). Lamarck (1809) pensava que as coisas vivas contêm, dentro de si, uma tendência inerente ao aumento em complexidade. Ele acreditava que formas simples de vida surgiram de material não vivo, e que as espécies mais complexas descendiam de formas mais simples de vida. A linhagem a qual nós pertencemos é a mais antiga, pensava Lamarck, pois os seres humanos são as criaturas mais complexas. As minhocas modernas pertencem a uma linhagem mais jovem, uma vez que elas são relativamente simples. E, de acordo com a teoria de Lamarck, os seres humanos atuais *não* têm parentesco com as minhocas atuais. Essa ideia é bastante consistente com a sua crença de que os seres humanos atuais descendem de minhocas que viveram há muito tempo.

Darwin pensava que as espécies do passado e do presente formam uma única *árvore da vida*. Lamarck negava isso. Ambos ofereceram teorias da evolução; ambos endossaram a ideia de descendência com modificação. Mas eles diferiam no que diz respeito às relações “ancestrais/descendentes” que existem

entre os seres vivos. A ideia de uma única árvore da vida é uma característica da atual teoria da evolução; discutirei a evidência a favor dessa ideia no Capítulo 2.

Se descrevêssemos a árvore da vida com certo detalhamento, diríamos quais espécies descendem de quais, quando novas características se originaram e quando espécies antigas desapareceram. O que ainda restará à teoria evolutiva fazer, uma vez que esses fatos sobre os padrões da vida estiverem descritos? Uma tarefa restante é responder à pergunta sobre o *porquê*. Se uma nova característica se desenvolveu numa linhagem, por que isso ocorreu? E se uma nova espécie veio a existir ou uma antiga saiu de cena, novamente a questão é por que esse evento ocorreu. Respostas a tais questões envolvem teorias sobre o *processo* de evolução. À medida que passamos das raízes às extremidades da árvore da vida, vemos eventos de especiação, extinções e novas características evoluindo. Quais processos ocorrem nos ramos da árvore que explicam essas ocorrências?

A resposta de Darwin a essa questão sobre os processos constitui o segundo ingrediente de sua teoria da evolução. É a ideia de *seleção natural*. A ideia é simples. Suponha que os organismos numa população difiram em suas habilidades para sobreviver ou se reproduzir. Essas diferenças podem ter uma variedade de causas. Consideremos um exemplo concreto: uma manada de zebras na qual há uma variação na velocidade de corrida. Suponha que as zebras mais rápidas são mais hábeis para sobreviver porque são mais hábeis para fugir de predadores. Suponha, além disso, que a velocidade de corrida seja hereditária; a prole se assemelha aos progenitores. O que acontecerá à velocidade média na manada, dados esses dois fatos? A ideia darwinista é que a seleção natural favorecerá as zebras mais velozes em detrimento das mais lentas, e, assim, gradualmente a velocidade média de corrida na manada

aumentará. Isso pode levar muitas gerações, se as diferenças na velocidade forem pequenas. Mas pequenas vantagens, acumuladas por numerosas gerações, podem fazer a diferença.

Há três constituintes básicos no processo de evolução por seleção natural. Primeiro, tem de haver *variação* nos objetos considerados; se todas as zebras corressem à mesma velocidade, não haveria uma variação sobre a qual a seleção pudesse agir. Segundo, a variação tem de implicar variação na *aptidão*; se correr rápido não fizesse diferença para a sobrevivência ou reprodução, então a seleção natural não favoreceria as zebras mais rápidas em detrimento das zebras lentas. Terceiro, as características têm de ser *herdadas*; se a prole de progenitores rápidos não fosse mais rápida do que a prole de progenitores lentos, o fato de que as zebras rápidas sobrevivem melhor do que as zebras lentas não mudaria a composição da população na próxima geração. Em suma, a evolução por seleção natural requer que haja *variação hereditária na aptidão* (Lewontin 1970).

A ideia de variação na aptidão é bem fácil de compreender. Mas o terceiro ingrediente — a hereditariedade — requer mais explicação. Duas ideias precisam ser exploradas. Primeiro, as zebras se reproduzem sexualmente. O que significa dizer que a velocidade de corrida é hereditária se cada descendente tem dois progenitores que podem, eles mesmos, diferir na velocidade de corrida? Segundo, precisamos ver por que a falta de hereditariedade pode impedir a população de evoluir, mesmo que a seleção favoreça as zebras velozes em detrimento das lentas.

A ideia moderna de hereditariedade (um conceito estatístico) pode ser entendida examinando-se a Figura 1.1. Suponha que pegamos a velocidade de corrida do macho e da fêmea num par parental e fazemos a sua média; isso é chamado de “velocidade média dos pais”. Nós então registramos a velocidade

de corrida de cada um de seus descendentes. Cada descendente pode ser representado como um ponto — o *eixo x* registra a média da velocidade de corrida de seus progenitores, e o *eixo y* representa a sua própria velocidade de corrida.

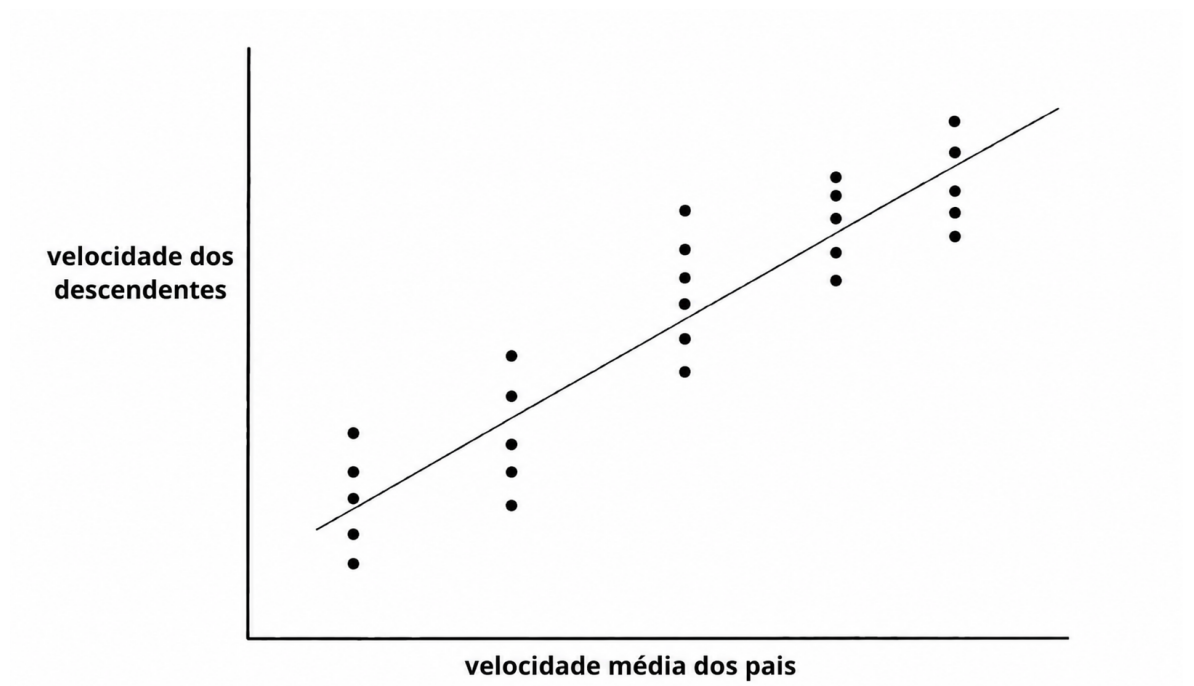


FIGURA 1.1 Pares parentais que são mais rápidos do que a média tendem a ter descendentes que são mais rápidos que a média. A velocidade de corrida é *hereditária*; a linha traçada através dos pontos tem uma inclinação positiva.

Observe que um dado par parental produz descendentes que correm em diferentes velocidades e que dois descendentes podem ter a mesma velocidade, muito embora provenham de progenitores diferentes. A Figura 1.1 mostra, porém, que, *na média, progenitores mais rápidos tendem a ter descendentes mais rápidos*. A linha traçada através desses pontos representa esse fato sobre as médias. Quando dizemos que a evolução por seleção natural requer hereditariedade, isso não significa que os descendentes tenham de ser *exatamente* como os pais. Na verdade, isso quase nunca acontece quando os organismos se reproduzem sexualmente. O que se requer é apenas que os

descendentes “tendam” a se assemelhar a seus progenitores. Essa afirmação sobre a tendência é representada pelo fato de a linha na Figura 1.1 ser ascendente.

