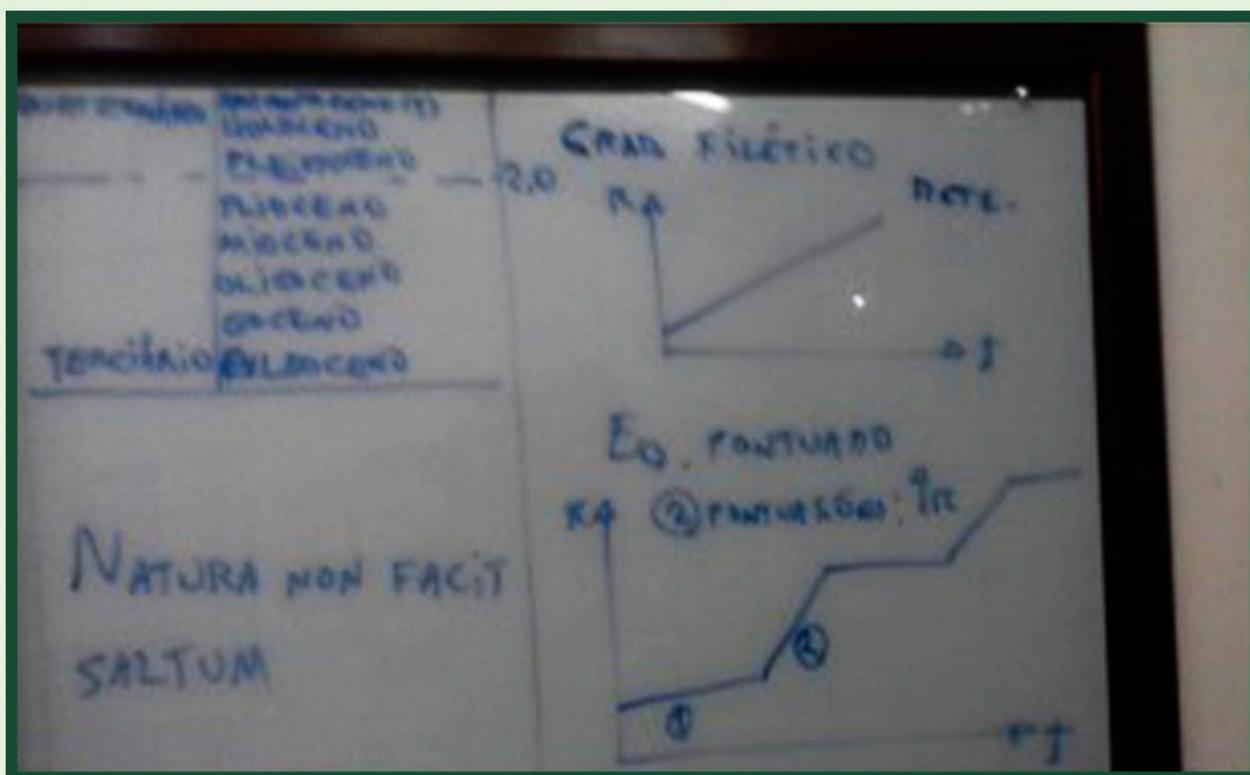


Daniel Blamires
Organizador



EVOLUÇÃO NO QUADRO: TEMAS EVOLUTIVOS COM FIGURAS MANUSCRITAS

1ª EDIÇÃO

São José dos Pinhais
BRAZILIAN JOURNALS PUBLICAÇÕES DE PERIÓDICOS E EDITORA
2024



Daniel Blamires
Organizador



**Evolução no quadro: temas evolutivos
com figuras manuscritas**

Brazilian Journals Editora
2024

2024 by **Brazilian Journals Editora**
Copyright © Brazilian Journals Editora
Copyright do Texto © 2024 Os Autores
Copyright da Edição © 2024 Brazilian Journals Editora
Diagramação: Editora
Edição de Arte: Editora
Revisão: Os Autores

O conteúdo dos artigos e seus dados em sua forma, correção e confiabilidade são de responsabilidade exclusiva dos autores. Permitido o download da obra e o compartilhamento desde que sejam atribuídos créditos aos autores, mas sem a possibilidade de alterá-la de nenhuma forma ou utilizá-la para fins comerciais.

