

# ADAPTACIONISMO VERSUS EXAPTACIONISMO O QUE ESTE DEBATE TEM A DIZER AO ENSINO DE EVOLUÇÃO?

*Claudia Sepúlveda  
Charbel Niño El-Hani*

Desde o final da década de 1970, persiste na biologia evolutiva um debate acerca do alcance da seleção natural para explicar a diversidade de formas do mundo vivo. De um lado, pensa-se que a produção direta de adaptações através da seleção natural é a causa primária da maioria das características biológicas relevantes, constituindo a chamada visão adaptacionista. De outro lado, dá-se ênfase à influência de outros fatores causais não-adaptativos na evolução da forma orgânica, como a deriva gênica, o reaproveitamento de estruturas pré-existentes (exaptações) e as restrições ao processo evolutivo. Esse debate conduz naturalmente a uma controvérsia acerca do poder explicativo da seleção natural e do papel epistemológico do conceito darwinista de adaptação na biologia, cujas implicações para o ensino de evolução não podem ser ignoradas. Analisamos aqui os desafios enfrentados pelo adaptacionismo desde a crítica de Gould e Lewontin em 1979, bem como as propostas de abordagens alternativas ao raciocínio adaptacionista, aqui reunidas sob o termo *exaptacionismo*. A partir desta análise, propomos algumas diretrizes para o ensino de evolução na educação básica.

## Introdução

A biologia tem sido marcada, desde o final do século XVIII, por uma longa disputa entre dois tipos de explicação para a origem e diversificação das formas orgânicas: aquele que atribui primazia causal à função e às necessidades adaptativas e aquele que enfatiza a influência de fatores causais não-adaptativos, como, por exemplo, o padrão de organização estrutural herdado de linhagens ancestrais, considerando a adaptação como um subproduto fortuito da forma.

Na interpretação de historiadores da biologia como Ospovat e Amundson, o contexto teórico da biologia que antecedeu, na Inglaterra, a publicação de *A Origem das Espécies*, por Darwin, pode ser caracterizado pelo debate acerca do modo como deveriam ser explicadas as estruturas orgânicas particulares dos animais – se prioritariamente aludindo à função que desempenham e a sua adaptação às condições internas e externas à vida, ou se a partir da comparação com estruturas correspondentes e similares em outros animais que apresentam o mesmo plano corporal. As duas perspectivas foram designadas por Ospovat<sup>1</sup> como *teleológica* e *anti-teleológica* e, por Amundson<sup>2</sup>, *adaptacionismo* e *estruturalismo*.

Esses historiadores reconhecem que a versão inglesa de tal debate foi estimulada e antecedida pela disputa, na França, entre George Cuvier e Étienne Geoffroy St. Hilaire. Seguindo a tradição dos morfologistas germânicos, St. Hilaire concebia como fato central na biologia a existência de padrões estruturais que perpassavam todas as formas vivas. Partindo do princípio da unidade do tipo, ou seja, da noção de que todos os animais são compostos essencialmente pelos mesmos elementos estruturais, St. Hilaire propunha que a origem das estruturas orgânicas particulares em um animal deveria ser explicada a partir da correlação com estruturas similares e correspondentes em outros animais do mesmo grupo taxonômico. Cuvier, por sua vez, concebia o organismo como um todo funcional cuja estrutura satisfaz suas próprias condições de existência e assim defendia que as similaridades estruturais entre as espécies, mesmo aquelas que faziam com que os naturalistas as agrupassem num mesmo grupo taxonômico, existiam apenas porque as espécies apresentavam necessidades adaptativas similares. Cuvier propunha, então, que a existência de tais correlações estruturais deveria ser interpretada em termos funcionais: as características morfológicas e comportamentais deveriam ser explicadas em termos das funções que

<sup>1</sup> OSPOVAT, D. *The development of Darwin Theory*. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 301 p.

<sup>2</sup> AMUNDSON, R. Historical development of the concept of adaptation. In: ROSE, M. R. & LAUDER, G. V. (ed.). *Adaptation*. San Diego (CA): Academic Press, 1996.

assumem, de modo “a tornar possível a existência do ser como um todo, não apenas em si, mas em sua relação com seu entorno”<sup>3</sup>.

<sup>3</sup> OSPOVAT, D. *Op. cit.* p. 8.

A explicação a partir da função ou do propósito era um elemento central para o argumento do desígnio, de acordo com o qual a ação criadora inteligente de Deus teria projetado cada organismo meticulosamente para um papel definido na economia da natureza, bem como cada parte dos organismos para a função que desempenhava. Embora Cuvier não fizesse referência ao planejamento divino,<sup>4</sup> os naturalistas britânicos ligados à teologia natural do século XIX trataram de harmonizar as idéias de Cuvier com o argumento do desígnio e a tese de que a estrutura orgânica, a distribuição geográfica e a sucessão ecológica deviam ser explicadas pelo princípio teleológico da adaptação às condições internas e externas de vida.<sup>5</sup> A despeito de alguns cientistas, entre eles, Geoffroy St. Hilaire, defenderem uma explicação materialista para a unidade do tipo, também encontramos estruturalistas comprometidos com pressupostos metafísicos de natureza religiosa. Richard Owen, um dos principais responsáveis pela introdução na Inglaterra da perspectiva estruturalista do continente, desenvolveu uma interpretação da unidade do tipo que dava lugar à criação divina, ao conceber o arquétipo estrutural como uma idéia presente na mente do criador, a partir da qual eram geradas adaptações às necessidades das espécies individuais. Dessa perspectiva, as evidências de planejamento divino não seriam decorrentes simplesmente do ajuste da estrutura à função, como na teologia natural, mas sim do modo especial como o arquétipo estrutural (ou plano corporal básico) era modificado para propósitos especiais.<sup>6</sup> Na interpretação de Gould<sup>7</sup>, este cenário dava vez a um debate acerca de qual seria o modo através do qual Deus se revelava na natureza – se na complexidade da adaptação ou na harmonia da estrutura taxonômica.

<sup>4</sup> BOWLER, P. J. *Evolution: The History of an Idea*. 3. ed. Berkeley (CA): University of California Press, 2003. 464 p.

<sup>5</sup> OSPOVAT, D. *Op. cit.* p. 8-9.

<sup>6</sup> BROOKE, J. H. *Science and religion: some historical perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 421p.

<sup>7</sup> GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge (MA): Harvard University Press, 2002. 1433 p., p. 252.

Nesse contexto, Darwin se encontrou diante do desafio de propor uma explicação naturalista e unificada para a origem e diversificação da forma orgânica, que se mostrasse capaz de responder tanto aos fenômenos priorizados pela biologia funcionalista – o fato de as estruturas orgânicas se encontrarem moldadas para cumprir funções coordenadas de modo adequado às condições de existência particulares dos organismos – quanto aos fenômenos enfatizados pela biologia estruturalista – a existência de padrões estruturais comuns que unificavam a diversidade das formas orgânicas. Estes últimos foram abordados na segunda parte de *A Origem*

*das Espécies*, sendo tratados como evidências de que novas espécies surgem de espécies pré-existentes, de modo que diferentes espécies partilhariam ancestrais comuns, dos quais teriam divergido no passado. A teoria da descendência comum forneceu, assim, uma explicação teórica para os fenômenos destacados pelos estruturalistas. Segundo interpretação de Gould<sup>8</sup>, a teoria da descendência comum possibilitou a Darwin introduzir uma nova dimensão no debate pré-darwinista entre teólogos naturais e morfologistas. Tratava-se do eixo da história. A adição da história permitiu que a unidade do tipo não implicasse necessariamente um princípio de ordem contrário à adaptação. As similaridades estruturais entre as espécies podiam ser então explicadas pela retenção passiva de um padrão estrutural na genealogia da diversidade de descendentes. Assim, tornou-se possível argumentar que tais estruturas ancestrais teriam inicialmente surgido por seleção natural, como adaptações às condições orgânicas e inorgânicas da vida em ambientes ancestrais. Desse modo, a seleção natural foi apresentada como uma explicação unificada para ambos os pólos do debate pré-darwiniano. A adequação funcional dos traços às condições de existência passava a ser interpretada como uma adaptação às condições ambientais do presente, enquanto os padrões estruturais da unidade do tipo eram explicados como produto de adaptações ao ambiente ancestral, as quais subseqüentemente foram herdadas pelos descendentes diversificados. Gould<sup>9</sup>, de modo similar a Amundson<sup>10</sup>, conclui que Darwin, a despeito de reconhecer os efeitos da restrição da unidade do tipo à ação da seleção natural, os relegou a um segundo plano e optou por construir uma teoria funcionalista baseada na primazia da adaptação, como resultado direto da seleção natural.

A partir da década de 1870, a idéia de evolução por descendência comum se tornou largamente aceita entre os cientistas. O mesmo não se pode dizer em relação à teoria da seleção natural, a qual enfrentou fortes oposições durante os anos que se seguiram à publicação de *A Origem das Espécies*, tendo sido adotada de forma mais ampla pela comunidade acadêmica apenas após a síntese evolutiva, ocorrida nos anos de 1920 a 1940. A ausência de dados experimentais que apoiassem o papel da seleção natural nas mudanças evolutivas, a inexistência de uma explicação para a origem e natureza da variação contínua entre os indivíduos de uma população e a falta de um mecanismo de herança convincente, entre outros aspectos, contribuíram para a rejeição da seleção natural ao final do século XIX.

<sup>8</sup> GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Op. cit. p. 253-254.

<sup>9</sup> GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Op. cit.

<sup>10</sup> AMUNDSON, R. Op. cit.

<sup>11</sup> BOWLER, P. J. *El Eclipse del Darwinismo*. Barcelona: Labor, 1983.

BOWLER, P. J. *Evolution... Op. cit.*

<sup>12</sup> AMUNDSON, R. *Op. cit.* p. 11.

MAYR, E. *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge-MA: Harvard University Press, 1988. p. 129-130.

<sup>13</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of The Royal Society of London*. v. 205, p. 581-598, 1979 (reimpresso em SOBER, E. (ed.). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, 2. ed. Cambridge (MA): MIT Press, 1994).

<sup>14</sup> Essas restrições são decorrentes do fato de que os processos de desenvolvimento, a natureza das interações físicas entre as células e a influência de estruturas pre-existentes sobre as mudanças que podem vir a ocorrer nos organismos limitam o repertório de formas que podem ser produzidas no mundo vivo, e, juntamente com a variação herdada dos ancestrais, estabelecem a diversidade de organismos variantes sobre os quais a seleção natural pode atuar. Tais restrições constituem processos que enviesam a distribuição das variações nas populações, e, assim, influenciam a direção e velocidade do processo evolutivo.

<sup>15</sup> MEYER, D. & EL-HANI, C. N. Evolução. In: EL-HANI, C. N. & VIDEIRA, A. A. P. *O que é vida afinal? Para entender a Biologia do Século XXI*. Rio de Janeiro: Relume Dumará, 2000. p. 153-185.

MEYER, D. & EL-HANI, C. N. *Evolução: o sentido da Biologia*. São Paulo: Editora UNESP, 2005.

<sup>16</sup> AMUNDSON, R. *Op. cit.*  
GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. *Op. cit.*

Por volta de 1900, mecanismos alternativos para explicar as mudanças evolutivas gozavam de prestígio cada vez maior, comprometendo a tal ponto a aceitação da teoria darwinista que o período foi chamado pelo historiador Peter Bowler de “eclipse do darwinismo”.<sup>11</sup>

No entanto, após a síntese evolutiva – movimento de fusão do mendelismo e do darwinismo realizado a partir da década de 1920 e concretizado nos anos 1940 –, a seleção natural passou a ser aceita universalmente como a influência causal primária na mudança evolutiva e, acima de tudo, como a única explicação para as adaptações. Essa tendência foi tão vigorosa que muitos biólogos evolutivos do século XX dirigiram seus trabalhos para a busca de significado funcional e valor adaptativo de uma variedade de traços biológicos conspícuos, que até então não haviam sido explicados convincentemente.<sup>12</sup> Para explicar a existência desses traços, eram propostas histórias adaptativas, relativas à ação da seleção natural e inferidas a partir do valor adaptativo dos traços. Gould e Lewontin<sup>13</sup> chamaram essa abordagem da biologia evolutiva de “programa adaptacionista”.