Suponha que houvesse hereditariedade zero na velocidade de corrida. Os progenitores diferem em sua velocidade, e os progenitores mais velozes tendem a ter mais descendentes do que os progenitores lentos. Mas, na média, os progenitores mais rápidos produzem a mesma mistura de descendentes velozes e lentos que os progenitores lentos produzem. Se assim for, a linha na Figura 1.1 terá inclinação zero. O que acontecerá nesse caso? A seleção natural permitirá que organismos velozes sobrevivam e cheguem à idade reprodutiva de maneira mais bem-sucedida do que os organismos lentos. Mas a representação mais alta dos organismos rápidos no estágio adulto não terá efeito na composição da população na próxima geração. Os progenitores rápidos produzirão a mesma mistura de descendentes lentos e rápidos que os progenitores lentos produzem. O resultado é que a próxima geração não será diferente da geração anterior. A evolução por seleção natural requer que os traços em evolução sejam hereditários.

Observe que essa descrição da hereditariedade não faz menção aos genes. A descrição envolve a relação entre os fenótipos dos progenitores e da prole. Como então os genes entram na noção de variação hereditária de aptidão? Se perguntarmos *por que* a prole tende a se assemelhar aos progenitores, a explicação pode ser a de que a prole e os progenitores são geneticamente similares. Progenitores rápidos são rápidos e progenitores lentos são lentos pelo menos parcialmente *por causa* dos genes que possuem. Além do mais, essas diferenças genéticas são transmitidas à geração descendente.

Não é inevitável que a inclinação positiva na Figura 1.1 tenha uma explicação genética. É concebível que progenitores velozes sejam mais velozes porque

receberam mais alimentação do que os lentos e que a prole tenda a ter o mesmo regime nutricional que seus progenitores. Se assim fosse, a inclinação positiva teria uma explicação puramente ambiental. Por que a prole tende a se assemelhar a seus progenitores é uma questão empírica. Os genes são uma resposta óbvia, mas não são a única concebível.

Darwin teve a ideia de que as características são biologicamente herdadas. Contudo, a sua teoria sobre o mecanismo da hereditariedade — a sua teoria da *pangênese* — foi uma das muitas tentativas malogradas, no século dezenove, de descrever o mecanismo da hereditariedade. Felizmente, o pensamento de Darwin sobre a seleção natural não exigia que ele tivesse o mecanismo correto em mente; ele precisava apenas da suposição de que a prole se assemelha a seus progenitores. A compreensão contemporânea do mecanismo de hereditariedade provém da obra de Gregor Mendel (1822-1884).

Mencionei anteriormente que Darwin não foi o primeiro biólogo a pensar que as espécies atuais descendiam de ancestrais diferentes delas. Isso também vale para o segundo ingrediente da teoria de Darwin: a ideia de que a seleção natural pode modificar a composição de uma população não era original de Darwin. Mas se a ideia de evolução não era nova, e a ideia de seleção natural também não, o que havia de *novo* então na teoria de Darwin? A inovação de Darwin foi combinar essas duas ideias — propor que a seleção natural é a principal explicação de por que a evolução produziu a diversidade das formas vivas que observamos.

A árvore da vida é o padrão que a evolução produziu. A seleção natural, Darwin conjecturou, é o principal processo que explica o que ocorre nessa árvore. Como mencionado anteriormente, a árvore contém dois tipos de eventos. Consideremo-los em sequência.

Primeiro, a microevolução: as mudanças nas características que aparecem dentro de uma espécie. De forma clara, a ideia de seleção natural se aplica a eventos desse tipo. No exemplo da zebra, o processo começa com uma população na qual todos são lentos. Então, por acaso, um novo organismo aparece. Isso cria a variação sobre a qual a seleção natural pode agir. O resultado final é uma população de zebras rápidas. A seleção natural é apenas metade desse processo, é claro. Inicialmente, tem de haver variação; apenas depois disso é que a seleção natural pode fazer seu trabalho.

Nesse exemplo, a mudança produzida pela seleção natural ocorre dentro de uma única espécie existente. O relato começa com uma população de zebras e termina com aproximadamente a mesma população de zebras. Mas a árvore da vida contém um segundo tipo de evento. Além das mudanças microevolutivas, há a macroevolução: novas espécies supostamente vêm à existência. De que modo a ideia de seleção natural ajuda a explicar esse tipo de evento?

Dois tipos de processos precisam ser considerados. Primeiro, há a ideia de que pequenas mudanças numa espécie fazem a diferença. Uma espécie pode ser alterada por acúmulo gradual de novidades evolutivas. Darwin sugeriu que, quando mudanças desse tipo se acumulam em quantidade suficiente, os ancestrais e os descendentes deveriam ser vistos como membros de espécies diferentes. Observe que esse processo ocorre numa única linhagem. Os evolucionistas o chamam de *anagênese*; ele é ilustrado na Figura 1.2.

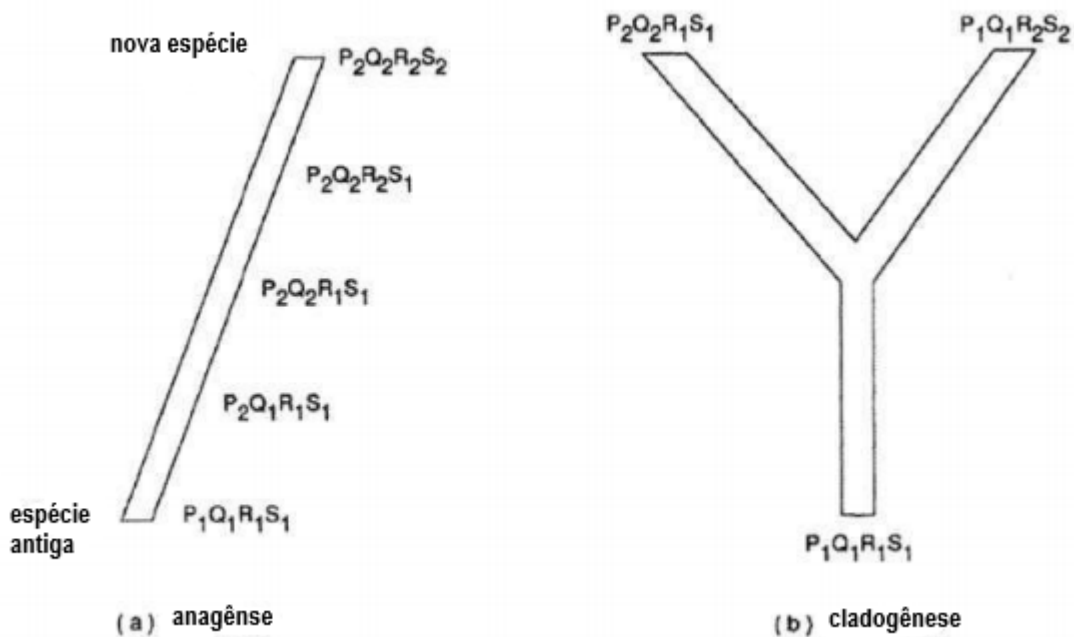


FIGURA 1.2 (a) Na anagênese, uma linhagem única existente passa por uma modificação gradual em suas características. (b) Na cladogênese, uma linhagem parental se divide em duas (ou mais) linhagens.

Poderia toda a especiação ocorrer anagenicamente? Não, se a árvore da vida estiver correta. A anagênese não consegue aumentar o número de espécies que existem. Uma espécie antiga pode ser extinta, e uma espécie antiga pode ser substituída pelo surgimento de uma nova espécie. Mas, onde antes havia apenas uma espécie não pode haver depois mais do que uma.

Darwin vislumbrou um processo pelo qual as espécies aumentam numericamente. É o processo de *cladogênese*, também retratado na Figura 1.2. “Clado” é o termo grego para *ramo*; um processo de ramificação é uma parte indispensável da imagem darwinista.