Conselho Editorial:

Ciências Agrárias

Profa. Dra. Fátima Cibele Soares - Universidade Federal do Pampa, Brasil
Prof. Dr. Gilson Silva Filho - Centro Universitário São Camilo, Brasil
Prof. Msc. Júlio Nonato Silva Nascimento - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Pará, Brasil
Prof. Caio Henrique Ungarato Fiorese - Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil
Profa. Dra. Ana Lídia Tonani Tolfo - Centro Universitário de Rio Preto, Brasil
Profa. Dra. Celeide Pereira - Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Brasil
Prof. Dr. Rafael de Almeida Schiavon - Universidade Estadual de Maringá, Brasil
Prof. Dr. João Tomaz da Silva Borges - Instituto Federal de Ciência e Tecnologia de Minas Gerais, Brasil

Ciências da Saúde

Profa. Dra. Juliana Barbosa de Faria - Universidade Federal do Triângulo Mineiro, Brasil
Profa. Msc. Marília Emanuela Ferreira de Jesus - Universidade Federal da Bahia, Brasil
Profa. Dra. Rejane Marie Barbosa Davim - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil
Prof. Msc. Salvador Viana Gomes Junior - Universidade Potiguar, Brasil
Prof. Dr. Caio Marcio Barros de Oliveira - Universidade Federal do Maranhão, Brasil
Prof. Msc. Alceu de Oliveira Toledo Júnior - Universidade estadual de Ponta Grossa, Brasil
Profa. Msc. Michelle Freitas de Souza - Universidade Federal Fluminense, Brasil
Prof. Esp. Haroldo Wilson da Silva - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Brasil
Profa. Msc Eulália Cristina Costa de Carvalho - Universidade Federal do Maranhão, Brasil



Ano 2024

Profa. Dra. Gabrielle de Souza Rocha - Universidade Federal Fluminense, Brasil

Ciências Sociais Aplicadas

Prof. Dr. Orlando Ramos do Nascimento Júnior - Universidade Estadual de Alagoas, Brasil

Prof. Dr. José Arilson de Souza - Universidade Federal de Rondônia, Brasil

Profa. Dra Silvana Saionara Gollo - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Brasil

Prof. Dr. Hudson do Vale de Oliveira- Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Roraima, Brasil

Prof. Msc Fabiano Roberto Santos de Lima - Centro Universitário Geraldo di Biase, Brasil

Prof. Dr. Helder Antônio da Silva - Instituto Federal de Educação do Sudeste de Minas Gerais, Brasil

Profa. Dra. Adriana Estela Sanjuan Montebello - Universidade Federal de São Carlos, Brasil

Profa. Msc. Juliane de Almeida Lira - Faculdade de Itaituba, Brasil

Prof. Dr. Artur José Pires Veiga - Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Brasil

Ciências Humanas

Profa. Dra. Angela Maria Pires Caniato - Universidade Estadual de Maringá, Brasil

Profa. Msc. Maria Elena Nascimento de Lima - Universidade do Estado do Pará, Brasil

Profa. Dra. Mariza Ferreira da Silva - Universidade Federal do Paraná, Brasil

Prof. Msc. Daniel Molina Botache - Universidad del Tolima, Colômbia

Prof. Dr. Jadson Justi - Universidade Federal do Amazonas, Brasil

Profa. Dra. Alexandra Ferronato Beatrici - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Brasil

Profa. Dra. Carolina de Castro Nadaf Leal - Universidade Estácio de Sá, Brasil

Prof. Dr. André Luís Ribeiro Lacerda - Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil

Profa. Dra. Rita de Cássia da Silva Oliveira - Universidade Estadual de Ponta Grossa, Brasil

Prof. Dr. Luiz Antonio Souza de Araujo - Universidade Federal Fluminense, Brasil

Prof. Dr. Adelcio Machado - Universidade Alto Vale do Rio do Peixe, Brasil

Prof. Dr. Alecson Milton Almeida dos Santos - Instituto Federal Farroupilha, Brasil

Profa. Msc. Sandra Canal - Faculdade da Região Serrana, Brasil

Engenharias

Profa. Dra. Genira Carneiro de Araujo - Universidade do Estado da Bahia, Brasil

Prof. Dr. Armando Carlos de Pina Filho- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil

Prof. Dr. Edmilson Cesar Bortoletto - Universidade Estadual de Maringá, Brasil

Prof. Dr. Richard Silva Martins - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Sul Rio Grandense, Brasil