O programa adaptacionista tem sido duramente criticado desde os anos 1970, em consequência de evidências empíricas e avanços teóricos que expuseram os limites da seleção natural para a explicação da organização estrutural das formas vivas. Mais especificamente, as descobertas acerca do papel do acaso nas mudanças evolutivas (deriva gênica) e a ênfase sobre o papel das restrições históricas (filogenéticas), estruturais e do desenvolvimento sobre a evolução da forma orgânica<sup>14</sup>, entre outros fatores, mostraram que, não obstante a grande importância do mecanismo da seleção natural na explicação dos processos evolutivos, é preciso combiná-lo com outros mecanismos para a construção de modelos explicativos mais consistentes. Tal visão pode ser chamada de “pluralismo de processos”.<sup>15</sup>

Nas críticas ao programa adaptacionista, questiona-se não somente o poder causal e explicativo atribuído à seleção natural, como também a prioridade dada à adaptação em relação a outros fenômenos biológicos igualmente relacionados à origem e evolução das formas vivas. Muito do antigo debate entre estruturalistas e adaptacionistas do final do século XVIII sobreviveu a Darwin e mesmo à síntese evolutiva moderna e continua nas discussões biológicas contemporâneas a respeito da abordagem adaptacionista na biologia evolutiva.<sup>16</sup> Em conexão com este debate, encontram-se controvérsias acerca do papel epistemológico do conceito de adaptação. De um lado, propõe-se que o

- <sup>17</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection. *Biology and Philosophy*, v. 14, p. 181-194, 1999.
- <sup>18</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution, *Scientia*, n. 118, p. 63-82, 1983.  
LEVINS, R. & LEWONTIN, R. *The dialectical biologist*. Cambridge (MA): Harvard University Press, 1985. p. 66.
- <sup>19</sup> MAYR, E. *Op. cit.*  
FUTUYMA, D. *Biologia evolutiva*. Ribeirão Preto: SBG/CNPq, 1992.  
MEYER, D. & EL-HANI, C. N. *Op. cit.*
- <sup>20</sup> ROSE, M. R. & LAUDER, G. V. Post-Spandrel Adaptationism. In: ROSE, M. R. & LAUDER, G. V. (ed.). *Adaptation*. San Diego: Academic Press, 1996.  
STERELNY, K. Where does thinking come from? A commentary on Peter Godfrey Smith's Complexity and the function of Mind In Nature. *Biology and Philosophy*, n. 85, p. 339-360, 1997.
- <sup>21</sup> ANDREWS, P. W.; GANGETAD, S. W. & MATTHEWS, D. Adaptationism – How to carry out an exaptationist program. *Behavioral and Brain Sciences*, v. 25, p. 489-553, 2002.
- <sup>22</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*
- <sup>23</sup> ROSE, M. R. & LAUDER, G. V. *Op. cit.*  
MEYER, D. & EL-HANI, C. N. *Op. cit.*

conceito de adaptação, como postulado pelo programa adaptacionista, não tem nenhuma relevância prática para o trabalho dos biólogos,<sup>17</sup> ou, ainda mais, constitui um mau “conceito organizador” das pesquisas biológicas, ao tornar as teorias darwinistas da evolução não-testáveis e os biólogos, cegos aos demais fatores evolutivos<sup>18</sup>. De outro lado, reafirmam-se o papel heurístico desempenhado por questões adaptacionistas, bem como os avanços empíricos e conceituais que elas proporcionaram na história das ciências biológicas.<sup>19</sup> Desta última perspectiva, propõe-se que sejam enfrentadas as dificuldades que cercam atualmente o conceito de adaptação, de modo a reafirmá-lo como um conceito útil na organização da pesquisa biológica, sem ignorar a existência e o poder de outras forças causais não-seletivas.<sup>20</sup>

Neste artigo, pretendemos analisar alguns dos desafios empíricos, teóricos e metodológicos que o adaptacionismo tem enfrentado, desde a crítica antiadaptacionista de Gould e Lewontin, publicada em 1979, além de dificuldades que cercam o conceito darwinista de adaptação, em consequência dos debates sobre o adaptacionismo. Serão apresentadas propostas de reformulação do conceito de adaptação, assim como propostas de abordagens teórico-metodológicas alternativas ao adaptacionismo para explicar a diversidade das formas vivas. Por fim, discutiremos implicações para o ensino de evolução que decorrem tanto das dificuldades enfrentadas pelo conceito de adaptação, quanto das alternativas à abordagem adaptacionista, aqui reunidas sob o termo *exaptacionismo*, seguindo a Andrews e colaboradores<sup>21</sup>.

## A crítica antiadaptacionista de Gould e Lewontin

Dentre os ataques ao adaptacionismo, aquele feito por Stephen Jay Gould e Richard Lewontin<sup>22</sup> é usualmente considerado o mais feroz<sup>23</sup>. A principal crítica ao programa adaptacionista feita por estes autores diz respeito à prática de propor histórias adaptativas para explicar a existência de características funcionais que são consideradas válidas apenas com base no critério de consistência com a seleção natural, o que tornaria o programa infalsificável. Diante de qualquer traço aparentemente útil, os adaptacionistas assumiriam sua funcionalidade e criariam uma hipótese acerca de seu significado adaptativo, explicando então sua existência a partir de um modelo seletivo.

Há dois pressupostos subsidiando essa prática: (1) os organismos podem ser concebidos como coleções de características unitárias, as quais poderiam ser consideradas indepen-

dentes umas das outras; (2) as restrições ao poder da seleção natural podem ser consideradas mínimas, de modo que a adaptação por seleção natural seria a causa primária de toda forma, função ou comportamento exibido pelos seres vivos.

<sup>24</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

Em relação a tais pressupostos, Gould e Lewontin<sup>24</sup> alertam para o fato de que os organismos são entidades integradas, de modo que muitas das características neles observadas são resultantes de restrições estruturais que afetam as interações dos elementos que formam este todo integrado. No caso dessas características, uma interpretação adaptativa não se mostraria adequada. Outra consequência da integração das características dos seres vivos é que, muito dificilmente, a mudança de qualquer parte de um organismo não demanda mudanças em outras partes. Portanto, não podemos pressupor que os traços evoluem de forma independente uns dos outros, nem tampouco que as mudanças evolutivas possam ser explicadas exclusivamente pela ação da seleção natural, sem levar em conta a influência de outros processos, como as restrições estruturais, acima mencionadas, ou a deriva genética, ou, ainda, restrições relacionadas aos processos de desenvolvimento e à história filogenética dos grupos.

<sup>25</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. Exaptation – a missing term in the science of form. *Paleobiology*, v. 8, p. 4-15, 1982.

<sup>26</sup> KRUK, H. *The spotted hyena, a study of predation and social behavior*. Chicago (IL): University of Chicago Press, 1972.

Para entendermos melhor o argumento dos autores, podemos examinar um exemplo típico de explicação adaptacionista, analisado por Gould e Vrba<sup>25</sup>: trata-se da explicação oferecida por Kruuk<sup>26</sup> para o “mimetismo” sexual observado em hienas pintadas (*Crocuta crocuta*). As fêmeas dessa espécie são maiores do que os machos, dominantes sobre eles e mais agressivas, e apresentam uma genitália externa virtualmente indistinguível dos órgãos sexuais dos machos, pelo menos a olho nu. O clitóris é aumentado e estendido, formando uma estrutura cilíndrica com uma fenda estreita na sua extremidade distal; ele não é menor do que o pênis do macho e também é erétil (figura 1). A existência de traço tão conspícuo não pôde deixar de suscitar a perplexidade dos biólogos, requerendo alguma explicação. Gould e Vrba<sup>27</sup> comentam que a literatura acerca deste fenômeno é cheia de especulações sobre seu significado adaptativo.

<sup>27</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>28</sup> KRUK, H. *Op. cit.*

Kruuk<sup>28</sup>, um dos principais estudiosos do assunto, observou que a genitália externa proeminente das fêmeas é usada num comportamento conhecido como “cerimônia do encontro” (*meeting ceremony*), que desempenha papel importante na vida social das hienas pintadas. Nessa ocasião, duas hienas ficam lado a lado e, durante um período de 10 a 15 segundos, lambem e cheiram os órgãos genitais uma da

outra. Tal cerimônia foi interpretada por Kruuk como um mecanismo para a integração social das hienas em clãs que se engajam em caça comunitária. Uma vez proposto um valor funcional para a genitália externa proeminente das fêmeas da hiena pintada, Kruuk inferiu que o traço teria evoluído por seleção natural para este propósito:

*É impossível pensar em qualquer outro propósito para essa característica especial das fêmeas além do uso na cerimônia do encontro. [...]. Então, pode também ser que um indivíduo com uma estrutura familiar, mas relativamente complexa e conspícua, cheirada durante o encontro, tenha uma vantagem sobre os demais; a estrutura freqüentemente facilitaria este restabelecimento dos vínculos sociais ao manter os parceiros juntos por um período de encontro mais longo. Esta poderia ser a vantagem seletiva que causou a evolução da estrutura genital das fêmeas e dos filhotes.<sup>29</sup>*

<sup>29</sup> KRUK, H. *Op. cit.* p. 229-230.

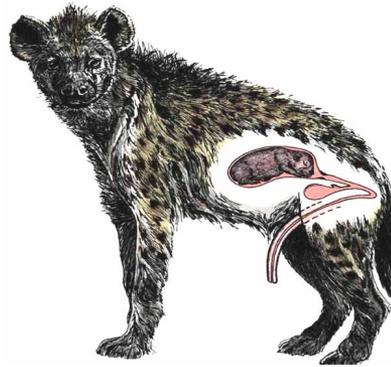


Figura 1: Fêmea de hiena pintada (*Crocuta crocuta*).  
Créditos: Kay Holekamp's Laboratory, Michigan State University.  
Obtido em sítio de acesso público da Michigan State University  
(<http://special.newsroom.msu.edu/hyenas/index.html>).

<sup>30</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

A oposição de Gould e Lewontin<sup>30</sup> à abordagem adaptacionista não diz respeito ao fato de um cientista construir uma narrativa possível para a evolução de um traço, inferida a partir de sua vantagem adaptativa, mas ao fato de ele vir a aceitá-la como válida apenas pela sua consistência com a seleção natural, sem que tal hipótese adaptacionista seja realmente testada empiricamente. Além disso, estes autores criticam a postura dos adaptacionistas de não considerarem seriamente outros tipos de explicações biológicas, sempre dando preferência às explicações adaptativas, como aquela proposta por Kruuk para a genitália das fêmeas das hienas pintadas. Em relação ao caso específico do “mimetismo sexual” destas hienas, Gould e Vrba<sup>31</sup> chamam a atenção

<sup>31</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

para a possibilidade de ser aventada (e testada) uma hipótese alternativa, igualmente plausível e consistente tanto em relação ao conhecimento biológico acerca do desenvolvimento de mamíferos, quanto em relação à compreensão dos processos evolutivos. Levando em consideração o fato de que hienas fêmeas são maiores que os machos e dominantes sobre eles, e que tais características são com frequência mediadas por hormônios em mamíferos, os mesmos autores sugerem ser plausível conjecturar que as fêmeas atingem o seu status de dominância pela secreção de andrógenos e que o clitóris peniforme e o falso saco escrotal sejam meramente subprodutos secundários dos níveis elevados destes hormônios. Propõem, então, a hipótese de que o clitóris peniforme e o falso saco escrotal tenham surgido como conseqüências não-adaptativas de altos níveis de andrógenos, que teriam sido, estes sim, selecionados positivamente, constituindo uma adaptação primária relacionada com o papel comportamental da agressividade e dominância das fêmeas. Posteriormente, a genitália externa proeminente das fêmeas poderia ter sido cooptada para o uso na cerimônia do encontro, constituindo-se, então, numa exaptação. Gould e Vrba<sup>32</sup> citam como uma evidência empírica a favor desta hipótese não-adaptativa os dados encontrados por Racey e Skinner<sup>33</sup>, que constataram não haver diferenças entre os níveis de andrógenos encontrados no plasma sanguíneo de machos e fêmeas de hienas pintadas, bem como o fato de que os fetos do sexo feminino apresentam, nesta espécie, o mesmo nível elevado de testosterona que o das fêmeas adultas. Constatou-se também que o mesmo não ocorre com outras duas espécies da família Hyaenidae, cujos níveis de andrógenos no plasma sanguíneo das fêmeas são muito menores do que nos machos, não havendo nestes casos desenvolvimento de clitóris peniforme, nem comportamento de dominância das fêmeas sobre os machos.