Como a seleção natural pode desempenhar um papel na cladogênese? A proliferação dos tentilhões nas Ilhas Galápagos é um exemplo apropriado. Inicialmente, alguns indivíduos numa espécie do continente sul-americano

estavam dispersos numa das ilhas. Dispersões ulteriores espalharam esses ancestrais para outras ilhas no arquipélago de Galápagos. As condições locais variavam de ilha para ilha, de modo que a seleção natural levou as diferentes populações a divergirem uma da outra. A seleção natural adapta os organismos às condições sob as quais eles existem; assim, quando organismos similares vivem em diferentes ambientes, é esperado que eles divirjam um do outro. É assim que a seleção natural pode desempenhar um papel importante na origem das espécies. (Os dois processos retratados na Figura 1.2 levantam importantes questões sobre o que é uma espécie, que serão tratadas no Capítulo 6).

O mecanismo darwinista da a seleção natural está mais obviamente em operação nas mudanças em pequena escala que ocorrem numa única linhagem. Porém, Darwin conjecturou que a seleção natural fazia mais do que apenas modestas modificações nas características das espécies existentes. Ele pensava que ela fosse a chave para explicar a origem das espécies. Darwin, contudo, nunca observou um evento de especiação ocorrer; nem observou a seleção natural produzir novas espécies. Se ele não observou tais eventos, como pôde afirmar ter descoberto que as espécies evoluem pelo processo que ele tinha em mente?

Uma linha de argumentação envolvia o fato de que os criadores de plantas e animais eram capazes de modificar as características dos organismos pela seleção artificial. Darwin raciocinou que se os criadores pudessem alterar os organismos domesticados tão profundamente num curto período da história humana, então a seleção natural seria capaz de produzir mudanças muito mais profundas num período muito mais longo do tempo geológico. A sua teoria se baseava, em parte, na ideia de que se um processo pode produzir pequenas mudanças num curto período, será também capaz de produzir mudanças maiores em períodos mais longos.

Anteriormente, eu disse que a teoria evolutiva moderna faz uma distinção entre micro e macroevolução. A primeira inclui a modificação de características dentro da espécie existente; a última cobre a origem e a extinção das espécies. Darwin pensava que um único mecanismo fosse fundamental aos processos tanto no nível micro como no macro. Tratou-se de uma extrapolação ousada, saltando do pequeno para o grande. Tais extrapolações às vezes conduzem a falsidades. Não é inevitável que eventos em escalas temporais diferentes tenham a mesma explicação.

Ao propor essa explicação, Darwin se opunha a uma influente ideia biológica: que há limites para além dos quais uma espécie não pode ser empurrada. É fácil manipular características relativamente menores de uma espécie. Por exemplo, é assim que a seleção artificial produziu diferentes raças de cães. Mas poderia a seleção, operando sobre os membros de uma espécie, produzir uma nova espécie? Ao dizer que sim, Darwin contrariou a ideia de que as espécies são fixas.

É importante ver que esse desacordo sobre a maleabilidade das espécies não foi resolvido por qualquer observação simples durante a vida de Darwin. Isso não significa que Darwin não tivesse evidências a favor de sua posição; significa que o seu argumento era mais complexo do que poderia parecer à primeira vista.

As coisas são muito mais diretas hoje. Os biólogos atuais já observam eventos de especiação. Na verdade, eles já os causaram. Como será discutido no Capítulo 6, uma ideia padrão (embora não incontroversa) sobre as espécies é a de que elas são reprodutivamente isoladas umas das outras. Dizemos que duas populações contemporâneas pertencem a espécies diferentes se não puderem, por cruzamentos entre si, produzir descendentes férteis viáveis. Os botânicos descobriram que a substância química *colchicina* causa *ploidia*, uma

modificação no número de cromossomos encontrados num organismo. Por exemplo, pelo uso da colchicina, o botânico consegue produzir plantas tetraploides, que são reprodutivamente isoladas de seus progenitores diploides. A população descendente e a parental satisfazem à exigência do isolamento reprodutivo. Temos agora evidência *observacional* de que os limites das espécies não são imutáveis.

Em suma, Darwin desenvolveu uma tese sobre o padrão e uma tese sobre o processo. A tese sobre o padrão é a de que todos os organismos terrestres são aparentados genealogicamente; a vida forma uma árvore na qual todas as espécies contemporâneas têm um ancestral comum, caso retornemos suficientemente no tempo. A tese sobre o processo é a de que a seleção natural é a principal causa da diversidade que observamos entre as formas vivas. Contudo, nenhuma dessas teses relatava diretamente aquilo que Darwin viu. Isso levanta a questão de como um cientista pode reunir evidências a favor de uma hipótese que vão além daquilo que é diretamente observado. Tratarei desse problema no Capítulo 2.

1.4 Particulares históricos e leis gerais

Algumas ciências tentam descobrir leis gerais; outras visam desvelar sequências particulares de eventos históricos. Não é que as ciências “hard” façam apenas a primeira coisa, e as ciências “soft” busquem unicamente a última. Cada disciplina ampla contém subáreas que diferem no modo como enfatizam uma tarefa ou a outra.

Considerando a física, compare os diferentes problemas de investigação que um físico e um astrônomo poderiam investigar. O físico de partículas poderia procurar identificar princípios gerais que regem certos tipos de partículas em colisão. As leis a serem estabelecidas descrevem qual seria o resultado de tal

colisão, não importa *onde* e *quando* isso ocorra. É característico de nossa concepção das leis que elas sejam *universais*: elas não estão limitadas a regiões particulares do espaço e do tempo.

As leis tomam a forma de enunciados *se/então*. A lei da gravitação universal de Isaac Newton diz que a atração gravitacional entre quaisquer dois objetos é diretamente proporcional ao produto de suas massas e inversamente proporcional ao quadrado da distância entre eles. A lei não diz que o universo contém dois, quatro ou um número qualquer de objetos. Ela apenas diz o que seria verdadeiro *se* o universo contivesse objetos com massa.

Em contraste, os astrônomos tipicamente se interessarão em obter informação sobre um único objeto. Concentrando-se numa estrela distante, eles poderiam tentar inferir sua temperatura, sua densidade e seu tamanho. Os enunciados que fornecem informação desse tipo não são da forma *se/então*. Tais enunciados descrevem particulares históricos e não expressam leis.

Essa divisão entre ciências *nomotéticas* (“nomos” é a palavra grega para *lei*) e *históricas* não significa que cada ciência seja exclusivamente de um tipo ou de outro. O físico de partícula poderia descobrir que as colisões que lhe interessam ocorrem na superfície do sol; se assim for, um estudo detalhado desse objeto particular poderia ajudar a inferir uma lei geral. Simetricamente, o astrônomo interessado em obter uma descrição acurada de uma estrela poderia usar várias leis que lhe ajudassem a fazer inferências.

Embora o físico de partículas e o astrônomo possam recorrer tanto a leis gerais quanto a particulares históricos, podemos separar os seus empreendimentos fazendo uma distinção entre *meios* e *fins*. O problema do astrônomo é histórico porque o objetivo é inferir as propriedades de um objeto particular; o astrônomo usa as leis apenas como um meio. A física de partículas, por outro

lado, é uma disciplina nomotética porque seu objetivo é inferir leis gerais; as descrições dos objetos particulares são relevantes apenas como meios.

A mesma divisão existe na biologia evolutiva. Quando um sistematicista infere que os seres humanos são mais próximos dos chimpanzés do que dos gorilas, essa proposição filogenética descreve uma árvore genealógica que conecta três espécies. A proposição é do mesmo tipo lógico que a proposição de que Alice é mais próxima de Betty do que de Carl. A árvore genealógica pertencente à espécie claramente conecta objetos *maiores* do que a árvore genealógica que conecta organismos individuais. Mas essa diferença diz respeito apenas ao tamanho dos objetos na árvore, não ao tipo de proposição envolvida. Reconstruir as relações genealógicas é o objetivo da *ciência histórica*.

Isso também vale, em grande parte, para a paleobiologia. Examinar os fósseis permite ao biólogo inferir que várias extinções em massa ocorreram. Os paleobiólogos identificam quais as espécies sobreviveram a esses eventos e quais não. Eles tentam explicar por que a extinção em massa ocorreu. Por que algumas espécies sobrevivem enquanto outras não? De maneira similar, um historiador da nossa própria espécie poderia tentar explicar o extermínio em massa dos índios sul-americanos durante a conquista espanhola. Uma vez mais, as unidades descritas diferem em tamanho. O paleobiólogo se concentra na espécie como um todo; um historiador do passado humano descreve seres humanos individuais e populações locais.