Profa. Msc. Scheila Daiana Severo Hollveg - Universidade Franciscana, Brasil

Prof. Dr. José Alberto Yemal - Universidade Paulista, Brasil
Profa. Msc. Onofre Vargas Júnior - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Brasil
Prof. Dr. Paulo Henrique de Miranda Montenegro - Universidade Federal da Paraíba, Brasil
Prof. Dr. Claudinei de Souza Guimarães - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil
Profa. Dra. Christiane Saraiva Ogradowski - Universidade Federal do Rio Grande, Brasil
Prof. Dr. Eduardo Dória Silva - Universidade Federal de Pernambuco, Brasil
Prof. Dr. Cleiseano Emanuel da Silva Paniagua - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Goiás, Brasil
Profa. Dra. Ercilia de Stefano - Universidade Federal Fluminense, Brasil
Profa Dra Consuelo Salvaterra Magalhães - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Brasil
Profa. Dra. Djanavia Azevêdo da Luz - Universidade Federal do Maranhão, Brasil
Prof. Dr. Carlos Alberto Mendes Moraes - Universidade do Vale do Rio do Sino, Brasil
Profa. Msc. Alicia Ravelo Garcia - Universidad Autónoma de Baja California, México

Ciências Biológicas

Profa. Dra. Caroline Gomes Mâcedo - Universidade Federal do Pará, Brasil
Profa. Dra. Jane Marlei Boeira - Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, Brasil
Profa. Msc. Alexandra da Rocha Gomes - Centro Universitário Unifacvest, Brasil
Profa Dra María Leticia Arena Ortiz - Universidad Nacional Autónoma de México, México

Ciências Exatas e da Terra

Prof. Dr. Dilson Henrique Ramos Evangelista - Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará, Brasil
Prof. Msc. Raphael Magalhães Hoed - Instituto Federal do Norte de Minas Gerais, Brasil
Profa. Dra. Joseina Moutinho Tavares - Instituto Federal da Bahia, Brasil
Prof. Dr. Márcio Roberto Rocha Ribeiro - Universidade Federal de Catalão, Brasil
Prof. Dr. Marco Aurélio Pereira Buzinaro, Instituto Federal de Sergipe (IFS), Brasil

Linguística, Letras e Artes

Prof. Dr. Wagner Corsino Enedino - Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

B637e Blamires, Daniel

Evolução no quadro: temas evolutivos com figuras manuscritas / Daniel Blamires . São José dos Pinhais: Editora Brazilian Journals, 2024.

Formato: PDF

Requisitos de sistema: Adobe Acrobat Reader

Modo de acesso: World Wide Web

Inclui: Bibliografia

ISBN: 978-65-6016-071-2

1. Evolução. 2. Estudo. 3. Pesquisa. 4. Manuscritos

I. Blamires, Daniel. II. Título

Brazilian Journals Editora
São José dos Pinhais – Paraná – Brasil
www.brazilianjournals.com.br
editora@brazilianjournals.com.br

APRESENTAÇÃO

Intitulado “Evolução no Quadro: temas evolutivos com figuras manuscritas”, este livro revisa cinco importantes assuntos da evolução orgânica: 1). Conceitos de espécie; 2). Especiação; 3). Filogenia; 4). Taxas de evolução e Fósseis Vivos; 5). Gradualismo Filético, Equilíbrio Pontuado e Neodarwinismo. Os três primeiros capítulos constam na seção “Microevolução e Filogenia”, e os demais na seção “Macroevolução.”

Cada capítulo, com figuras manuscritas, é composto pelas seções introdução, desenvolvimento (sem esta denominação explícita) e considerações finais. Um glossário segue logo após as referências, com termos evolutivos e de outras disciplinas afins que constam no livro, mas que não foram esclarecidos previamente. Um índice remissivo é apresentado no final.

Esta obra é um esforço para expor claramente estes cinco temas supracitados, tanto a discentes de graduação quanto, por exemplo, aos alunos do ensino médio.

O AUTOR



Daniel Blamires - Graduação Ciências Biológicas (1997), Mestrado Biologia/modalidade Ecologia (2001) e Doutorado Ciências Ambientais (2007), pela Universidade Federal de Goiás. Docente Dedicção Exclusiva no Curso Biologia Licenciatura, Universidade Estadual de Goiás - Unidade Iporá. Experiência em Ciências Ambientais, Ecologia de Comunidades, Cerrado, Ornitologia, Evolução e cotidiano.