Gould e Vrba<sup>34</sup> esclarecem que não têm a pretensão de defender a correção desta hipótese não-adaptativa, mas apenas de chamar a atenção, através do mimetismo sexual das hienas pintadas, para o fato de que a predominância da perspectiva adaptacionista restringe a variedade de hipóteses plausíveis que podem ser exploradas e testadas empiricamente pelos biólogos na explicação dos processos evolutivos. Afinal, um viés adaptacionista constitui uma possível razão pela qual Kruuk, apesar de seu vasto conhecimento sobre as hienas pintadas, não considerou a hipótese não-adaptativa apontada por Gould e Vrba, a despeito da existência de evidências a seu favor.

<sup>32</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>33</sup> RACEY, P. A. & SKINNER, J. C. Endocrine aspects of sexual mimicry in spotted hyenas *Crocuta crocuta*. *Journal of Zoology*, v. 187, p. 315-326, 1979.

<sup>34</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

## Adaptacionismos e seus desafios

O artigo de Gould e Lewontin<sup>35</sup> gerou grandes debates e reações diversas na comunidade de biólogos evolutivos. Godfrey-Smith<sup>36</sup> sugere que as reações às críticas de Gould e Lewontin acabaram por deixar claro que não havia homogeneidade no pensamento adaptacionista, podendo-se identificar, em sua visão, três variedades distintas de tal pensamento: *adaptacionismo empírico*, *adaptacionismo explanatório* e *adaptacionismo metodológico*.

O adaptacionismo empírico sustenta que seria possível, em grande medida, prever e explicar o resultado dos processos evolutivos levando-se em conta apenas o papel exercido pela seleção natural, dado o grau de sua importância causal em relação a outros fatores evolutivos.<sup>37</sup> O adaptacionismo explanatório, por sua vez, defende que o *design* aparente dos organismos – ou seja, a complexidade intrínseca das estruturas e dos mecanismos biológicos e o aparente ajuste dos mesmos para lidar com desafios ambientais específicos – constitui o fato mais intrigante na biologia, bem como a questão central a ser resolvida pela biologia evolutiva. Desse modo, mesmo reconhecendo que a seleção natural é altamente restringida, que em boa parte dos casos é ineficaz, e que a maioria das características dos organismos pode não constituir adaptações, os defensores desta posição atribuem um poder explanatório único à seleção natural em relação aos demais fatores evolutivos, na medida em que ela forneceria a única solução satisfatória para o problema do *design* aparente.<sup>38</sup> Diferentemente destas duas visões, o adaptacionismo metodológico não faz nenhuma afirmação acerca do mundo natural e do papel que a seleção natural desempenha nele, consistindo apenas numa recomendação acerca de como os biólogos devem pensar sobre os organismos e organizar suas investigações.<sup>39</sup> Os adaptacionistas metodológicos vêm na adaptação um bom conceito organizador para a pesquisa em biologia evolutiva e consideram que a melhor maneira de se estudar os sistemas biológicos é procurando por aspectos relativos a adaptações e a um bom *design*<sup>40</sup>.

A identificação dessas três formas de adaptacionismo é importante para compreendermos os argumentos anti-adaptacionistas dirigidos a cada uma delas, assim como os desafios empíricos, teóricos e metodológicos que cada uma precisa enfrentar.

Versões ambiciosas do adaptacionismo explanatório, como aquelas defendidas por Dawkins<sup>41</sup> e Dennett<sup>42</sup>, têm

<sup>35</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>36</sup> GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism. In: ORZACK, S. H. & SOBER, E. (eds.) *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. pp. 335-357.

<sup>37</sup> GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*

<sup>38</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*

GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*

<sup>39</sup> GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*

<sup>40</sup> Como discute Caponi (CAPONI, G. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*. v. 4, n. 1, p. 9-43, 2006.), o uso do termo *design* tem dado lugar a equívocos, uma vez que pode implicar a sobreposição de duas idéias, a de desígnio, planejamento, e a de desenho. Caponi sugere que tal sobreposição pode ser um dos fatores responsáveis pelo constante retorno e persistência do argumento teológico do desígnio nos países de língua inglesa, mais recentemente, pelos defensores do movimento do “design inteligente”. No âmbito da biologia evolutiva, o termo *design* se refere à idéia de desenho, no sentido de organização estrutural complexa, ajustada a uma função hipotética (LAUDER, G. V. Historical biology and the problem of design. In: ALLEN, C; BEKOFF, M. & LAUDER, G. (ed.). *Nature's Purposes: Analyses of function and design in Biology*. Cambridge-(MA): Massachusetts Institute of Technology, 1998. p. 507-518, p. 508). Não se trata de que esta complexidade estrutural demande explicações que apelem a um *designer*, a um planejador inteligente da forma, na medida em que a biologia evolutiva

- va naturaliza tanto o *design* quanto os modelos explicativos propostos para dar conta de sua origem e existência.
- <sup>41</sup> DAWKINS, R. *The blind watchmaker*. 2. ed. New York: Norton, 1996.
- <sup>42</sup> DENNETT, D. C. *Darwin's dangerous idea*. New York: Simon and Schuster, 1995.
- <sup>43</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*  
GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*
- <sup>44</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*, p. 188.
- <sup>45</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*  
GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*
- <sup>46</sup> Godfrey-Smith esclarece que, ao usar o termo *peçoal*, tem clareza de que não se trata de uma questão individual, de cada pesquisador, mas de uma espécie de envolvimento kuhniano de uma comunidade científica com certa classe de problemas. De qualquer maneira, o que pretende argumentar é que o fato de o cientista considerar certos tipos de problemas particularmente intrigantes não deve levá-lo a confundir seu estado de perplexidade com os aspectos do mundo que estuda (GODFREY-SMITH, P. 1999, p. 189).
- <sup>47</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*, p. 188.
- <sup>48</sup> GODFREY-SMITH, P. Adaptationism and the power of selection... *Op. cit.*  
GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*
- <sup>49</sup> ORZACK, S. H. & SOBER, E. Optimality models and the test of adaptationism. *American Naturalist*, v. 143, n. 3, p. 361-380, 1994.

como maior desafio a questão epistemológica de justificar cientificamente a prioridade dada à complexidade do *design* como problema central da biologia evolutiva, diante da diversidade dos fenômenos evolutivos. O reclame do adaptacionismo explanatório de que o *design* aparente coloca a pergunta mais relevante a ser respondida pela biologia evolutiva tem sido duramente criticado por Godfrey-Smith<sup>43</sup>, apoiado nos seguintes argumentos: (1) É possível julgar se uma questão é mais importante que outra em termos lógicos, no que diz respeito à quantidade de informação que será disponibilizada ao respondê-la, ou ainda pelo seu valor prático, mas não há como decidir se uma questão é mais importante do que outra no sentido objetivo requerido pelo adaptacionismo exploratório; (2) Não há como decidir objetivamente qual fenômeno na natureza é mais intrigante que outro, tornando-se por isso central na explicação evolutiva. É possível achar alguns fenômenos menos notáveis do que a complexidade do olho, como, por exemplo, a existência de unhas nos polegares, “mas as unhas dos polegares são tão reais quanto os olhos, e as unhas possuem, de igual modo, uma história evolutiva”<sup>44</sup>. Godfrey-Smith<sup>45</sup> propõe que, se estes argumentos estiverem corretos, pode-se dizer que o adaptacionismo explanatório é reduzido a uma questão de preferência pessoal<sup>46</sup> de alguns biólogos e filósofos: “eles consideram a seleção importante porque responde a questões que eles julgam interessantes”<sup>47</sup>.

Analisando os argumentos apresentados por Dawkins e Dennett a favor da prioridade do “problema do *design*” e da seleção natural como resposta ao mesmo, Godfrey-Smith<sup>48</sup> conclui que o adaptacionismo explanatório, na forma como é defendido por aqueles autores, não tem suas raízes nas evidências obtidas pela biologia, mas sim num extenso projeto intelectual de defesa de uma visão de mundo secular e do papel que a seleção natural cumpre ao situar a biologia nesta visão de mundo. Assim, o adaptacionismo explanatório termina por não ser passível de teste empírico.

O mesmo não ocorre com o adaptacionismo empírico. Ao fazer afirmações factuais sobre o mundo biológico, ele se torna prontamente testável em termos empíricos. Para realizar o teste, é preciso desenvolver, então, um modo de comparar a importância causal da seleção natural com a de outros fatores evolutivos. Orzack e Sober<sup>49</sup> buscaram desenvolver testes baseados em modelos em que todos os fatores evolutivos não-seletivos (ou a maioria deles) são removidos, de modo que se possa estimar o grau de adequação de um modelo puramente baseado na seleção natural

<sup>50</sup> Orzack e Sober utilizam a expressão *censored selectionist model*.

<sup>51</sup> BRANDON, R. N. & RAUSHER, M. D. Testing adaptationism: A comment on Orzack and Sober. *American Naturalist*, v. 148, p. 189-201, 1996.

<sup>52</sup> GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*

<sup>53</sup> ORZACK, S. H. & SOBER, E. Optimality models and the test of adaptationism. *American Naturalist*, v. 143, p. 3161-3180, 1994.

<sup>54</sup> GODFREY-SMITH, P. Three kinds of adaptationism... *Op. cit.*

<sup>55</sup> Pigliucci e Kaplan (PIGLIUCCI, M. & KAPLAN, M. The fall and rise of Dr. Pangloss: adaptationism and the Spandrels paper 20 years later. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 15, p. 66-70, 2000) apresentam uma síntese dos avanços conceituais e empíricos ocorridos desde a publicação da crítica de Gould e Lewontin, em 1979.

<sup>56</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution. *Op. cit.*

<sup>57</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>58</sup> ANDREWS, P. W.; GAN-  
GESTAD, S. W. & MAT-  
THEWS, D. *Op. cit.*

para explicar uma variedade de fenômenos. Se, em um caso particular, um modelo desta natureza, que podemos chamar de *modelo selecionista crítico*<sup>50</sup>, estiver tão bem ajustado aos dados empíricos que a inclusão de mais fatores evolutivos à análise leve a poucos ou nenhum ganho, a abordagem adaptacionista estará justificada.

O modelo desenvolvido por Orzack e Sober sofreu, contudo, importantes críticas de ordem teórico-metodológica. Brandon & Rausher<sup>51</sup> e Godfrey-Smith<sup>52</sup> argumentam que o modo como o teste do modelo foi estruturado não possibilitou o teste de outros modelos críticos igualmente bons. Não se avalia, por exemplo, se um modelo selecionista de um dado tipo é melhor ou pior do que um modelo não-selecionista similar, no que diz respeito à sua complexidade e às questões que se pretende responder. Segundo a análise desses autores, o teste de Orzack e Sober<sup>53</sup> acaba por ser tendencioso, favorecendo o adaptacionismo.

No que diz respeito ao adaptacionismo metodológico, Godfrey-Smith<sup>54</sup> sugere que, em grande parte, tal posição se encontra sustentada no seguinte argumento indutivo: os inúmeros sucessos históricos da abordagem adaptacionista levam à conclusão de que devemos encorajar os biólogos do futuro a também organizarem seus trabalhos a partir dessa abordagem. Como todo argumento indutivo dessa natureza, tal indução não se mostra justificável. A esse tipo de argumento, tem sido dirigida, ainda, a ponderação de que o sucesso da abordagem adaptacionista no passado esteve relacionado a condições históricas específicas, a um contexto teórico que não tem mais lugar na biologia de hoje. Os avanços teóricos e empíricos<sup>55</sup> que levaram ao contexto atual demandariam uma abordagem diferente<sup>56</sup>.

No entanto, um segundo argumento tem sido apresentado em favor do papel heurístico do adaptacionismo, o de que essa abordagem metodológica constitui uma parte necessária do programa pluralista, tal como advogado pelos próprios Gould e Lewontin<sup>57</sup>. Andrews e colaboradores<sup>58</sup> argumentam que o estabelecimento empírico de que certos aspectos de um traço são mais bem explicados por hipóteses alternativas, relativas, por exemplo, a restrições históricas, estruturais ou do desenvolvimento, requer que hipóteses adaptacionistas plausíveis também sejam consideradas, testadas e rejeitadas sistematicamente. De fato, este é um argumento mais convincente a favor da validade e importância de se propor modelos adaptacionistas, lado a lado com outros modelos, não-adaptacionistas, na construção de uma biologia evolutiva comprometida com um pluralismo de processos.