A reconstrução filogenética e a paleobiologia tratam do passado distante. Mas as ciências históricas, do modo como uso o termo, geralmente visam caracterizar objetos que também existem no presente. Um naturalista de campo pode rastrear frequências gênicas ou fenotípicas numa população particular. Foi isso o que fez Kettlewell (1973) em sua investigação sobre o melanismo industrial na mariposa sarapintada (*Biston betularia*). O projeto

consistia em descrever e explicar um conjunto de mudanças. Os naturalistas de campo geralmente pretendem caracterizar objetos particulares, não inferir leis gerais.

Existe leis gerais na biologia evolutiva? Embora alguns filósofos (Smart 1963; Beatty 1981) digam que não, quero enfatizar a existência de muitas generalizações do tipo *se/então* interessantes, abundantes na teoria evolutiva.

Os biólogos raramente as chamam de “leis”; “modelo” é o termo preferido. Quando os biólogos especificam um modelo de um determinado tipo de processo, eles descrevem as regras pelas quais esse sistema muda. Os modelos têm o formato característico *se/então* ao qual associamos às leis científicas. Esses formalismos matemáticos dizem o que aconteceria *se* certo conjunto de condições fosse satisfeito por um sistema. Não dizem *quando*, *onde* ou *com que frequência* essas condições são satisfeitas na natureza.

Considere um exemplo. R. A. Fisher (1930), um dos fundadores da genética de populações, descreveu um conjunto de suposições que implicam que a razão sexual numa população deveriam evoluir para 1:1 e permanecer nesta. O cruzamento tem de ser aleatório e os pares parentais têm de diferir na mistura de filhos e filhas que produzem (e essa diferença tem de ser hereditária). Fisher conseguiu mostrar, dadas essas suposições, que a seleção favorecerá os pares parentais que produzirem apenas o sexo minoritário. Por exemplo, se a geração da prole tem mais machos do que fêmeas, um par parental que produza o maior número de filhas será favorecido. Se a razão sexual na população for enviesada, a seleção favorecerá características que reduzam esse viés. O resultado é uma mistura equilibrada de machos e fêmeas.

O modelo de Fisher considera três gerações — os progenitores produzem a segunda geração [geração de filhos], que então produz a terceira [geração dos

netos]. Qual a mistura de filhos e filhas uma mãe deveria produzir se quiser maximizar o seu número de netos? Se há N indivíduos na geração de netos, e se a segunda contém m machos e f fêmeas, então, em média, um filho produz N/m netos, enquanto, em média, uma filha N/f netos. Uma mãe, por isso, obtém um benefício de N/m de cada um de seus filhos e um benefício de N/f de cada uma de suas filhas: esses “benefícios” são o número de netos que filhos e filhas lhe dão. Assim, os indivíduos da segunda geração que estão em minoria sexual têm, em média, mais descendentes. Assim, a melhor estratégia [maximizadora] para uma mãe é produzir descendentes apenas da minoria sexual. Por outro lado, se a razão sexual na geração dos filhos é 1:1, uma mãe não se sairá melhor que outras na população caso tenha uma mistura desequilibrada de filhos e filhas. Uma razão sexual 1:1 é um equilíbrio estável. Uma descrição mais exata do argumento de Fisher aparece no Quadro 1.3.

Quadro 1.3: O argumento de Fisher sobre a razão sexual

O texto principal ofereceu uma exposição simplificada do argumento de Fisher. Na verdade, Fisher não concluiu que deveria haver um *número igual* de machos e fêmeas, mas que deveria haver um *investimento igual*. Uma mãe tem um suprimento total de energia (T), que ela pode usar para produzir a mistura de filhos e filhas. Suponha que p seja a porcentagem de energia que ela aloca para os filhos, que o nascimento de cada um dos filhos custa c_m unidades de energia e que um filho traz b_m unidades de benefício. Com uma representação similar dos custos e benefícios das filhas, o benefício total de uma mãe de seus filhos e filhas é

$$b_m[pT/c_m] + b_f[(1-p)T/c_f].$$

Suponha que todas as mães que residem (as “residentes”) na população alocam p e $(1-p)$ de seus recursos para os filhos e as filhas, respectivamente. Quando é

Quadro 1.3: O argumento de Fisher sobre a razão sexual

que uma mãe se sairá melhor abandonando esse comportamento — *i.e.*, alocar p^* e $(1 - p^*)$ para os filhos e filhas (sendo $p \neq p^*$)? Essa mãe original fará melhor do que as outras mães precisamente quando

$$b_m[p^*T/c_m] + b_f[(1 - p^*) T/c_f] > b_m[pT/c_m] + b_f[(1 - p) T/c_f],$$

por simplificação, temos

$$(b_m/c_m - b_f/c_f) (p^* - p) > 0.$$

Lembre-se, do texto principal, que um filho fornece um benefício de N/m e uma filha o benefício de N/f . Substituindo os termos de benefício na expressão acima por esses termos, temos

$$(N/mc_m - N/fc_f) (p^* - p) > 0.$$

Quando as residentes investem igualmente nos filhos e nas filhas ($m_c = m_f$), nenhuma estratégia mutante pode se sair melhor do que a estratégia residente. E quando as residentes investem *desigualmente*, uma estrategista mutante se sairá melhor que as residentes investindo exclusivamente no sexo no qual os residentes *subinvestiram*.

De que modo o investimento em ambos os sexos afeta os números de filhos e filhas produzidos? Nos seres humanos, os machos têm uma taxa de mortalidade maior, pré-natal e pós-natal. Isso significa que a média de filhos custa menos que a média de filhas. Nesse caso, o investimento igual implica que um excesso de machos é produzido no nascimento, que é o que observamos.

O argumento de Fisher pressupõe que há um cruzamento aleatório na primeira geração. As implicações dessa suposição foram primeiramente exploradas por Hamilton (1967). Se houver um cruzamento estrito irmão/irmã, então os progenitores maximizarão o número da geração de netos produzindo, em sua progênie, uma razão sexual enviesada para fêmeas.

O elegante modelo de Fisher está matematicamente correto. Se houver vida em galáxias distantes que satisfaçam essas suposições iniciais, então uma razão sexual 1:1 terá de evoluir. Assim como a lei universal da gravitação de Newton, o modelo de Fisher não se aplica, limitadamente, a algum lugar ou tempo particular. E, assim como o modelo de Fisher pode ter milhões de aplicações, ele também pode não ter nenhuma. O modelo é um enunciado *se/então*; ele deixa em aberto a possibilidade de que os *ses* não sejam satisfeitos. São os naturalistas de campo que têm a tarefa de dizer se as suposições de Fisher se aplicam a essa ou aquela população específica.

Ao decidir se algo é uma lei ou uma hipótese histórica, é preciso ter clareza sobre qual *proposição* estamos querendo classificar. Por exemplo, perguntar se a “seleção natural” é uma lei não tem sentido até que se especifique qual proposição acerca da seleção natural está em questão. Dizer que a seleção natural é responsável pelo fato de os seres humanos possuírem polegares oponíveis é estabelecer uma hipótese histórica; mas dizer que a seleção natural levará a uma razão sexual equilibrada nas circunstâncias em que Fisher descreveu é estabelecer uma lei. (As leis evolutivas serão discutidas adiante, na Seção 3.4).

Embora a inferência de leis e a reconstrução da história sejam objetivos científicos distintos, eles geralmente são perseguidos conjuntamente de maneira bem-sucedida. Os teóricos esperam que seus modelos não sejam vácuos; eles querem que eles sejam aplicados ao mundo real dos organismos vivos. Do mesmo modo, os naturalistas que descrevem o presente e o passado de espécies particulares geralmente o fazem com o fito de fornecer dados que têm uma importância teórica mais ampla. As disciplinas nomotéticas e históricas na biologia evolutiva têm muito a aprender uma com a outra.