E-mail: daniel.blamires@ueg.br

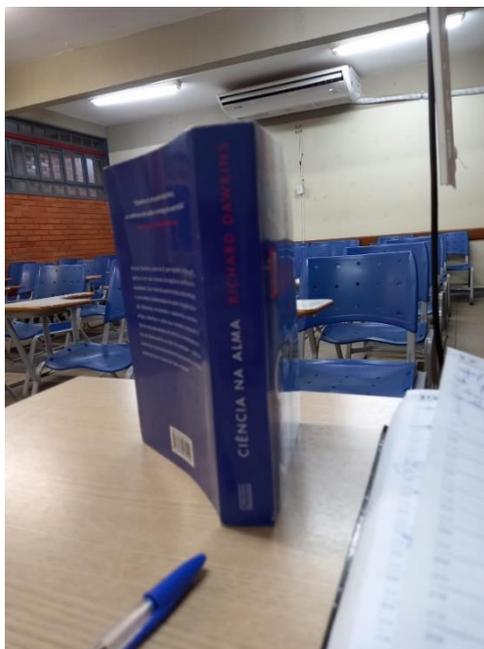
*“O tempo deixa na gente
Um gosto amargo de corte
O vento sopra rasteiro
Me lembro que ainda sou forte.”*

Lucas Faria e Genésio Tocantins. Entreveros. *In*: Frutos da Terra. Disponível em: <
<https://www.youtube.com/watch?v=cFuE3VK0Gk8> > . Acesso em: 30-05-2024.

*“Dedico a todos que ensinam
Ciências Naturais ao povo goiano.
Verdadeiros heróis, divulgadores
científicos no coração brasileiro”.*

PREFÁCIO

Livro de Richard Dawkins (2018), em sala-de-aula na UEG-Iporá.



Fonte: Autor, 18-12-2023.

E novamente, começo celebrando minha variável cosmológica preferida: o tempo! E como magistralmente lembrado pela melodia goiana de Lucas Faria e Genésio Tocantins, o gosto do tempo não é doce, mas convém lembrar da força interior.

Nos livros anteriores (Blamires 2022b, 2023b) expus minha juventude nos prefácios, mas desta vez tentarei ser mais sucinto. Como prescrevi, iniciei minha carreira de docente universitário na UEG-Iporá em 2001, em regime contrato-temporário, logo após defender a dissertação de mestrado. Lecionei as disciplinas Ecologia, Geologia/Paleontologia e Evolução até os primeiros meses de 2003, quando consegui uma bolsa de doutorado e tive que voltar à grande Goiânia.

Nestes primeiros dois anos de trabalho na unidade Iporá, ouvi algumas vezes pessoas comentarem que “...A biologia é muito prosélita, porque centraliza tudo em evolução...” Então, reforcei minha hipótese de trabalhar em uma paisagem carente de

informações científicas, ficando ainda mais estimulado a explicar com clareza e objetividade muitos preconceitos, como o supracitado, e até as dúvidas a este público. Percebi também ser necessário responder de modo imparcial, e até humilde, afim de partilhar conhecimentos tentando não impor meu ponto de vista. Respeitar a opinião de todos, inclusive daqueles que relutam em se contrapor à análise sistêmica das evidências, também foi algo que tive de aprender desde o princípio.

Mas voltando ao “proselitismo evolutivo”, antes de prosseguir inicialmente eu defino evolução como mudança, nas frequências gênicas e genótípicas, dos indivíduos de uma população, ao longo do tempo medido em gerações (ver glossário em Blamires 2023b). Em um artigo clássico, o geneticista ucraniano/estadunidense Theodosius Dobzansky enfatizou que a evolução entre as diversidades orgânica e de ambientes seria a única maneira sensata para explicar a vasta diversidade do planeta Terra, reforçando que “nada na biologia faz sentido exceto à luz da evolução” (Dobzansky 1973). Sagan (1980) enfatiza a biologia como uma ciência mais histórica em relação à física, e assim mais compreensível pelo passado ao invés do presente. Gould (1999) afirmou que diluir ou eliminar a concepção evolutiva da biologia é tão prejudicial quanto, por exemplo, usar a química sem a tabela periódica. Segundo Dawkins (2001), a relação ancestral (filogenética) é um modo natural de organização das espécies para os estudos, sendo a evolução a única base sensata para uma classificação hierárquica única. Meyer e El-Hani (2005) afirmam que a maioria da comunidade científica considera a evolução o eixo central e unificador da biologia, sendo assim indispensável para compreender adequadamente a maioria dos conceitos e teorias encontrados nesta ciência.