<sup>59</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>60</sup> PIGLIUCCI, M. & KAPLAN, M. *Op. cit.*

<sup>61</sup> ORZACK, S. H. & SOBER, E. *Op. cit.*  
PIGLIUCCI, M. & KAPLAN, M. *Op. cit.*  
ANDREWS, P. W.; GAN-  
GESTAD, S. W. & MAT-  
THEWS, D. *Op. cit.*  
MULLER, M. N. & WRAN-  
GHAM, R. Sexual mimicry  
in hyenas. *The Quarterly  
Review of Biology*, v. 77, n. 1,  
2002.

<sup>62</sup> MULLER, M. N. & WRAN-  
GHAM, R. *Op. cit.*

<sup>63</sup> MULLER, M. N. & WRAN-  
GHAM, R. *Op. cit.*

A crítica de Gould e Lewontin<sup>59</sup> cumpriu um importante papel ao abrir os olhos da comunidade dos biólogos evolutivos para os desafios empíricos, teóricos e metodológicos que a abordagem adaptacionista tem de enfrentar, levando, assim, à implementação de ferramentas teóricas e modelos matemáticos que nos permitem testar tanto o papel de fatores adaptativos, quanto o das restrições genéticas e epigenéticas na evolução fenotípica.<sup>60</sup> Argumenta-se, no entanto, que devemos ter, em relação às hipóteses não-adaptacionistas, a mesma vigilância quanto à consistência empírica que Gould e Lewontin recomendam no caso das hipóteses adaptativas; afinal, historietas não-adaptacionistas plausíveis, mas que não se sustentam sobre evidências empíricas suficientes, são tão passíveis de serem construídas quanto historietas adaptacionistas.<sup>61</sup>

Mais uma vez, o caso do mimetismo sexual das hienas pintadas (*Crocuta crocuta*) se mostra emblemático. Muller e Wrangham<sup>62</sup> argumentam que a hipótese não-adaptacionista que considera a genitália externa proeminente das fêmeas o produto colateral de uma exposição pré-natal a andrógenos, foi aceita por duas décadas sem passar por testes empíricos mais robustos. Um dos problemas que a hipótese deve enfrentar diz respeito à explicação de como e por que os andrógenos atuam seletivamente sobre o crescimento do clitóris peniforme, tendo seus efeitos mitigados no caso de outras características que também são tipicamente associadas a tal ação hormonal, não dando origem, assim, a uma diminuição do comportamento maternal, a disfunções na fertilidade ou à desfeminilização do comportamento sexual, entre outros exemplos possíveis. Diante dessa questão, no final dos anos 1990, foram organizadas investigações para desvendar detalhadamente a influência da testosterona na diferenciação sexual em hienas pintadas. Estudos experimentais mostraram, então, que a masculinização da genitália feminina nesta espécie é independente de andrógenos. A formação inicial da genitália masculinizada no feto e o posterior crescimento do clitóris durante o desenvolvimento fetal e pós-natal podem proceder normalmente sem a influência de andrógenos gonadais. Muller e Wrangham<sup>63</sup> argumentam que, diante dos dados, coloca-se a necessidade de novas hipóteses adaptacionistas. Os autores propõem, então, que a masculinização da genitália feminina, ao levar a um monomorfismo sexual, pode ser um mimetismo adaptativo, cuja vantagem adaptativa estaria relacionada à diminuição da agressividade entre as fêmeas, contribuindo para a diminuição do infanticídio e da mortalidade decorrentes de atritos entre diferentes clãs. Mesmo

<sup>64</sup> MULLER, M. N. & WRANGHAM, R. *Op. cit.*

<sup>65</sup> PIGLIUCCI, M. & KAPLAN, M. *Op. cit.*  
MEYER, D. & EL-HANI, C. N. *Op. cit.*, p. 179.

<sup>66</sup> Doolittle e Baptiste (DOOLITTLE, W. F. & BAPTISTE, E. Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 104, n. 7, p. 2043-2049, 2007) denominam *pluralismo de padrões* o reconhecimento de que diferentes modelos evolutivos e representações das relações entre as espécies, além do modelo da árvore filogenética, podem vir a ser apropriados para diferentes grupos taxonômicos ou diferentes escalas, ou mesmo propósitos. Em particular, no caso de bactérias, a representação das relações em termos de uma reticulação parece mais apropriada do que a representação em termos de uma árvore evolutiva, em virtude da magnitude dos processos de transferência horizontal de informação genética nestes organismos.

<sup>67</sup> STERELNY, Kim & GRIFFITHS, P. E. *Sex and death: An introduction to Philosophy of Biology*. Chicago (IL): The University of Chicago Press, 1999. 440 p., p. 31.

<sup>68</sup> Vale a pena observar que, após apresentar esta definição para adaptação, Futuyama (FUTUYAMA, D. *Biologia evolutiva...* *Op. cit.*, p. 578) comenta que este é "... um conceito complexo e mal definido", o que ilustra bem a importância de sua elucidação no contexto tanto da própria biologia evolutiva, quanto do conhecimento escolar sobre evolução, dado o papel central desempenhado pelo mesmo no pensamento evolutivo. Embora tenha mantido esta mesma definição no glossário, Futuyama apresenta, na terceira edição de *Evolutionary Biology* (FUTUYAMA, D. *Evolutionary biology*. 3. ed. Cambridge

que a hipótese proposta por Muller e Wrangham<sup>64</sup> possa não ser correta, o caso das hienas pintadas sugere que não há razão para favorecer *a priori* hipóteses adaptacionistas ou não-adaptacionistas. Em ambos os casos, é necessário ir além da plausibilidade e consistência teórica, empenhando-se para investigar a consistência empírica de cada hipótese.

Essa atitude é inteiramente consistente, em nosso entendimento, com a tendência crescente entre os biólogos evolutivos de aceitação de uma abordagem pluralista na biologia evolutiva, em termos tanto de um pluralismo de processos,<sup>65</sup> quanto de um pluralismo de padrões<sup>66</sup>. Não se trata, assim, de pura e simplesmente rechaçar hipóteses adaptacionistas, mas de considerá-las lado a lado com hipóteses não-adaptacionistas, bem como de ter em conta a possibilidade de vários mecanismos evolutivos atuarem em conjunto e mesmo sinergicamente.

### Dificuldades enfrentadas pelo conceito de adaptação

As críticas ao adaptacionismo apresentadas nas seções anteriores expõem as dificuldades que o conceito de adaptação formulado na perspectiva da teoria sintética da evolução vem enfrentando para acomodar-se a avanços empíricos e conceituais da biologia evolutiva que apontam para os limites da seleção natural em moldar fenótipos ótimos, bem como para afirmar a importância, no processo evolutivo, de outros mecanismos além da seleção.

O conceito de adaptação em foco foi concebido no contexto intelectual que sucedeu à síntese evolutiva das décadas de 1930 e 1940, como parte da visão do processo evolutivo desenvolvida nos trabalhos clássicos de Mayr, Dobzhansky, Simpson, Stebbins, entre outros, e caracterizada por Sterelny e Griffiths<sup>67</sup> como a "visão aceita" (*received view*) da biologia evolutiva. As duas formas de conceituar adaptação, como característica e como processo, encontradas no glossário de Futuyama<sup>68</sup>, um dos textos didáticos mais adotados em disciplinas de evolução do ensino superior, servem para exemplificar tal perspectiva:

"Adaptação – processo de mudança genética de uma população, devido à seleção natural, pelo qual o estado médio de um caráter é aperfeiçoado com relação a uma função específica ou pelo qual se acredita que uma população se torna mais ajustada para alguma característica de seu ambiente. Também, *uma* adaptação: característica que se tornou predominante em uma população devido a uma vantagem seletiva proporcionada pelo seu aumento do desempenho de alguma função"<sup>69</sup>.

(MA): Sinauer Associates, 1998), uma abordagem do conceito de adaptação e de sua relação com a seleção natural mais informada pelas controvérsias a respeito da definição e dos critérios para identificação de uma adaptação, em comparação com a edição de 1986 (publicada em tradução brasileira em 1992). Após analisar tais controvérsias no capítulo referente à seleção natural e adaptação, ele propõe a seguinte definição: *uma característica é uma adaptação para alguma função, caso se tenha tornado prevalente ou se mantido na população (ou espécie, clado) devido à seleção natural para a referida função.* (FUTUYMA, D. 1998, p. 354).

<sup>69</sup> FUTUYMA, D. *Biologia evolutiva... Op. cit.* p. 578.

<sup>70</sup> SOBER, E. *The Nature of selection: evolutionary theory in philosophical focus.* Chicago (IL): The University of Chicago Press, 1993. 383 p.

<sup>71</sup> STERELNY, Kim & GRIFFITHS, P. E. *Op. cit.*

<sup>72</sup> Para uma discussão detalhada sobre as condições em que a seleção pode ser otimizada, ver SOBER, E. *Op. cit.*

<sup>73</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution... *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* São Paulo: Companhia das Letras, 2002. 138 p.

<sup>74</sup> LEWONTIN, R. Adaptation. *Scientific American*, v. 249, p. 157-169, nov. 1978. p. 159.

SOBER, E. *The Nature of selection... Op. cit.* p. 174.

O modo como o conceito de adaptação é formulado na perspectiva da teoria sintética implica a idéia de que qualquer característica funcional com valor adaptativo é resultante necessariamente da ação direta da seleção natural, além do fato de que este processo leva a um estado ótimo da estrutura orgânica e de sua relação com o ambiente, ou ao aumento do *fitness* médio da população. No entanto, autores como Sober<sup>70</sup> e Sterelny & Griffiths<sup>71</sup> têm argumentado vigorosamente acerca da independência lógica entre adaptação (característica moldada pela seleção natural) e adaptatividade, ou incremento na aptidão darwiniana (*fitness*).

Para que a seleção natural possa levar à otimização, é preciso que algumas condições sejam satisfeitas, por exemplo, o regime seletivo deve manter-se estável por um longo período de tempo.<sup>72</sup> No entanto, o ambiente sofre mudanças freqüentes, seja por processos autônomos, como as mudanças geológicas, ou, em grande parte, pela própria atividade dos organismos, que agem continuamente sobre o meio em que vivem, bem como sobre os demais organismos. Retornaremos a este ponto a seguir, ao tratarmos da crítica de Lewontin<sup>73</sup> à formulação típica do conceito de adaptação. Portanto, a evolução por seleção natural pode ser descrita metaforicamente como uma espécie de corrida em direção a um “alvo móvel”: à medida que a população é modificada em resposta a uma pressão seletiva criada por determinadas condições ambientais, essas condições podem estar mudando, em parte, devido à própria evolução dessa população.<sup>74</sup> Eis uma das razões pelas quais não podemos entender a seleção natural como um processo *necessariamente* otimizador, que terá sempre como resultado final o estado ótimo de um caráter adaptativo, ou uma adaptação perfeita de uma população às suas condições de vida. Não se trata, contudo, de que a seleção natural nunca possa ter esse resultado, mas apenas de que este não é um resultado *necessário* do processo de seleção.

Além disso, mudanças ambientais podem não ser seguidas rapidamente por mudanças na distribuição de características de uma população, na medida em que pode levar algum tempo até que se façam sentir como novas pressões seletivas. Uma das razões para este lapso temporal entre uma mudança ambiental e sua tradução em novas pressões seletivas reside no fato de que o efeito de uma dada mudança pode ser minimizado por outros fatores ambientais, ou pela ação de outras forças evolutivas. Desse modo, uma característica que se tenha fixado por apresentar valor adaptativo num determinado ambiente ancestral, sendo,

portanto, uma adaptação, pode continuar prevalente por algum período de tempo sem conferir qualquer benefício, ou mesmo causando problemas para o organismo que a possui. É o caso, por exemplo, do nosso paladar preferencial por alimentos ricos em carboidratos e lipídeos, particularmente acentuado na infância: trata-se de uma adaptação para condições de um ambiente ancestral com disponibilidade limitada de calorias, mas que, nos dias de hoje, tem resultado em sérios problemas de saúde nas populações humanas, a exemplo da atual epidemia de obesidade, inclusive entre crianças.