Um exemplo de um problema particularmente recalcitrante na teoria atual pode ajudar a tornar isso claro. Atualmente não entendemos por que a reprodução sexuada é tão dominante. O problema não é que os teóricos não consigam construir modelos nos quais a reprodução sexuada é vantajosa. Há vários desses modelos, cada um deles matematicamente correto. Entretanto, há muitos modelos que mostram que, sob condições específicas, a reprodução sexuada será *desvantajosa*.

A dificuldade não é que os modelos estejam errados enquanto enunciados do tipo *se/então*, mas que geralmente falham na aplicação à natureza. No mundo real, algumas espécies são sexuadas, enquanto outras não. Essas espécies diferentes vivem sob uma variedade de condições, diferindo também em seu pano de fundo filogenético. O que gostaríamos de ter é um modelo que se adequasse à diversidade que observamos. Até agora nenhum modelo fez isso.

Se a construção de modelos (a busca por leis) procedesse independentemente da história natural, a evolução da reprodução sexuada não seria desconcertante. Um modelo pode facilmente mostrar como essa reprodução *poderia* ter evoluído; *se* as suposições do modelo fossem satisfeitas por alguma população natural, essa população desenvolveria uma maneira sexuada de reprodução. É uma questão histórica se essa ou aquela população efetivamente satisfizeram as suposições do modelo. Só podemos dizer por que a reprodução sexuada evoluiu se combinarmos leis e história.

1.5 As causas da evolução

Embora os dados da história natural sejam indispensáveis à construção de modelos evolutivos, há espaço para que a construção de modelos se descole dos detalhes daquilo observamos. Fisher (1930, pp. viii-ix) esclarece muito bem essa distinção ao observar que “nenhum biólogo prático interessado na

reprodução sexuada seria levado a explorar as consequências detalhadas experienciadas por organismos com três ou mais sexos; porém, o que mais ele deveria fazer se seu interesse for compreender por que os sexos são, de fato, sempre dois?” Em geral, entendemos o mundo efetivo localizando-o num espaço mais amplo de possibilidades.

Os modelos mapeiam as possíveis causas da evolução. Quais são essas possíveis causas? Já mencionei a *seleção natural*; a variação hereditária de aptidão pode produzir evolução. E na Seção 1.1, expliquei como o *sistema de cruzamento* numa população pode modificar as frequências de diferentes genótipos. Há outras causas possíveis ainda.

As frequências gênicas podem mudar por causa da *mutação*. Uma população que seja 100 por cento A pode se afastar desse estado homogêneo caso os genes A sofram mutação para a . Um modelo do processo mutacional considera tanto a taxa de mutação direta (de A para a) e a taxa de mutação reversa (de a para A). Quando as únicas influências nas frequências gênicas nesse loco são essas duas taxas de mutação, a população evoluirá para um equilíbrio da frequência gênica determinada apenas pelas taxas de mutação.

Outra possível causa da evolução é a *migração*. Os genes migrantes podem entrar e sair de uma população. A situação é similar à descrita nos modelos de pressão de mutação. A taxa de genes entrando e saindo pode mudar a frequência gênica da população para um valor de equilíbrio.

A *deriva genética aleatória* também pode modificar as frequências gênicas (Kimura 1983). Considere uma população haploide na qual há 100 indivíduos jovens. Num dado loco, 50 por cento têm um gene A e 50 por cento, a . Suponha que esses indivíduos tenham a mesma chance de sobreviver até a idade adulta. Isso quer dizer que a frequência gênica na idade adulta tem de ser

precisamente 50/50? A resposta é não. Dizer que indivíduos *A* têm a mesma chance de sobreviver que os indivíduos *a* não significa que eles vão sobreviver seguindo exatamente os mesmos números. Se lançarmos uma “moeda justa (ou honesta)”, as chances de sair cara são as mesmas de sair coroa. Mas isso não quer dizer que, numa rodada de 100 arremessos, terão de sair exatamente 50 caras e 50 coroas. Pela mesma razão, os genes em uma população podem ser seletivamente equivalentes e ainda assim mudarem sua frequência devido ao *acaso*.

Mencionei na Seção 1.1 que a definição de evolução como mudança na frequência gênica é demasiado restritiva. A evolução pode também ocorrer quando há mudança nas frequências de várias combinações de genes. A *recombinação* é um processo importante que pode fazer acontecer tal mudança. Considere um indivíduo diploide que é heterozigoto nos locos *A* e *B*. Como representado na Figura 1.3, esse indivíduo tem *A* e *B* num cromossomo, e *a* e *b*, no outro. A recombinação ocorre quando os dois cromossomos passam pelo processo de *permutação* [*crossing over*, em inglês]. O resultado é que *A* e *b* terminam no mesmo cromossomo, assim como *a* e *B*.

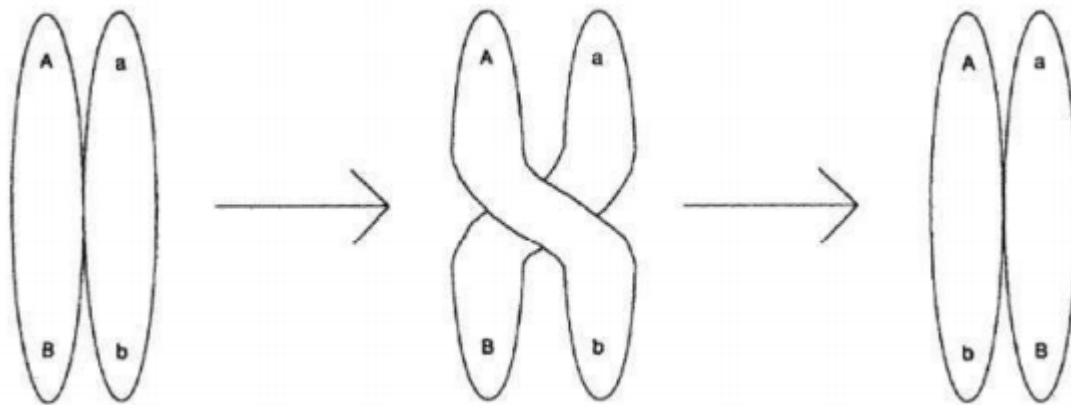


Figura 1.3 Um duplo heterozigoto passando por recombinação através do *crossing over*.

Suponha que numa população inicialmente todos os indivíduos são homozigotos para *A*, no loco-*A*, e homozigotos para *B*, no loco-*B*. Ocorre então uma mutação no loco-*A*; surge uma cópia de *a*. A seguir, em outro organismo, uma mutação ocorre no loco-*B*, introduzindo uma cópia de *b*. As três configurações de organismos agora presentes na população são exibidas na Figura 1.4.

Esses três tipos de indivíduos a seguir se cruzam entre si, cada um formando gametas. Note que há apenas três tipos de gametas na população; um gameta pode ser *AB*, *aB* ou *Ab*. Sem a recombinação, nenhum gameta será *ab* (o que significa que *a* e *b* não podem ter uma representação de 100 por cento na população). A recombinação é um processo importante porque pode enriquecer a amplitude da variação. A mutação produz novos genes *separados*; a recombinação produz novas *combinações* de genes no mesmo cromossomo.