Coyne (2014) ressalta que tanto evidências antigas quanto novas levam à atual conclusão de que a evolução é um fato. Esta ênfase na evolução mais como fato do que teoria também é reforçada por outros autores (Ridley 2006, Dawkins 2018). Então, independente de opiniões populares ou pseudocientíficas, a evolução é uma disciplina fundamental, pois contextualiza a biologia como ciência histórica em âmbito hierárquico. Em suma, não é necessariamente uma questão de “acreditar” na evolução, mas considerar o contexto evolutivo é a melhor forma de compreender a dinâmica biológica. Uma reflexão similar também é apresentada em Blamires (2022a).

Muitos anos se passaram desde meu início em Iporá. Hoje, após lecionar para várias turmas discentes, cheguei à triste suspeita de que os brasileiros em geral têm pouco acesso a fontes confiáveis de conhecimento, que não apenas o científico. Como professor, já faço minha modesta parte em sala de aula para reverter esta situação. Mas considerando que a biologia evolutiva também é uma grande oportunidade para reflexões que desenvolvem o senso crítico (Tidon & Vieira 2009), neste livro tento resumidamente disseminar um pouco mais de evolução, tanto para meus alunos, quanto ao público leigo com quem eles lidarão futuramente no ensino fundamental e médio, por exemplo.

Esta obra resume 5 temas de evolução que considero importantes, divididos em duas partes. Na primeira, sobre “Microevolução e Filogenia”, constam os seguintes tópicos distribuídos em três capítulos: Conceitos de Espécie; Especiação; Filogenia. Na segunda parte, “Macroevolução”, são apresentados os capítulos Taxas de Evolução e Fósseis Vivos; Gradualismo Filético, Equilíbrio Pontuado e Neodarwinismo. Temas evolutivos são em geral muito amplos, então escolhi estes cinco supracitados porque também os considero de mais fácil explicação. Os capítulos iniciam com uma imagem independente, que pode ser a fotografia de cada respectivo tema exposto no quadro, ou uma projeção (*datashow slide*) utilizada ao longo das aulas. Figuras manuscritas de minha autoria, tal como apresentado antes em Blamires (2023b), além de projeções *datashow* também constam no decorrer dos cinco capítulos. Aqui novamente insisti em fazer as gravuras à mão, como de costume no quadro durante as aulas.

Um glossário é apresentado logo após as referências, com termos evolutivos e de outras disciplinas correlatas descritos no livro, mas que não foram elucidados previamente. Redigi a maioria dos termos neste item sem consultar a literatura, repetindo assim os vários conceitos explicados em sala-de-aula ao longo destes anos. Entretanto, consultei rapidamente o *Google* para confirmar algumas das expressões mais duvidosas. Copiei o significado de termos mais difíceis ou divergentes da literatura, citando devidamente a fonte de origem.

Um índice remissivo é a última parte, para localização dos termos mais

específicos do livro. E novamente, reitero que tenho uma rotina de trabalhar solitariamente e com recursos limitados, e caso os leitores encontrem eventuais erros, solicito alertarem para revisão na edição seguinte.

Gostaria de reafirmar a dedicatória deste livro, a todos que ensinam Ciências Naturais no estado de Goiás. Sou goiano, e a culinária mais espetacular do mundo é a do meu estado! Também é uma terra de pessoas discretas, mas com limitado interesse cultural, devido talvez a uma divulgação ainda escassa de conhecimento e arte: tema para outro estudo... Ainda no ritmo da cultura goiana, também agradeço minha esposa Lenisa, grande apreciadora da música de nosso estado, por me apresentar a magistral “Entreveros.”

Opiniões pessoais a parte, persistamos fortes sobre o gosto amargo do tempo!