Se em vez de empregarmos o conceito de *ambiente* – que diz respeito a uma quantidade muito grande de referentes no mundo natural, tornando-se, portanto, amplo e vago demais para ser empregado em argumentos mais precisos – fizermos uso do conceito de *nicho ecológico*, que tem significado mais restrito – nossa compreensão do processo evolutivo pode ser consideravelmente refinada. Lewontin<sup>75</sup>, por exemplo, entende nicho ecológico como “uma justaposição espacial e temporal de diferentes elementos do mundo que produzem um entorno relevante para o organismo”. À luz de tal compreensão, podemos conceber que alguns desses elementos podem estar mudando constantemente e sem direção definida, enquanto outros elementos podem ser estáveis, ou mudar sempre na mesma direção. Assim sendo, numa mesma espécie, poderá haver otimização para características relacionadas a estes últimos fatores ambientais, que não apresentaram mudança ou mudaram de forma direcional numa escala temporal dada, enquanto características conectadas a fatores que mudam continuamente e sem direção definida poderão não ser otimizadas.

Outro caso comum em que a seleção natural não implica necessariamente aumento do valor do *fitness* médio da população até seu máximo teórico, ou seja, não atua como um fator de otimização, é a seleção dependente de frequência.<sup>76</sup> Neste caso, o valor adaptativo de um traço é dependente da proporção de indivíduos da população que o apresentam. Um exemplo familiar aparece em sistemas de mimetismo batesiano. Uma espécie de borboleta não-venenosa (*Limenitis archippus*) mimetiza o padrão de coloração de advertência de uma espécie venenosa, não-palatável (*Danaus plexippus*, a borboleta monarca) (figura 2). Quando o traço mimético – a semelhança visual com a borboleta monarca – surge na população de *Limenitis*, ele é selecionado positivamente, uma vez que os pássaros predadores evitarão comer as formas miméticas, já que terão experi-

<sup>75</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. Op. cit. p. 57.

<sup>76</sup> SOBER, E. *The Nature of selection...* Op. cit.

mentado espécimes de monarca e aprendido com a experiência a evitar tal padrão de coloração. Contudo, à medida que a frequência dos organismos miméticos aumenta na população, também aumenta a probabilidade de os pássaros experimentarem as formas não-venenosas, o que diminui, por sua vez, a probabilidade de que as evitem. Desse modo, o valor adaptativo do traço – semelhança visual com a borboleta monarca em *Limenitis* – diminui à medida que sua frequência aumenta na população.



Figura 2: Mimetismo batesiano. À esquerda, padrão de coloração da asa de *Limenitis archippus*, espécie palatável de borboleta que apresenta asa semelhante à de *Danaus plexippus* (à direita), conhecida como borboleta monarca, a qual não é palatável para pássaros predadores.

Neste modelo de seleção dependente de frequência, um traço se torna prevalente numa população pela ação da seleção natural (sendo, assim, uma adaptação), mas tal processo não resulta, ao final, no aumento relativo do valor do *fitness* médio da população (figura 3).

Assim como são comuns casos em que a adaptação não leva a incremento do *fitness* médio da população, o inverso também ocorre: há traços que aumentam o nível de adaptatividade de seu portador sem que sejam adaptações, ou seja, sem que tenham sido fixados na população pela ação direta da seleção natural. Este é o caso, por exemplo, de traços que se tornam freqüentes numa população por deriva genética e, posteriormente, são cooptados para uma função. Ou ainda, de traços que inicialmente evoluíram não porque apresentavam por si mesmos alguma vantagem adaptativa, mas por estarem evolutivamente correlacionados a algum outro traço, este último vantajoso para a sobrevivência e reprodução dos organismos, e que posteriormente passaram a apresentar usos benéficos. A evolução correlacionada de dois traços pode ocorrer, por exemplo, devido a uma correlação genética, quando esses traços sofrem influência dos mesmos genes (pleiotropia), ou quando são influenciados por genes cujos locos estão fortemente liga-

dos num cromossomo. Isso também pode ocorrer quando dois traços se mostram correlacionados devido ao modo como ocorre o desenvolvimento de um organismo.

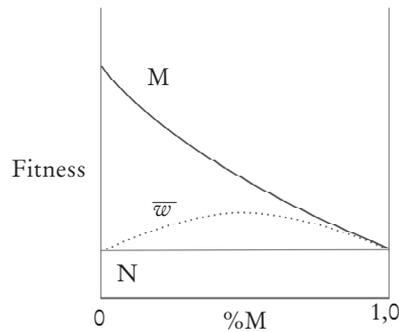


Figura 3: Representação gráfica de um caso de seleção dependente de frequência, em que o valor médio do *fitness* do organismo ( $w$ ) ao final do processo é o mesmo que o inicial. Considerando-se o caso de mimetismo batesiano discutido no corpo do texto, inicialmente, o *fitness* médio da população de *Limenitis* vai aumentando (como mostrado na reta pontilhada), à medida que o traço “mimetismo”, M, vai-se tornando prevalente, chegando a ser fixado (% M = 1,0 ou 100%. Vide eixo das abscissas) e o traço não-mimetismo, N, vai sendo eliminado. Mas, a partir de certo ponto, o valor do *fitness* médio da população vai decrescendo, até alcançar o mesmo valor inicial, quando a frequência de M na população chega a 100%.<sup>77</sup>

<sup>77</sup> SOBER, E. *The Nature of selection...* Op. cit. p. 185.

Por trás dos argumentos acima, está uma compreensão de adaptações como características que resultaram do processo de seleção natural, não importando se aumentam ou não a adaptatividade ou o *fitness* médio de uma população. Tal maneira de compreender o conceito de adaptação foi formulada de modo preciso por Sober, exatamente como resultado de sua argumentação acerca da independência lógica entre adaptação e incremento de adaptatividade:

*A é uma adaptação para a tarefa T na população P se e somente se A se tornou prevalente em P porque houve seleção para A, sendo que a vantagem seletiva de A foi devida ao fato de A ter auxiliado no desempenho da tarefa T.*<sup>78</sup>

<sup>78</sup> SOBER, E. *The Nature of selection...* Op. cit. p. 208.

Além de não implicar a afirmação da necessidade do incremento da adaptatividade ou do *fitness* médio das populações, como no caso das definições formuladas no contexto da teoria sintética, o conceito proposto por Sober<sup>79</sup> não implica também a afirmação da suficiência da seleção natural para explicar a origem de quaisquer características funcionais observadas nos organismos, como advoga o

<sup>79</sup> SOBER, E. *The Nature of selection...* Op. cit. p. 208.

adaptacionismo empírico. Ele propõe apenas que a condição necessária e suficiente para que uma característica seja designada uma adaptação é ser resultante de seleção natural. Por conseguinte, é reconhecida a possibilidade de que características com valor adaptativo tenham origem não-adaptativa, sendo delimitados a eficácia da seleção natural e o domínio de aplicação do próprio conceito de adaptação. Na formulação de Sober, o conceito de adaptação se mostra compatível com uma postura pluralista em relação aos processos evolutivos, podendo-se ter na devida conta outros fatores evolutivos na explicação da forma orgânica, como defendido por Gould e Lewontin<sup>80</sup>.

<sup>80</sup> GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>81</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution... *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice...* *Op. cit.*

Contudo, há mais duas questões discutidas por Lewontin<sup>81</sup> a ser enfrentadas para a construção de uma abordagem consistente do conceito de adaptação: (1) a dificuldade de acomodar a complexidade das relações entre organismo e ambiente na formulação típica deste conceito e (2) o deslocamento do organismo do foco de estudo da biologia evolutiva que a compreensão usual da adaptação provoca. Como sumaria Lewontin, a adaptação tem sido usualmente concebida no pensamento darwinista como

*(...) o processo de mudança evolutiva pelo qual o organismo provê uma "solução" cada vez melhor ao "problema" [criado pelo ambiente externo], cujo resultado final é o estado de estar adaptado.*<sup>82</sup>

<sup>82</sup> LEWONTIN, R. *Adaptation...* *Op. cit.* p. 157.

<sup>83</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution... *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice...* *Op. cit.*

Lewontin<sup>83</sup> argumenta que esse modo de compreender a adaptação, comprometido com a idéia de um ajuste gradual do organismo ao ambiente, implica a visão simplista de que o ambiente se modifica a partir de uma dinâmica própria, que é então seguida pelos organismos. Nesse sentido, não são levados em conta os efeitos das atividades das formas vivas, que modificam o próprio ambiente em que vivem de maneira tanto a promover como a inibir sua própria vida e a de outros organismos. Atividades como a construção de ninhos, a marcação de fronteiras e trilhas, e mesmo a criação de habitats inteiros, como no caso da construção de represas por castores, aumentam as possibilidades de vida dos próprios organismos. Por sua vez, uma característica universal dos organismos é o fato de o aumento de seus números ser autolimitado, na medida em que conduzem à exaustão recursos tais como, por exemplo, alimentos e espaço. Além disso, tal consumo leva também à produção: os organismos absorvem matéria e energia em uma forma e as repassam convertidas em outras formas, que, de um lado, não podem ser mais usadas por indivíduos da mesma espécie,

<sup>84</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice...* *Op. cit.* p. 60.

<sup>85</sup> LEWONTIN, R. *Adaptation.* *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* *Op. cit.*

<sup>86</sup> LEVINS, R & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>87</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* *Op. cit.*

<sup>88</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* *Op. cit.* p. 54.  
Ver também, LEVINS, R & LEWONTIN, R. *Op. cit.* p. 70-71.

<sup>89</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* *Op. cit.* p. 58.

<sup>90</sup> LEWONTIN, R. *The organism as the subject and object of evolution...* *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice.* *Op. cit.*  
Ver também LEVINS, R & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

mas, de outro, podem servir como recursos para indivíduos de outras espécies.<sup>84</sup> Por todas as razões apontadas, parece equivocada a idéia de que o estado do ambiente de um organismo poderia ser tratado como se fosse independente das ações do próprio organismo, como supõe o conceito de adaptação, conforme interpretado por Lewontin.<sup>85</sup>

Levins e Lewontin<sup>86</sup> destacam que o conceito de adaptação, na formulação típica citada acima, teria poder heurístico somente na explicação da evolução biológica caso fosse possível a construção de nichos ecológicos *a priori*, antes mesmo que fossem conhecidos os organismos que os ocupam, passando-se, então, a descrever a evolução dos organismos na direção desses nichos. Nesses termos, o nicho seria concebido como uma espécie de espaço ecológico com buracos ocupados por organismos cujas propriedades lhes dariam a “forma” correta para se adaptar a tais lugares.<sup>87</sup> Este seria um conceito de nicho ecológico pré-existente e vazio, o qual, segundo a análise de Lewontin<sup>88</sup>, só poderia ter valor no estudo da natureza caso fosse possível especificarmos “quais justaposições de fenômenos físicos constituiriam um nicho potencial e quais não o fariam”. No entanto, não há uma maneira preferível de dividir o espaço multidimensional do nicho ecológico e qualquer tentativa de fazê-lo, na ausência de organismos que o constroem e definem, seria arbitrária. Os organismos, através das suas atividades, tanto criam ativamente o ambiente em que vivem como determinam quais variáveis do ambiente externo farão parte de seu nicho. Por exemplo, em um mesmo jardim, convivem espécies que são polinizadas por diferentes insetos e pássaros, em consequência da época em que florescem e da morfologia da corola. Como argumenta Lewontin<sup>89</sup>, beija-flores que polinizam flores com corola longa e fina não fazem parte do nicho de flores com corolas planas e abertas, polinizadas por outros organismos, ainda que flores dos dois tipos estejam abertas lado a lado e ao mesmo tempo, no mesmo ambiente. Uma mudança na população de beija-flores terá impacto sobre o sucesso da polinização de flores de corola longa e fina, na medida em que eles fazem parte do nicho de tais flores, mas não terá impacto sobre as flores com corolas planas e abertas.