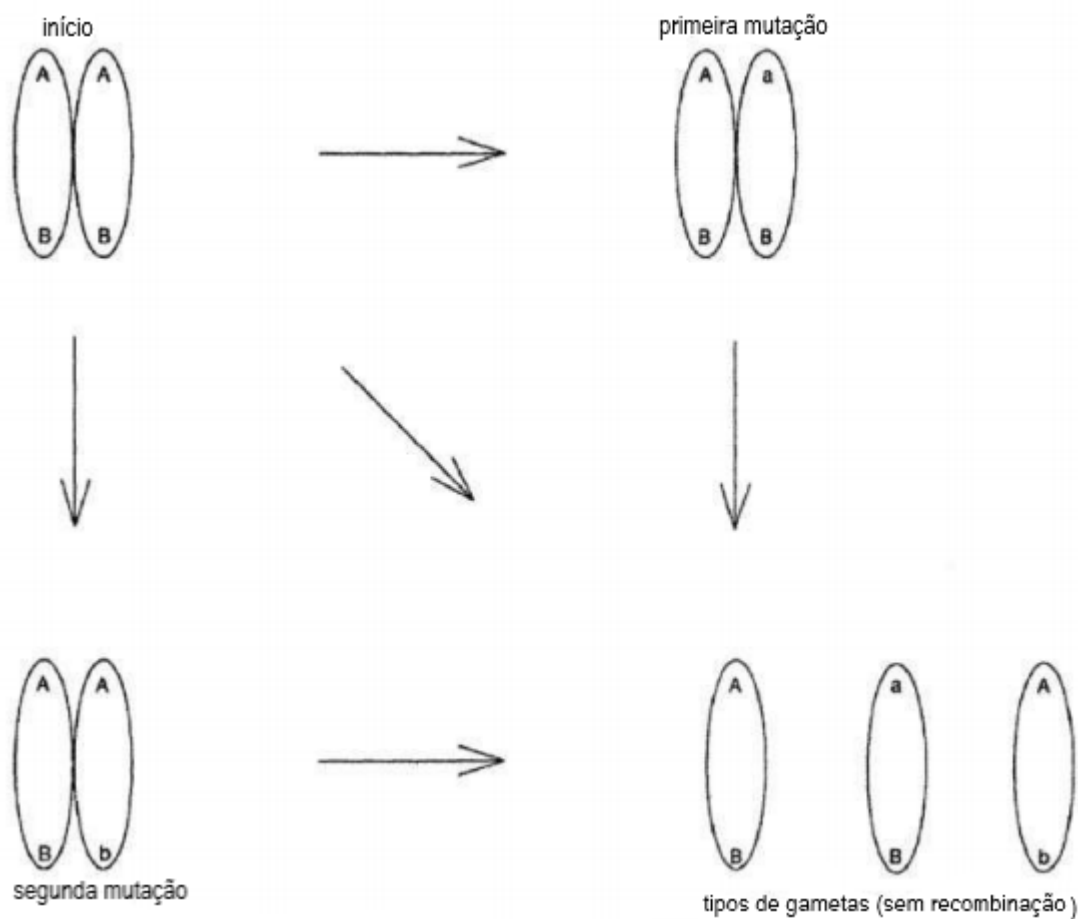


FIGURA 1.4 Formação de gametas sem recombinação. Observe que nenhum gameta contém *a* e *b* ao mesmo tempo.

As causas anteriormente listadas não precisam ocorrer sozinhas. Numa dada população, a seleção, a mutação, a migração, a recombinação, o padrão de cruzamento e a deriva genética podem todos contribuir simultaneamente para as mudanças nas frequências resultantes. Os modelos simples de evolução descrevem o que acontecerá quando uma dessas forças agir sozinha. Modelos mais complexos descrevem como duas ou mais dessas forças agem simultaneamente. Uma vez que as populações no mundo real estão sob influência de uma multiplicidade de causas, uma maneira de tornar um modelo mais realista é aumentar sua complexidade com a introdução de mais variáveis.

Além de identificar as consequências que essas causas da evolução podem ter na composição de uma população, a biologia evolutiva também descreve o que pode ter gerado essas causas. As mutações podem causar a evolução, mas o que causa uma mutação? Atualmente, sabemos bastante sobre a maneira pela qual agentes mutagênicos no ambiente (a radiação do sol, por exemplo) podem produzir mutações. Além de compreender as *consequências* da mutação, também temos alguma compreensão de suas *fontes*.

A mesma compreensão dupla está disponível para outras causas da evolução. Uma geneticista de populações pode descrever aquilo que ocorrerá às frequências gênicas num loco quando indivíduos com genótipos diferentes variam quanto às suas capacidades de sobreviver e reproduzir. Os modelos desse tipo descrevem as consequências das diferenças de aptidão. Uma questão à parte diz respeito às fontes da seleção: quando a seleção natural favorecerá uma variante em detrimento da outra?

Já citei o modelo da evolução da taxa sexual de Fisher, que descreve como a mistura de filhos e filhas produzidos por um par parental afeta o sucesso reprodutivo do par. Esse modelo descreve como as diferenças fenotípicas entre os organismos podem gerar diferenças na aptidão. Outro exemplo diz respeito ao contraste entre os organismos que são *especialistas* e os que são *generalistas*. Os generalistas mantêm suas vidas de diferentes formas; os especialistas são mais limitados naquilo que fazem, embora geralmente sejam melhores em sua especialidade do que o generalista. Intuitivamente, um organismo que vive num ambiente heterogêneo se sairá melhor como um generalista, e um organismo que vive num ambiente homogêneo se sairá melhor especializando-se. Aqui, estamos descrevendo como as relações entre organismo e ambiente podem levar a seleção natural a favorecer algumas

variantes sobre outras. Ideias como essa descrevem as fontes das diferenças seletivas.

Em suma, modelos na teoria evolutiva descrevem tanto as fontes como as consequências das diferentes causas da evolução. Essa divisão entre dois empreendimentos teóricos é exibida na Figura 1.5.

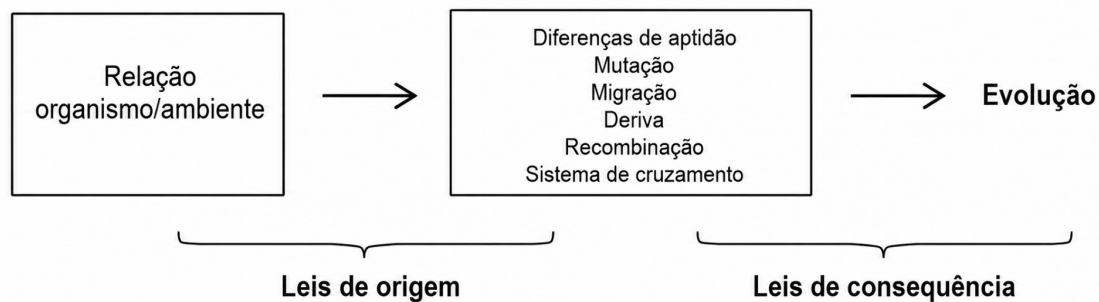


Figura 1.5 Os modelos na biologia evolutiva fornecem tanto leis de origem quanto leis de consequência para as causas da evolução.

Os geneticistas de populações geralmente exploram as consequências das leis da evolução. Uma vez especificadas as magnitudes de várias causas, um modelo de genética de populações nos permite computar as consequências evolutivas. Não compete a tais modelos dizer *por que* um genótipo é mais apto do que outro, ou *por que* há uma diferença entre as taxas de mutação direta e reversa em algum loco. A ecologia evolutiva, por outro lado, visa geralmente formular modelos evolutivos sobre as fontes das pressões evolutivas.

Como notado na seção anterior, o principal propósito da construção de modelos evolutivos sobre as possíveis causas da evolução é aplicá-los ao mundo real. Queremos saber não apenas o que *pode* causar a evolução, mas o que de fato a causou. Podemos fazer essa pergunta sobre uma única característica numa única espécie (“Por que ursos polares têm a pele

branca?”). Podemos também levantar essa mesma questão sobre várias espécies, perguntando por que essas espécies diferem uma da outra (“Por que o rinoceronte indiano tem um chifre e o rinoceronte africano tem dois?”).

Uma das questões mais controversas na teoria evolutiva atual diz respeito à importância da seleção natural como causa da evolução. É óbvio que a seleção é uma causa *possível*; a questão é: quanto importante ela tem sido no curso *real* da evolução? Muitos biólogos evolutivos procuram automaticamente por explicações em termos de seleção natural; outros pensam que a importância da seleção natural tem sido exagerada e que o argumento que aposta em muitas explicações seletcionistas é descuidado. Esse debate sobre o *adaptacionismo* será discutido no Capítulo 5.

1.6 Os domínios da biologia e da física

A física trata de todo e qualquer objeto que é *feito de matéria*. A biologia trata de objetos que são coisas *vivas*. E a psicologia trata de objetos com *mentes*. Embora essas afirmações exijam algum refinamento, elas são aproximadamente precisas. Cada uma delas descreve o *domínio* da ciência em questão. Cada uma nos diz que classe de objetos deveríamos considerar se quisermos determinar se uma generalização proposta na física, na biologia ou na psicologia está correta.