SUMÁRIO

PARTE I. MICROEVOLUÇÃO E FILOGENIA

CAPÍTULO 1	1
CONCEITOS DE ESPÉCIE	
CAPÍTULO 2	7
ESPECIAÇÃO	
CAPÍTULO 3	16
FILOGENIA	

PARTE II. MACROEVOLUÇÃO

CAPÍTULO 4	26
TAXAS DE EVOLUÇÃO E FÓSSEIS VIVOS	
CAPÍTULO 5	30
GRADUALISMO FILÉTICO, EQUILÍBRIO PONTUADO E NEODARWINISMO	
GLOSSÁRIO	42
ÍNDICE REMISSIVO	46

PARTE I. Microevolução e Filogenia

CAPÍTULO 1

Projeção Datashow. Aula sobre conceitos de espécie.

"Na ciência, podemos cometer erros que se assemelham aos crimes de Procusto. Inventamos algum conceito, como o de espécie, e tentamos cortar e esticar a natureza para que a mesma se encaixe, ignorando o que não cabe. Entretanto, a natureza é geralmente muito diversa para ser descrita por um único conceito, e este é o caso para muitas espécies. Em alguns grupos, as espécies são entidades genéticas muito bem separadas. Em outros, não há fronteiras bem definidas. É melhor aceitar a diversidade natural, aplicando os conceitos somente quando são apropriados e sendo sensível às situações nas quais os conceitos não se aplicam. (...)."



<https://www.psicologiasdobraal.com.br/sindrome-de-procusto-e-negacao-da-ciencia-e-a-relativizacao-das-humanas/>



Stearns & Hoekstra (2003, p. 219: a falácia procustiana).

Fonte: Stearns & Hoekstra (2003), Buonocore (2020).

1.1. INTRODUÇÃO

As aulas de microevolução normalmente iniciam com o tema conceitos de espécie. Mas o que é microevolução? Segundo Futuyama (2003), é um termo vago para pequenas mudanças evolutivas dentro de espécies. Stearns & Hoekstra (2003), consideram microevolução o estudo de processos evolutivos em espécies e populações. Entre quase todos os biólogos, há um consenso que a espécie é a unidade fundamental da evolução, mas eles normalmente discordam sobre como definir exatamente uma espécie, do ponto de vista teórico (Ridley 2006).

Porquê? Stearns & Hoekstra (2003) refletem sobre este pluralismo, alertando

também para o problema da “falácia procustiana”. Os vários conceitos existem devido à elevada diversidade da natureza, com espécies sendo entidades genéticas muito bem separadas em alguns grupos, apesar de outras não possuírem fronteiras específicas claramente definidas. Então, conforme os autores, o melhor é aceitar a diversidade natural, aplicando os conceitos apenas quando são apropriados, e ser sensato às situações nas quais os conceitos não se aplicam. Outro motivo é a natureza contínua temporal da especiação, que frequentemente dificulta, ou até impede a delimitação de unidades totalmente discretas a serem denominadas espécies, independentemente de qual método seja utilizado (Queiroz 2005, Aleixo 2009).

Neste sentido, Krivovichev & Borovichev (2022) estimam a existência de 22 a 26 distintos conceitos de espécie, os quais, segundo Ridley (2006), são muito semelhantes. Atualmente, os taxonomistas utilizam todos os tipos possíveis de características para identificação a nível específico. Por exemplo, a delimitação das espécies *Homo neanderthalensis* e *Homo sapiens* a nível morfológico, populacional e genômico foi recentemente proposta por Meneganzin & Bernardi (2023). Na prática, entretanto, as espécies são reconhecidas principalmente por suas características morfológicas (Ridley 2006), ao menos no mundo pluricelular. Uma revisão sobre espécies procarióticas e conceitos de espécies é apresentada em Zachos (2016).

Neste capítulo, serão discutidos os conceitos tipológico, biológico, ecológico e filogenético de espécies. Kischlat (2005) também é uma importante referência para outros conceitos, bem como uma abordagem mais ampla sobre este tema.