Para Lewontin<sup>90</sup>, as interações entre organismos e ambiente são muito mais complexas e dialéticas do que pressupõe o conceito de adaptação como ajuste gradual dos organismos ao ambiente. Ele questiona, pois, a adequação da metáfora da *adaptação* na descrição do processo evolutivo, uma vez que ela parece implicar a idéia de que há

problemas fixos, criados de forma autônoma pelo ambiente externo, frente aos quais os organismos devem responder para se ajustar às condições externas de vida. Conforme este autor, a evolução pode ser mais adequadamente descrita como um processo contínuo, no qual os organismos evoluem para resolver problemas imediatos, em certa medida postos por eles mesmos, ao modificarem o ambiente em que vivem, o que faz com que os problemas que eles resolvem mudem gradualmente, à medida que os organismos evoluem. Tratar-se-ia de um processo de coevolução dos organismos e de seus ambientes.<sup>91</sup> Lewontin propõe, então, a metáfora da *construção* para representar esta situação. A proposta de Lewontin, que pode ser denominada *construcionismo*, deu vez a um programa de pesquisa atualmente bastante ativo, enfocando a construção de nichos pelos organismos.<sup>92</sup>

Lewontin<sup>93</sup> analisa ainda como a adesão paradigmática da biologia moderna à teoria darwiniana da evolução por seleção natural, e sua respectiva concepção da relação entre organismo e ambiente nos processos adaptativos, contribuíram para o deslocamento do organismo do foco de estudo da biologia evolutiva. O autor argumenta que “a estrutura da explicação adaptativa dos traços”<sup>94</sup>, em lugar de ter, de fato, o organismo como objeto prioritário, acaba por ter como foco a demonstração de como as propriedades dos seres vivos seguem as demandas do ambiente por meio da adaptação. A consequência, segundo o autor, é que o organismo passa a ser o nexo passivo de forças externas (as condições ambientais que estabelecem pressões seletivas) e internas (a variação genética), independentes umas das outras, as primeiras gerando “problemas” aleatórios com respeito aos organismos, e as últimas gerando “soluções” aleatórias com respeito ao ambiente. Os organismos terminam por ser, assim, alienados das forças que governam sua existência.

Para Lewontin<sup>95</sup>, tal visão da relação entre organismo e ambiente não somente é, à luz do conhecimento biológico atual, empírica e conceitualmente imprecisa, até mesmo equivocada, como também tem implicações políticas, ao sustentar a visão de que a natureza se encontraria numa espécie de equilíbrio imutável, o qual seria perturbado apenas pelo poder da espécie humana de intervir no ambiente. Em verdade, as atividades de todos os organismos, e não apenas a atividade humana, promovem mudanças ambientais continuamente e reconstróem o mundo natural. A diferença subjacente ao impacto das ações antrópicas está na escala e

<sup>91</sup> LEWONTIN, R. Genes, ambiente e organismos. In: SILVERS, R. B. (org.). *Histórias esquecidas da Ciência*. São Paulo: Paz e Terra, 1997. p. 108.

<sup>92</sup> ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N. & FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton (NJ): Princeton University Press, 2003.

<sup>93</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

<sup>94</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.* p. 50.

<sup>95</sup> LEWONTIN, R. The organism as the subject and object of evolution... *Op. cit.*

LEWONTIN, R. Genes, ambiente e organismos. *Op. cit.*

LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

<sup>96</sup> LEWONTIN, R. Genes, ambiente e organismos. *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

<sup>97</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.* p. 74.

<sup>98</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

no ritmo em que os humanos modificam o ambiente. Dessa perspectiva, Lewontin<sup>96</sup> faz uma crítica à bandeira ambientalista de “Salvemos o ambiente!”, uma vez que, de acordo com a concepção construcionista da relação entre organismos e ambiente, não há propriamente um “ambiente” fixo a ser salvo, e sim um processo constante de reconstrução do mundo natural por todos os organismos que os habitam. Assim, a questão não está em impedir ou frear as mudanças do mundo natural, na medida em que se mostram inevitáveis, sendo provocadas por todos os seres vivos.<sup>97</sup> Em sua visão, o que necessitamos é reunir toda a força política que pudermos para tentar afetar “a direção das alterações ambientais de modo a tornar mais viável uma vida digna para os seres humanos”<sup>98</sup>. Por mais controversas que possam ser essas colocações, podemos dizer que de fato trazem uma contribuição para os debates sobre a crise ambiental, na medida em que põem em questão afirmações comuns em tais debates, colocando em cena modos alternativos de entender as alterações do ambiente.

### O conceito de exaptação

Como pôde ser visto na seção anterior, o conceito de adaptação se encontra numa espécie de crise, em consequência das dúvidas em relação ao seu estatuto e papel epistemológico na biologia. Em situações como estas, são comuns dois tipos de reações: propostas de abandono e substituição do referido conceito, como é o caso do construcionismo de Lewontin<sup>99</sup>, ou propostas mais ponderadas, que buscam “salvar” o conceito, reformulando-o de modo que o mesmo possa assumir um papel mais promissor.

Este segundo tipo de reação pode ser ilustrado por dois exemplos de esforços para salvar o conceito de adaptação: (1) a definição de adaptação proposta por Sober<sup>100</sup>, apresentada anteriormente; e (2) a criação do conceito de *exaptação* por Gould e Vrba<sup>101</sup>, de modo a restringir o significado do termo *adaptação*.

Gould e Vrba<sup>102</sup> consideram que muitos dos problemas enfrentados pelo conceito de adaptação, tal como formulado pela teoria sintética da evolução, poderiam ser resolvidos mediante a criação de dois novos termos numa “taxonomia da morfologia evolutiva”<sup>103</sup>: *exaptação* e *aptação*.

O termo *exaptação* se refere a caracteres previamente moldados pela seleção natural para uma função particular, mas que foram cooptados para um novo uso, ou a caracteres originalmente não-funcionais, resultantes de processos não-seletivos, mas que foram cooptados para um uso corrente.

<sup>99</sup> LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

<sup>100</sup> SOBER, E. *Op. cit.*

<sup>101</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>102</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>103</sup> GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.* p. 520.

As penas das aves oferecem um exemplo do primeiro caso. De acordo com os modelos atualmente mais aceitos, elas foram inicialmente selecionadas para a função de isolamento térmico em dinossauros ancestrais das aves e, posteriormente, foram cooptadas para o vôo, o que terminou por resultar na seleção posterior de mudanças em características das próprias penas, em características esqueléticas e padrões neuromotores específicos (figura 4).

O segundo caso pode ser ilustrado pela cooptação das suturas cranianas não-fusionadas dos filhotes para o parto em mamíferos placentários, que foram citadas pelo próprio Darwin, em *A Origem das Espécies*, como exemplo de traço comumente confundido com uma adaptação, mas que se teria originado por causas independentes da seleção natural:

*As suturas dos crânios dos mamíferos em idade infantil têm sido interpretadas como uma bela adaptação destinada a facilitar o parto, o que sem dúvida acontece. Todavia, como tais suturas também aparecem nos crânios dos filhotes de répteis e de aves, cujo nascimento depende apenas do rompimento das cascas dos ovos, podemos deduzir que essa estrutura surgiu em decorrência de certas leis de crescimento, sendo utilizadas pelos animais superiores no momento do parto.*<sup>104</sup>

<sup>104</sup>DARWIN, C. *A Origem das Espécies*. Tradução Eugênio Amado. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, 1985. [1859]. p. 178.

<sup>105</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>106</sup>GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. *Op. cit.* p. 1233.

<sup>107</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

Assim, o termo *exaptação* designa características que apresentam valor adaptativo diante das circunstâncias presentes e *em consequência* de sua forma, mas são distintas de características que foram moldadas diretamente pela seleção natural *para* a função que desempenham hoje nos organismos que as possuem, para as quais Gould e Vrba<sup>105</sup> reservam o termo *adaptação*. Esses autores recomendam ainda que seja empregado o termo *aptação*, termo descritivo mais geral para designar um traço que contribui atualmente para o *fitness*, tratando *exaptação* e *adaptação* como subcategorias da *aptação*. Com tais precisões, torna-se possível, para esses autores, o reconhecimento da distinção crucial entre o processo de cooptação e de modelagem direta por seleção natural, na construção histórica dos traços.<sup>106</sup>

A motivação para a criação da nova terminologia por Gould e Vrba<sup>107</sup> esteve relacionada à identificação de dois problemas na biologia evolutiva, ambos tratados pelos autores como uma consequência do modo adaptacionista de compreender as mudanças evolutivas. Um dos problemas reside na ausência do reconhecimento devido à importância no processo evolutivo de fenômenos de mudança de função sem grandes rearranjos estruturais, ou de reaproveitamento funcional de estruturas já existentes. Outro problema diz

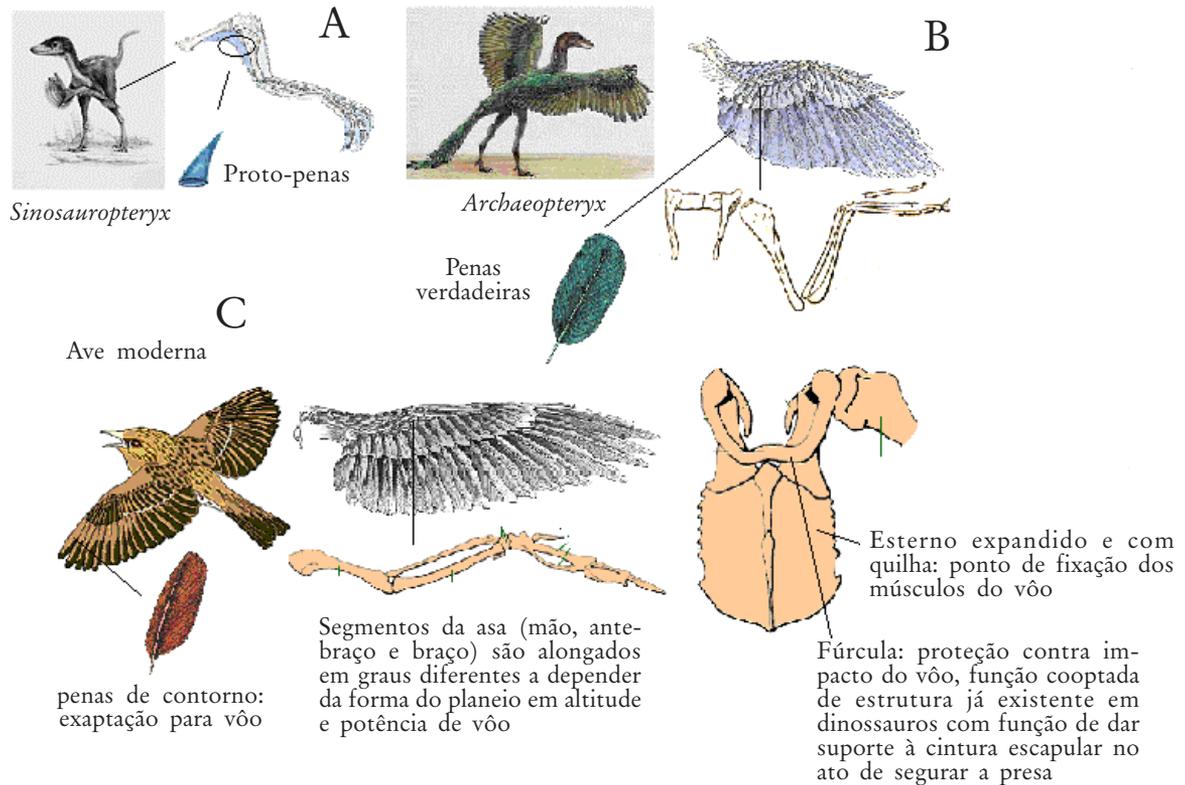


Figura 4: Evolução do vô: seqüência de adaptações primárias, exaptações e adaptações secundárias. A) *Sinosauropteryx*, uma das espécies fósseis mais antigas de dinossauro plumoso (com o corpo revestido de penas). Ao lado, detalhe do membro anterior revestido por proto-penas, que correspondiam a espessamentos da pele em forma de cone oco. Trata-se de um dinossauro bípede ancestral das aves apresentando componentes esqueléticos com características anatômicas que indicam não terem sido capazes de realizar o tipo de vô que as aves exibem. Diante dessas evidências, sugere-se que originalmente as penas funcionavam como isolante térmico, não sendo usadas no vô. As penas seriam, então, uma adaptação para termorregulação. B) *Archaeopteryx*, considerada a espécie mais antiga de ave. Esta espécie reteve características de dinossauros ancestrais, como a longa cauda, a dentição etc., mas apresentava o corpo coberto por penas verdadeiras, com uma ráquis formando o eixo central da pena e vexilos, formados pelo conjunto de barbas e bárbulas de ambos os lados do eixo central. O membro anterior, mostrado ao lado, apresenta arranjo de penas de vô semelhante ao das aves atuais: uma série distal de penas nos ossos alongados da mão e uma série proximal ao longo da parte externa do braço. Estima-se que *Archaeopteryx* tinha capacidade de vô por distâncias curtas. C) Ave moderna. As penas exaptadas para o vô passam a ser altamente modificadas e multifuncionais. As penas das asas são penas de contorno modificadas para o vô, os vexilos são arranjados assimetricamente em relação à ráquis etc. Além dessas adaptações secundárias relativas às penas de vô, as aves apresentam modificações nos componentes esqueléticos, como o esterno muito expandido, com uma quilha na qual se fixam músculos envolvidos no vô, a presença de ossos pneumáticos, entre outras mudanças mostradas na figura. (Figura produzida pelos autores)

respeito ao fato de o termo *adaptação* ser empregado indistintamente para designar tanto “o produto”, ou seja, uma característica com valor adaptativo, quanto o “processo” que deu origem àquele produto. O problema é que características igualmente relacionadas ao estado corrente de aptidão ou *fitness* dos organismos podem não ter origem em processos da mesma natureza. Como já discutimos, a forma de um traço que tem hoje determinada funcionalidade pode ter sido originalmente resultante de processo de seleção natural para uma função totalmente diferente, ou pode não ter sido nem mesmo moldada pela seleção natural, mas constituir a herança de uma forma ancestral, ou um produto inevitável do modo como ocorre o desenvolvimento do organismo. Gould e Vrba<sup>108</sup> propõem, assim, a distinção entre adaptação e exaptação para que não incorramos no risco de assumir que o uso corrente de uma característica poderia revelar automaticamente uma origem seletiva. Subjacente àquela distinção terminológica, encontra-se uma diferenciação entre o “uso corrente” de uma característica e sua “gênese histórica”, ou seja, o processo que lhe deu origem.