De que modo esses domínios se relacionam? Começemos com a relação da biologia com a física. A Figura 1.6 apresenta duas propostas. A primeira, que vou chamar de *fisicismo*, sustenta que todas as coisas vivas são objetos físicos. Se você pegar um organismo, não importando a sua complexidade, e parti-lo em seus constituintes, você encontrará matéria, e apenas matéria. As coisas vivas são feitas dos mesmos ingredientes básicos que as coisas não vivas. A diferença está em como esses ingredientes básicos são misturados.

O *vitalismo*, pelo menos em algumas de suas formulações, rejeita o *fisicismo*. Ele sustenta que as coisas vivas são vivas porque contêm um ingrediente imaterial: um *élan vital* (termo de Henri Bergson) ou uma *enteléquia* (termo aristotélico usado por Hans Driesch). O vitalismo, portanto, sustenta que alguns objetos no mundo não são puramente físicos.

De acordo com o vitalismo, dois objetos poderiam ser fisicamente idênticos mesmo que um deles estivesse vivo e o outro, não. O primeiro poderia conter o ingrediente imaterial que confere a vida, enquanto o segundo, não. Os fisicistas troçam disso. Eles sustentam que se dois objetos são fisicamente idênticos, eles necessitam ter as mesmas propriedades biológicas; estejam vivos ou não (discussão à qual retornarei na Seção 3.5).

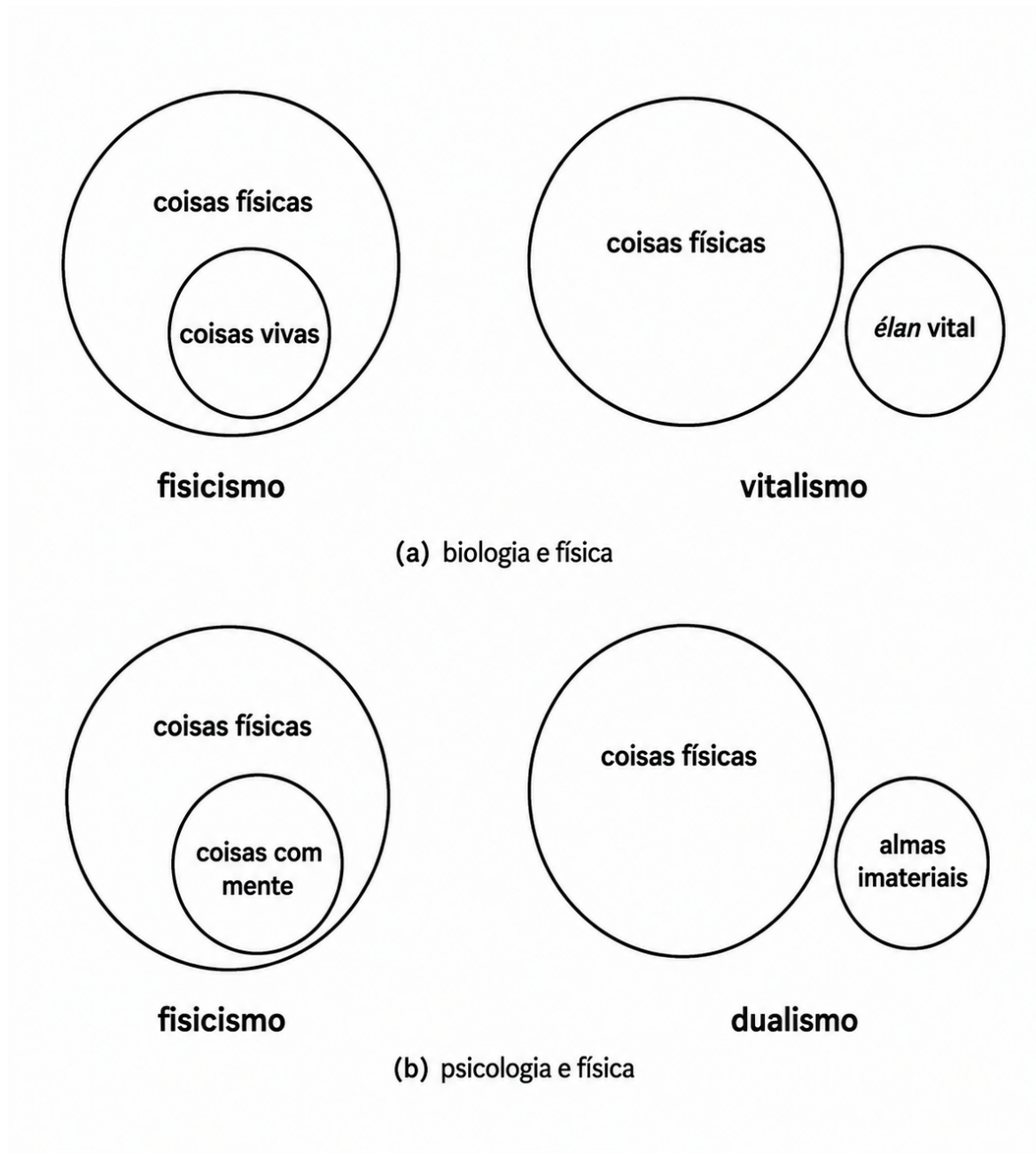


FIGURA 1.6 (a) O fisicismo sustenta que todas as coisas vivas são feitas de matéria e nada mais, ao passo que o vitalismo diz que as coisas vivas contêm uma substância imaterial: um *élan vital*.
(b) Na filosofia da mente, fisicistas e dualistas discordam quanto a alma ser feita de uma substância imaterial.

É mais fácil de considerar seriamente o vitalismo quando a ciência é ignorante acerca daquilo que está por trás dos vários processos biológicos. Por exemplo, antes de a base física da respiração ser compreendida, era possível sugerir que os organismos são capazes de respirar somente porque são animados por um princípio de vida imaterial. Similarmente, antes da biologia molecular ter

explicado um bocado da base física da hereditariedade, era possível pensar em teorias vitalistas sobre como os progenitores influenciam as características de sua prole. O progresso da ciência tornou implausíveis tais afirmações sobre a respiração e a hereditariedade.

Há, contudo, problemas na biologia que continuam não resolvidos. A área do desenvolvimento (ontogenia) está repleta de questões não respondidas. Como um embrião de uma única célula pode produzir um organismo no qual há diferentes tipos de células especializadas? Como esses tipos de células se organizam em sistemas de órgãos? Nenhuma explicação fisicista adequada está atualmente disponível; por que então não tentar uma explicação vitalista dos processos ontogênicos? O problema a ser reconhecido é que o vitalismo não se torna plausível só porque atualmente não dispomos de uma explicação física. Para que o vitalismo se torne plausível, uma linha de defesa mais direta tem de ser oferecida.

Outra característica especial das coisas vivas merece consideração. Os organismos são sistemas orientados a objetivos (sistemas teleológicos); eles agem de modo a alcançar seus fins de sobrevivência e reprodução. Essa observação exige que postulemos a existência de um ingrediente imaterial nas coisas vivas que as direciona para aquilo de que elas precisam? Como veremos na Seção 3.7, a teoria da seleção natural nos permite formular uma explicação desse fato sobre os organismos sem que recorramos ao vitalismo.

O vitalismo hoje em dia desfruta de baixa reputação entre os biólogos porque nenhum argumento positivo forte para sustentá-lo jamais foi construído. Além disso, o progresso da ciência tem aumentado enormemente a nossa compreensão das bases físicas dos processos da vida. É uma hipótese de trabalho sólida (que poderia, ainda que dificilmente, se mostrar equivocada) que as coisas vivas nada mais são do que amontoados estruturados de matéria.

Há um paralelo interessante entre a questão do vitalismo e a questão que, em filosofia da mente, é chamada de o problema mente/corpo (Figura 1.6b). De que modo o domínio da psicologia, que inclui qualquer objeto que tenha uma mente, relaciona-se com o domínio da física? O fisicismo sustenta que todo e qualquer objeto que possua propriedades psicológicas é uma coisa física. O dualismo mente/corpo, em contraste, sustenta que a mente é uma substância imaterial, distinta do corpo.

René Descartes (1596-1650) produziu alguns argumentos engenhosos a favor do dualismo. Aqui não é o lugar para revê-los, mas vale notar que Descartes não baseou seu argumento no fato de que a física de sua época não conseguia explicar a mente em todos seus aspectos. Ele tentou oferecer um argumento positivo sustentando que a mente e o corpo são distintos.