1.2. CONCEITO TIPOLÓGICO DE ESPÉCIE (CTE)

Segundo Mayr (1977) este conceito, também denominado morfológico, remonta as filosofias de Platão e Aristóteles, foi adotado por Linnaeus e seus seguidores, sendo por isso também denominado “essencialista”. Ridley (2006), aponta que o termo tipológico retrocede à expressão “tipo”, ou um espécime ao qual é baseada a descrição de uma espécie, sendo espécie um conjunto de todos os indivíduos que parecem ao seu espécime-tipo. Apesar desta relevância para a classificação de espécies pluricelulares, Mayr (1977), aponta as seguintes dificuldades na aplicação do conceito tipológico:

- a). Variação intraespecífica. Muitas espécies possuem, por exemplo, raças

intercruzantes morfológicamente distintas. A aplicação literal do CTE pode considerar diferentes raças intercruzantes como espécies díspares. Da mesma forma, muitas espécies com alto dimorfismo sexual não podem ser delimitadas especificamente pelo conceito tipológico, considerando a diferença morfológica entre indivíduos machos e fêmeas, respectivamente. Outras espécies também são morfológicamente distintas conforme a idade, com formas juvenis dissimilares das adultas, sendo outro problema para a classificação apenas de acordo com caracteres morfológicos.

b). Espécies crípticas. Por outro lado, existem espécies muito similares do ponto de vista morfológico, porém isoladas reprodutivamente. Estas espécies, denominadas crípticas, podem ser outro paradoxo na aplicabilidade do conceito tipológico.

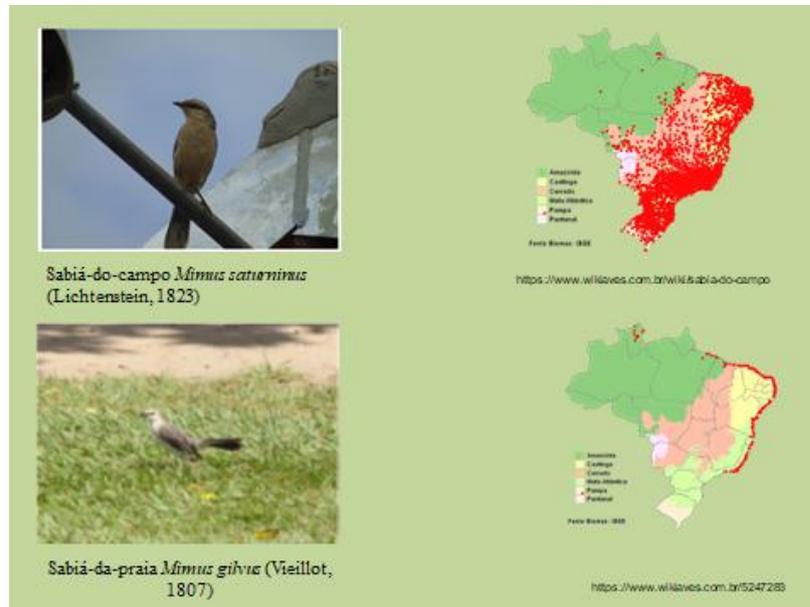
Segundo Ridley (2006), o conceito tipológico de espécie é a versão clássica do conceito fenético, que define cada espécie através de um ou mais caracteres específicos compartilhados por seus membros, sendo espécie um conjunto de indivíduos feneticamente similares entre si e distintos de outros conjuntos de indivíduos.

1.3. CONCEITO BIOLÓGICO DE ESPÉCIE (CBE)

Espécies são agrupamentos naturais de populações intercruzantes, reprodutivamente isolados de outros grupos com as mesmas características (Mayr 1977). Segundo Ridley (2006), o termo “reprodutivamente isolado” significa que os membros de uma espécie não intercruzam com os de outras, porque possuem propriedades que as mantêm reprodutivamente isoladas. Este conceito, o mais aceito entre os zoólogos, explica por que os membros de uma espécie são similares entre si e distintos de outras espécies (Ridley 2006).

Então, a classificação correta dos diferentes tipos de variação intra-específica, como o polimorfismo entre raças intercruzantes, o dimorfismo sexual e formas diferentes conforme a faixa etária talvez fosse impossível sem o conceito biológico de espécies (Mayr 1977, Kischlat 2005, Ridley 2006). Espécies crípticas (ver “conceito tipológico”, item b), como o sabiá-do-campo *Mimus saturninus* e o sabiá-da-praia *Mimus gilvus* (Figura 1.1.), são aparentemente compreensíveis à luz do CBE.

Figura 1.1. Projeção *Datashow*. Sabiá-do-campo *Mimus saturninus* (Lichtenstein, 1823) em Iporá-GO, e sabiá-da-praia *Mimus gilvus* (Vieillot, 1807) em Porto Seguro-BA.