<sup>108</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

<sup>109</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*  
Ver também GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory. Op. cit.*

<sup>110</sup>WILLIAMS, G. C. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton(NJ): Princeton University Press, 1966.

<sup>111</sup>DARWIN, C. *Op. cit.*

Como reconhecem Gould e Vrba<sup>109</sup>, tais problemas já haviam sido antecipados por Williams<sup>110</sup> e mesmo por Darwin<sup>111</sup>. Williams defende vigorosamente a importância do conceito de adaptação na biologia evolutiva, mas recomenda cuidado quanto ao uso indiscriminado do mesmo, como se pudesse ser aplicado a toda e qualquer característica com valor adaptativo. Ele restringe o domínio de aplicação deste conceito a casos em que possamos atribuir com segurança a origem do estado atual da característica a um longo período de seleção natural para a efetividade de seu uso. No trecho de *A Origem das Espécies* citado acima, Darwin, por sua vez, se opõe ao uso do termo *adaptação* para a designação de estruturas que, mesmo sendo indispensáveis aos organismos que as apresentam, não tenham sido moldadas pela seleção natural, como as suturas dos crânios em mamíferos.

Darwin reconheceu também o papel desempenhado no processo evolutivo pelas mudanças de função de estruturas já existentes, tendo aludido a este fenômeno para solucionar o problema dos “estágios incipientes”, colocado por Mivart em crítica à eficiência da seleção natural.<sup>112</sup> A questão posta consistia na dificuldade de explicar como estruturas incipientes poderiam ter utilidade e valor adaptativo suficientes para serem mantidas e aumentarem gradualmente de complexidade através da seleção natural. Por exemplo, argumentava-se que uma asa rudimentar não pode-

<sup>112</sup>GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory. Op. cit.*

ria oferecer um benefício aerodinâmico concebível, de modo que fosse favorecida e pudesse dar origem a uma asa completamente funcional, sob um regime lento de seleção natural para o vôo. Diante deste problema, Darwin argumentou que seqüências evolutivas forjadas pela seleção natural apenas pressupõem continuidade no sucesso reprodutivo diferencial, e não continuidade numa única função. Assim, o estágio incipiente ou rudimentar da asa poderia ter desempenhado uma função diferente, tendo sido selecionada por essa razão. Eventualmente, esta proto-asa teria resultado em benefícios aerodinâmicos, relativos ao vôo, e a função original teria então se modificado para a utilidade primariamente explorada pela maioria das aves atualmente.<sup>113</sup> Além de ter em vista o princípio de conversão de uma função a outra, Darwin usou o argumento da distinção entre “uso corrente” e “gênese histórica”: não se pode tomar a função corrente como equivalente às razões para a origem histórica.

A noção de que o reaproveitamento de estruturas ocorre com grande freqüência e chega a caracterizar a evolução está presente também no trabalho de François Jacob<sup>114</sup>. Antes mesmo da crítica ao adaptacionismo feita por Gould e Lewontin<sup>115</sup>, Jacob criticava a descrição adaptacionista do processo evolutivo como se este fosse um projeto de engenharia e propunha que a analogia mais adequada seria com a atividade de um funileiro, o qual, sem dispor de um projeto antecipadamente elaborado, dá aos materiais de que dispõe funções inesperadas, de modo a produzir um novo objeto funcional, através de um trabalho lento, que envolve pequenas e constantes modificações, bem como retoques incessantes. De modo semelhante, a evolução produz novidades trabalhando em cima do que já existe, tanto atribuindo novas funções a um sistema, como combinando mais de um sistema (que se tornam, então, subsistemas) para produzir um sistema mais complexo.<sup>116</sup>

Também tem sido argumentado que as exaptações não são acidentes fortuitos, meras coincidências, e sim, mais provavelmente, ocorrências regulares, resultantes de processos sistemáticos.<sup>117</sup> De acordo com a teoria de construção de nicho de Lewontin<sup>118</sup>, discutida acima, os organismos estão constantemente criando novos nichos, em seqüência de suas próprias atividades. Um dos modos mais rápidos e viáveis pelos quais os organismos criam e exploram de forma adaptativa novos nichos é atribuindo novos usos a velhas estruturas. Aves, por exemplo, foram capazes de se mover para uma nova zona adaptativa, a exploração do

<sup>113</sup>GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. *Op. cit.* p. 1223.

<sup>114</sup>JACOB, F. *Evolution and Tinkering*. *Science*, v. 196, n. 4295, p. 1161-1166, 1977.

<sup>115</sup>GOULD, S. & LEWONTIN, R. *Op. cit.*

<sup>116</sup>JACOB, F. *Op. cit.* p. 1164.

<sup>117</sup>ANDREWS, P. W.; GANGESTAD, S. W. & MATTHEWS, D. *Op. cit.*

<sup>118</sup>LEWONTIN, R. *The organism as the subject and object of evolution...* *Op. cit.*  
LEWONTIN, R. *A tripla hélice*. *Op. cit.*

ambiente aéreo, porque apresentavam estruturas que podiam ser exaptadas para o vôo.

<sup>119</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S.  
*Op. cit.*

Gould e Vrba<sup>119</sup> fazem questão de esclarecer que não é o caso de interpretarmos o argumento apresentado por eles como anti-selecionista. O conceito de exaptação não exclui a adaptação! Ao contrário, tanto características exaptadas podem ter-se originado por seleção natural para outra função, quanto a exaptação muito freqüentemente vem seguida de adaptações secundárias: quando uma estrutura é cooptada para um novo uso, geralmente não se encontra bem ajustada a este novo papel, enquanto modificações que a tornem mais ajustada poderão ser selecionadas positivamente, dando origem a adaptações secundárias. Gould e Vrba<sup>120</sup> sugerem, assim, que a história de uma estrutura ou de um comportamento complexo pode ser descrita como uma seqüência de eventos de adaptação, exaptação e adaptações secundárias. As penas, por exemplo, surgiram como adaptações (primárias) para termorregulação em dinossauros plumosos ancestrais das aves, tendo sido depois exaptadas para o vôo. Mas as penas, ao longo da evolução das aves, experimentaram um conjunto de adaptações secundárias. De modo semelhante, mudanças nas características esqueléticas das aves foram selecionadas posteriormente, uma vez que auxiliavam na eficiência do vôo, constituindo-se também em adaptações secundárias (figura 4).

<sup>120</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S.  
*Op. cit.*

Exaptações e adaptações podem ser distinguidas através da análise da relação entre mudanças adaptativas nas estruturas e nos comportamentos dos organismos de uma dada linhagem e mudanças nos regimes seletivos associados ao uso corrente daquelas estruturas e comportamentos. Se uma característica com maior valor adaptativo apareceu na história evolutiva de uma linhagem antes que um regime seletivo relevante para o uso corrente se tenha estabelecido, o traço não é uma adaptação, mas, provavelmente, uma exaptação para este uso. Para que a característica seja uma adaptação, deve ter surgido no regime seletivo no qual exibe seu uso corrente, tendo sido favorecida por seleção natural naquele regime específico.<sup>121</sup>

<sup>121</sup>Para maiores informações acerca de aspectos metodológicos e critérios de rigor na análise de adaptações, ver ROCHA, P. L. B.; RENOUS, S.; ABOURACHID, A. & HÖFLING, E. Evolution toward asymmetrical gaits in Neotropical spiny rats (Rodentia: Echimyidae): evidences favoring adaptation. *Canadian Journal of Zoology*. v. 85, p. 709-717, 2007. Para maior detalhamento acerca dos critérios de distinção entre exaptações e adaptações, ver GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. *Op. cit.*

### Implicações para o ensino de evolução

Todos os aspectos que discutimos ao longo deste artigo mostram a necessidade de aproximar mais da educação básica (e, em muitos casos, também da educação superior) a abordagem da evolução, além do que hoje constitui o conhecimento bem estabelecido sobre biologia evolutiva.

Mesmo quando podemos detectar, na educação básica, um ensino de qualidade sobre o tema proposto, muitos elementos do pensamento adaptacionista estão presentes no saber escolar. É preciso investir, então, na transposição didática de pesquisas mais atualizadas sobre evolução para o contexto da educação básica, o que constitui uma das preocupações centrais de nossas investigações. Em particular, parece necessária uma visão mais plural sobre os processos e padrões evolutivos.

Diante desse cenário, cumpre considerar, antes de mais nada, que a literatura sobre o ensino e a aprendizagem de evolução tem priorizado o papel de conceitos relativos à genética mendeliana, de populações e molecular na compreensão dos mecanismos evolutivos. Tais áreas da genética são – é claro – relevantes para o entendimento da variação genética, de sua origem e natureza, e do efeito de fatores evolutivos sobre a composição genética das populações. No entanto, mais recentemente, sobretudo a partir da emergência da biologia evolutiva do desenvolvimento (evo-devo), tem-se reconhecido a importância dos conhecimentos acerca de mais processos envolvidos na evolução, como as restrições estruturais decorrentes de mecanismos de desenvolvimento, a construção de nichos ecológicos por organismos e o reaproveitamento de estruturas preexistentes, exaptadas para novas funções, entre outros. Também esses merecem particular atenção da esfera didática.

Por exemplo, a argumentação de Lewontin acerca do valor da construção de nichos pelos organismos coloca pelo menos dois desafios para o ensino de evolução: (1) a necessidade de focar a atenção sobre o papel que alguns conceitos centrais da ecologia podem desempenhar no ensino deste assunto; e (2) a necessidade de identificar qual abordagem do conceito de nicho pode mostrar-se heurística-mente mais poderosa para pensar a construção de nicho como um processo imbuído de função tanto nos sistemas ecológicos, quanto nos processos evolutivos. Uma vez identificada tal abordagem, o passo seguinte é investigar a possibilidade de sua transposição didática para o ensino médio.

Em relação à ecologia, já estava claro, desde a síntese evolutiva, que os conhecimentos no campo da ecologia de populações são fundamentais para a compreensão dos processos evolutivos, uma vez que explicam a dinâmica das populações face às condições ambientais.<sup>122</sup> No entanto, a situação atual da biologia evolutiva parece pedir que se vá além das abordagens típicas da ecologia de populações.

<sup>122</sup>ARAÚJO, A. M. Estará em curso o desenvolvimento de um novo paradigma teórico para a evolução biológica? In: MARTINS, L. A.-C. P.; REGNER, A. C. K. P. & LORENZANO, P. *Ciências da Vida: Estudos Filosóficos e Históricos*. Campinas: AFHIC, 2006.

<sup>123</sup>ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N. & FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton (NJ): Princeton University Press, 2003.

<sup>124</sup>ODLING-SMEE, F. J. *et al.* *Op. cit.*

<sup>125</sup>HAEFNER, J. W. Two metaphors of the niche. *Synthese*, v. 43, p. 132-153, 1980.  
PATTEN, B. C. & AUBLE, G. T. Systems approach to the concept of niche. *Synthese*, n. 43, p. 155-181, 1980.