A principal dificuldade para o dualismo tem sido dar conta das aparentes interações causais existentes entre o mental e o físico. Por exemplo, tomar aspirina faz com que a dor de cabeça passe, e as crenças e os desejos das pessoas podem colocar seus corpos em movimento. Se a mente é imaterial, então ela não ocupa espaço. Mas se ela carece de localização espacial, como pode estar causalmente conectada ao corpo? Quando dois eventos estão causalmente conectados, normalmente esperamos que um sinal físico passe de um para o outro. Como pode um sinal físico emergir da mente, ou ser enviado até ela, se ela não está em lugar nenhum?

Por conta de dificuldades desse tipo, os dualistas às vezes abandonam a ideia de que a mente e o corpo interagem causalmente. Eles tentam argumentar que a diminuição da dor de cabeça se segue à ingestão da aspirina, embora nenhum processo causal conecte os dois eventos. Esse recuo, porém, enfrenta dificuldades por si próprio. Sem conexões causais, as muitas regularidades que conectam a mente e o corpo parecem ser coincidências cósmicas. Sem dúvida

alguma, é preferível ser capaz de explicar tais regularidades como o resultado de conexões causais. O fisicismo consegue dar sentido a essas conexões causais; o dualismo nunca foi capaz de fazê-lo. Assim como favorece o fisicismo no problema mente/corpo, esta razão também favorece o fisicismo em relação ao vitalismo no domínio da biologia.

1.7 Explicações biológicas e explicações físicas

Adotar uma perspectiva fisicista do domínio da biologia quer dizer simplesmente que se aceita a ideia de que as coisas vivas são objetos físicos. É importante notar que essa tese não diz qual é a relação entre as *explicações biológicas* e as *explicações físicas*. Ainda que as coisas vivas sejam feitas de matéria e nada mais, resta o fato de que os vocabulários da biologia e da física são radicalmente diferentes. Os físicos falam sobre partículas elementares, espaço-tempo e estados de sistemas quânticos; os biólogos evolutivos falam sobre filogênese, ecossistemas e coeficientes de endocruzamento. Mesmo que o domínio da biologia seja incluído no domínio da física, o vocabulário da biologia e o vocabulário da física em pouco se sobrepõem. As explicações em biologia são produzidas no vocabulário específico da biologia; e as explicações na física usam o vocabulário específico da física. A questão é como esses dois tipos de explicação se encaixam.

É bastante claro que a física explica alguns fatos que não têm uma explicação biológica. Por exemplo, a biologia nada tem de importante a contribuir para a nossa compreensão de por que os planetas se movem em órbitas elípticas. Mas consideremos agora a relação da biologia com a física a partir da outra direção: é verdade que todo fato explicado pela biologia pode também ser explicado pela física? Essa é uma maneira de perguntar se a biologia *se reduz* à física.

Se dissermos que tudo na biologia *pode* ser explicado pela física, isso significa que *pode em princípio* ou que *pode na prática*? Explicabilidade em princípio significa que uma física idealmente completa seria capaz de dar conta de todos os fenômenos biológicos. Explicabilidade na prática significa que podemos explicar todos os fenômenos biológicos com a física que possuímos atualmente.

De que modo a física atual pode ser aplicada a problemas na biologia? É claro que há muitas áreas da biologia para as quais temos pistas de como fazer isso. Já mencionei duas: a evolução do sexo e o campo do desenvolvimento ontogenético. Embora não haja razão para duvidar de que esses fenômenos *sejam consistentes com* as nossas melhores teorias físicas atuais, ninguém faz a menor ideia de como a física poderia fazer isso.

Mesmo no que diz respeito a fenômenos que são bem entendidos biologicamente, os cientistas pouco têm se preocupado em explorar como a física poderia ser usada para fornecer as explicações. Novamente o argumento da taxa sexual, de Fisher, fornece um exemplo útil. Embora esse modelo nos permita entender por que a taxa sexual é 1:1 em algumas populações, ele não diz absolutamente nada sobre a natureza da matéria da qual os organismos são compostos. Novamente, não há razão para negar que o modelo de Fisher *seja consistente com* a física aceita atualmente; mas não está, de modo algum, claro como a física moderna poderia ser usada para explicar aquilo que o modelo de Fisher nos permite explicar.

Mudemos então a questão para o reino da redutibilidade em princípio. Uma vez que entendamos a evolução do sexo (ou de algum outro fenômeno) dentro do enquadramento da teoria evolutiva (supondo que isso venha a ocorrer!), uma vez que já tenhamos um conjunto completamente adequado de teorias físicas, e uma vez que vejamos como essas teorias físicas e biológicas se

conectam, seremos então capazes de explicar a evolução do sexo do ponto de vista da física?

Há vários *ses* nessa pergunta. E note que, ainda que a resposta seja positiva, ela nada nos diria sobre como a pesquisa atual deveria ser conduzida. Ainda que a biologia seja *em princípio* redutível à física, isso não significa que a melhor maneira de avançar o nosso entendimento atual dos problemas biológicos seja pensando sobre quarks e espaço-tempo. Talvez uma ciência completa fosse capaz de unificar a biologia e a física, mas essa afirmação sobre um futuro hipotético nada diz sobre como deveríamos conduzir as nossas investigações no presente.

Assim, a tese da redutibilidade em princípio não parece ter muitas consequências metodológicas para a prática científica atual. Contudo, ela ainda tem algum interesse filosófico porque gostaríamos de entender como os objetivos de diferentes ciências se encaixam. Discutirei esse problema mais adiante, na Seção 3.5.

Sugestões de leitura

Sober, Elliot. *Philosophy of biology*. Boulder, CO: Westview Press, 2000. [\[Internet Archive\]](#), [\[Amzn\]](#)

Maynard Smith (1993) e Futuyma (1986) são boas introduções à biologia evolutiva. Ruse (1973), Hull (1974), Rosenberg (1985) e Sterelny e Griffiths (1999) são introduções à filosofia da biologia que valem a pena. Keller e Lloyd (1992) é uma coletânea útil de artigos curtos sobre conceitos centrais

usados na biologia evolutiva. Ruse (1988b) oferece um levantamento bibliográfico excelente do trabalho recente nesse campo. Sober (1994) e Hull e Ruse (1998) são duas antologias de artigos de filosofia da biologia.

Futuyama, D. *Evolutionary biology*. Sunderland, Mass.: Sinauer, 1986. Em português: *Biologia evolutiva*. Ribeirão Preto, SP: Funtec, 2009. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Keller, Evelyn; Lloyd, Elisabeth (eds.), *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1992. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Maynard Smith, John. *The theory of evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Hull, David L. *Philosophy of biological sciences*. Engelwood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1974. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Hull, David; Ruse, Michael (eds.). *The philosophy of biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. [[Amzn](#)]

Rosenberg, *The structure of biological science*. Cambridge: Cambridge University Press, 1985. [[Amzn](#)]

Ruse, Michael. *The philosophy of biology*. London: Hutchinson University Library, 1973. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Ruse (1988b). *Philosophy of biology today*. State University of New York Press, 1988. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Sober, Elliot. *Conceptual issues in evolutionary biology*. Cambridge, Mass.: MIT Press, 1994. [[Internet Archive](#)], [[Amzn](#)]

Sterelny, Kim; Griffiths, Paul. *Sex and death: an introduction to philosophy of biology*. Chicago: University of Chicago Press, 1999. [[Amzn](#)]

Arquipélago Filosófico, Vol. 2, No. 26 (2026), e-026
ISSN 3086-1136

Artigo: O que é a teoria evolutiva?

Autor(es): Elliot Sober

Tradução: L. H. Marques Segundo

Data: 06 ago 2026

Volume: 2

Número: 26

Páginas: e-026

ISSN: 3086-1136

```
@article{elliott-sober-o-que-e-a-teoria-evolutiva,  
  author = {Elliot Sober},  
  title = {O que é a teoria evolutiva?},  
  year = {2026},  
  month = {ago},  
  journal = {Arquipélago Filosófico},  
  translator = {L. H. Marques Segundo},  
  volume = {2},  
  number = {26},  
  pages = {e-026},  
  issn = {3086-1136},  
  url = {https://arquipelago.fi/elliott-sober-o-que-e-a-teoria-evolutiva/}  
}
```