<sup>126</sup>HAEFNER, J. W. *Op. cit.*

<sup>127</sup>WHITTAKER, J. H.; LEVIN, S. A. & ROOT, R. B. 'Niche, habitat and ecotope'. *American Naturalist.*, v. 107, p. 321-338, 1973.

<sup>128</sup>ODLING-SMEE, F. J. *et al.* *Op. cit.*

<sup>129</sup>HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, n. 22, p. 415-427, 1957.

O recente programa de pesquisa sobre a construção de nicho e suas implicações para a compreensão da evolução<sup>123</sup> tem enfatizado a importância de se compreender o papel que as atividades de construção de nicho de vários organismos pode desempenhar no processo evolutivo, ao modificarem de forma constante e direcional o ambiente e, assim, o regime seletivo em que gerações futuras de organismos de sua própria espécie e/ou de espécies diferentes evoluirão. Dessa perspectiva, os organismos não herdariam apenas genes, mas também um ambiente modificado, ou seja, além da herança genética, seria preciso ter em vista também uma espécie de "herança ecológica".<sup>124</sup>

Revisões acerca do desenvolvimento histórico do conceito de nicho ecológico<sup>125</sup> mostram que há duas abordagens tradicionais deste conceito na ecologia, representadas pelas propostas de Grinnel e Elton. Para Haefner, os enfoques tradicionais geraram um longo problema na definição formal de nicho: a dicotomia entre a ênfase dada aos fatores abióticos requeridos pelas espécies, de um lado, e, de outro, o papel desempenhado pelas espécies nas comunidades ecológicas.<sup>126</sup> Uma das soluções propostas para essa dicotomia foi a separação das duas abordagens em dois conceitos, os de *habitat* e *nicho*, por Whittaker e colaboradores.<sup>127</sup>

As propostas tanto de Grinnel quanto de Elton se mostram inadequadas para um estudo do processo evolutivo que considere o papel que a construção de nichos pelos organismos pode desempenhar. Elas padecem do mesmo problema da concepção de nicho implicada na visão da relação entre organismo e ambiente presente no conceito darwinista de adaptação, como entendido pela síntese evolutiva: o nicho é concebido como uma espécie de cavidade a ser ocupada na comunidade ecológica, imutável, com existência independente de seus ocupantes.<sup>128</sup> Tais explicações não tornam possível conceber a evolução a partir de uma relação dialética entre organismo e ambiente.

Uma proposta que buscou sintetizar a noção de habitat e de "papel" funcional das espécies nos ecossistemas consiste na definição de nicho de Hutchinson<sup>129</sup>. Nesses termos, o nicho é concebido como a região de um hiperespaço *n*-dimensional, formando um hiper-volume. As variáveis bióticas e abióticas do nicho são representadas como eixos num espaço geométrico. A definição de Hutchinson é considerada um avanço em relação às abordagens anteriores e resolve em parte os problemas acima apresentados, ao reconhecer que o nicho só pode ser definido com

<sup>130</sup>ODLING-SMEE, F. J. *et al.*  
*Op. cit.*

<sup>131</sup>Para uma lista dos livros didáticos de Biologia aprovados pelo PNLEM/2007, ver [http://portal.mec.gov.br/seb/index.php?option=com\\_content&task=view&id=920&Itemid=&sistemas=1](http://portal.mec.gov.br/seb/index.php?option=com_content&task=view&id=920&Itemid=&sistemas=1). Os quatro livros analisados foram os seguintes: AMABIS, J. M. & MARTHO, G. R. *Biologia*. Vol. 3., 2. ed. São Paulo: Moderna, 2005. 456 p. LAURENCE, J. *Biologia*. São Paulo: Nova Geração, 2005. 696 p. LINHARES, S. & GEWANDSZNAJDER, F. *Biologia*. São Paulo: Ática, 2005. 552 p. LOPES, S. & ROSSO, S. *Biologia*. São Paulo: Saraiva, 2005. 608 p.

<sup>132</sup>WHITTAKER, J. H. *et al.*  
*Op. cit.*

<sup>133</sup>LOPES, S. & ROSSO, S.  
*Op. cit.* p. 544.

<sup>134</sup>LINHARES, S. & GEWANDSZNAJDER, F. *Op. cit.* p. 452.

<sup>135</sup>HUTCHINSON, G. E.  
*Op. cit.*

<sup>136</sup>SOBER, E. *Op. cit.*

referência aos seus ocupantes e que as propriedades de seus ocupantes são mutáveis.<sup>130</sup> Portanto, esta definição se mostra mais adequada para uma abordagem da evolução que leve em conta o papel que as atividades de construção de nicho dos organismos desempenham na dinâmica do processo evolutivo.

Numa breve análise de quatro manuais de Biologia mais utilizados pelos professores, entre os nove livros aprovados no Programa Nacional do Livro Didático para o Ensino Médio (PNLEM de 2007)<sup>131</sup>, encontramos com maior frequência a noção de nicho ecológico como papel ou atividades desempenhadas pelos organismos nos ecossistemas, associada à proposta de separação entre *habitat* e *nicho*, de Whittaker e colaboradores<sup>132</sup>. Isso pode ser ilustrado pelas seguintes passagens: “O lugar que o organismo ocupa no ecossistema é o seu habitat, e a descrição de seu modo de vida constitui o seu nicho”<sup>133</sup>; “... o lugar em que uma espécie é encontrada (seu endereço na comunidade) chama-se habitat. O conjunto de relações que a espécie mantém com outras espécies e com o ambiente físico recebe o nome de nicho ecológico...”<sup>134</sup>. Reconhecemos as dificuldades de transpor o conceito de nicho de Hutchinson<sup>135</sup> para o ensino médio, mas consideramos que é possível, ao introduzir a noção de fatores limitantes, tratar o nicho de um organismo como o conjunto de fatores que limitam sua sobrevivência, de maneira compatível com certa faixa de variação destes fatores. Além disso, é importante salientar que tal variação se deve não somente a mudanças autônomas do ambiente, mas também às atividades dos próprios organismos, que devem ser entendidos, assim, como construtores de nichos.

Um outro aspecto que temos defendido é que a construção de uma compreensão do conceito darwinista de adaptação que não incorra numa perspectiva adaptacionista deve constituir um objetivo fundamental do ensino médio de evolução. Para tanto, propomos que o conceito darwinista de adaptação seja abordado do modo como se encontra formulado na definição de Sober<sup>136</sup>, dado que ela evita uma série de problemas enfrentados pelo conceito postulado pelo programa adaptacionista e se mostra compatível com a tendência pluralista de explicação dos fenômenos evolutivos na biologia atual. Sugerimos enfatizar que não devemos esperar descobrir funcionalidade em todas as características dos seres vivos; também se deve ter em mente que, a despeito de a seleção natural ser um mecanismo com papel central na explicação das mudanças evolutivas, – de fato,

explica satisfatoriamente adaptações observadas na natureza – a origem e evolução de algumas características que hoje apresentam valor adaptativo são mais adequadamente explicadas levando-se em conta outros mecanismos evolutivos. É importante que sejam explorados em sala de aula exemplos de características que não têm valor adaptativo e são resultantes de restrições estruturais, do desenvolvimento ou da história evolutiva. Também parece interessante a análise de casos em que características que inicialmente foram interpretadas como adaptações se mostraram, mais tarde, subprodutos de outros processos evolutivos, tendo adquirido posteriormente valor adaptativo (exaptações) – como é o caso das substâncias herbicidas em algumas espécies vegetais.<sup>137</sup>

<sup>137</sup>O texto “Adaptação ou não?” (TIDON-SKLORZ, R. Adaptação ou não? Eis a questão. In: SOLFERENI, V. N. (ed.). *Ciência Hoje na escola*. volume 9: Evolução. Rio de Janeiro: Global: SBPC, 2001), publicado na coleção *Ciência Hoje na Escola*, pode ser um recurso didático apropriado para a abordagem do conceito de adaptação no terceiro e quarto ciclos do ensino fundamental, e até mesmo no ensino médio. Devem ser consideradas, contudo, as observações feitas por Santos e Siedschlag (SANTOS, S. & SIEDSCHLAG, A. C. As produções artísticas e as idéias cotidianas sobre a evolução dos seres vivos. In: TRIVELATO, S. L. F.; SILVEIRA, R. M. da. & DOMINGUEZ, R. C. (Coord.). *Coletânea do VIII Encontro Perspectivas do Ensino de Biologia* [CD-Room]. São Paulo: FEUSP/EDUSP, 2002.), acerca das ilustrações que acompanham o texto.

<sup>138</sup>GOULD, S. & VRBA, E. S. *Op. cit.*

As críticas ao programa adaptacionista mostram que o equívoco está em abordar os processos evolutivos enfatizando *a priori* o ajuste do traço ao seu uso corrente e inferindo, a partir disso, uma narrativa exclusivamente seletcionista. A distinção entre exaptação e adaptação deixa claro que devemos descrever a evolução da forma orgânica tendo em vista tanto o significado funcional do traço, quanto a sua história filogenética. O conceito de exaptação provê os biólogos e professores de biologia de uma ferramenta conceitual que lhes possibilita focar a atenção sobre o fenômeno da cooptabilidade (reaproveitamento) de estruturas, adaptativas ou não-adaptativas, bem como sobre o papel que este fenômeno desempenha no curso das mudanças evolutivas, assim como permite identificar com maior clareza as falhas em que podemos incorrer ao inferirmos a gênese histórica de um traço a partir de seu uso corrente. Dessa perspectiva, sugerimos que sejam apresentadas narrativas históricas acerca da evolução de características complexas, em que os conceitos de adaptação e exaptação possam ser entendidos como igualmente necessários para a compreensão da origem e evolução da forma orgânica. Para tanto, podem ser explorados casos já bem documentados na literatura, como a exaptação das penas das aves para o voo e as adaptações secundárias por elas experimentadas, em função da mudança do regime seletivo (ver figura 4).

Outro exemplo discutido por Gould e Vrba<sup>138</sup> que, em nosso entendimento, pode ser transposto para o ensino médio, diz respeito à evolução dos ossos. Os ossos surgiram num estágio muito precoce da história dos vertebrados, podendo não ter sido selecionados, nos regimes seletivos aos quais estavam sujeitos estes vertebrados iniciais, em virtude de sua função de dar sustentação ao corpo. Os

**Claudia Sepulveda** é graduada em Ciências Biológicas, mestre e doutoranda do Programa de Pós-Graduação em Ensino, Filosofia e História das Ciências da Universidade Federal da Bahia (UFBA)/Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS) e professora do Departamento de Educação da última instituição. caucasa@atarde.com.br

**Charbel Niño El-Hani** é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Educação e professor do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Biologia da UFBA. É coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ensino, Filosofia e História das Ciências da UFBA/UEFS. charbel.elhani@pesquisador.cnpq.br

autores discutem o seguinte cenário para a evolução dos ossos: a deposição de fosfatos de cálcio na pele dos primeiros vertebrados teria sido inicialmente uma adaptação para o armazenamento de fosfatos necessários para a atividade metabólica, e somente muito depois na linhagem dos vertebrados os ossos substituíram o endoesqueleto cartilaginoso, passando a cumprir a função pela qual são mais reconhecidos hoje, a sustentação/proteção do corpo. Assim, ossos apresentam hoje dois usos principais nos vertebrados: o armazenamento de íons minerais e a sustentação/proteção do corpo. Contudo, a deposição de fosfatos em tecidos corporais teria surgido como uma adaptação para o armazenamento de íons e, assim, para a função metabólica, enquanto o mecanismo metabólico de produção de ossos propriamente ditos pode ser interpretado como uma exaptação para a sustentação/proteção corporal em vertebrados. Por sua vez, a deposição de fosfatos em maior quantidade e a mineralização, assim como o arranjo dos elementos ósseos num endoesqueleto, seriam adaptações secundárias, posteriores à cooptação dos ossos para aquelas últimas funções.

Em nossa visão, narrativas desta natureza podem ser exploradas no currículo em diferentes oportunidades, por exemplo, quando se introduz a diversidade dos seres vivos, ou na construção de abordagens comparadas da anatomia e fisiologia dos animais. A inclusão de tais narrativas no ensino de evolução é importante, em nosso entendimento, porque podem contribuir para a construção, pelo estudante, de uma visão pluralista sobre o processo evolutivo, de acordo com a qual uma diversidade de mecanismos opera no processo, incluindo a seleção natural, o reaproveitamento de estruturas para novas funções, restrições ao processo evolutivo, deriva gênica etc.