Fonte: Blamires (2020, 2023a)

Entretanto, o conceito biológico de espécies possui algumas desvantagens (Mayr 1977, Kischlat 2005, Ridley 2006, Ceccato & Ponte 2015), como: a). Dificuldade de testar o isolamento reprodutivo em condições naturais; b). Não pode ser aplicado a organismos de reprodução assexuada. Stearns & Hoekstra (2003) também postulam que este conceito não tem uma dimensão histórica, podendo ser aplicado somente em organismos contemporâneos.

1.4. CONCEITO ECOLÓGICO DE ESPÉCIE (CEE)

Segundo Van Valen (1976) (ver também Rôças *et al.* 2008), uma espécie é uma linhagem (ou conjunto de linhagens intimamente relacionadas) que ocupa uma zona adaptativa minimamente distinta de outras linhagens, mas evolui separadamente em relação às linhagens fora de sua própria área de distribuição. Ridley (2006), ressalta que as populações formam agrupamentos fenéticos (morfológicos) distintos, reconhecidos como espécies, porque os processos ecológicos e evolutivos controladores da divisão dos recursos tendem a gerar tais agrupamentos.

Segundo Ridley (2006), durante muitos anos de pesquisas ecológicas com

espécies associadas e sobrepostas, constatou-se que distinções de forma e comportamento normalmente se relacionam a diferenças nos recursos ecológicos que elas exploram. Então, considerando que o conjunto de recursos e habitats explorados pelos indivíduos de uma espécie constituem seu nicho ecológico, o CEE também pode ser definido como o conjunto de indivíduos que exploram um mesmo nicho.

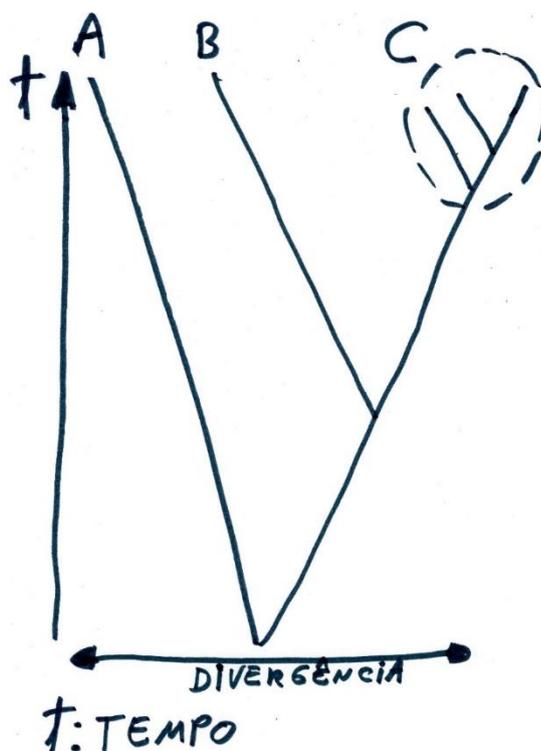
Nos últimos anos, aparentemente poucos estudos enfatizaram o conceito ecológico de espécies. Entretanto, trata-se de uma concepção relevante, por considerar espécies no âmbito das interações entre populações e nicho ecológico, respectivamente.

1.5. CONCEITO FILOGENÉTICO DE ESPÉCIE (CFE)

Cracraft (1983) enfatiza que no conceito filogenético uma espécie é um grupo monofilético composto pelo “menor grupo diagnosticável de organismos individuais, no qual há um padrão parental de ancestralidade e descendência.” Nesta perspectiva filogenética, é possível delimitar historicamente espécies sucessivas ao longo de uma linha de descendência (Stearns & Hoekstra 2003).

Conforme Ceccato & Ponte (2015), o critério de classificação do conceito filogenético é a monofilia, ou uma linhagem de indivíduos com mesmo ancestral comum (ver capítulo 3). Segundo Evosite (2024a), uma espécie pode ser considerada a “ponta” de uma filogenia, ou o menor conjunto de organismos que compartilham um ancestral, podendo ser distinta de outros grupos de organismos, sendo “espécie em anel” uma única espécie com grande variação fenotípica. (Figura 1.2.).

Figura 1.2. Filogenia hipotética onde os ramos terminais (pontas) A, B e C são espécies segundo o conceito filogenético. C é uma espécie em anel, com grande variação fenotípica.



Adaptado de Evosite (2024a).

Neste contexto, a variação fenotípica se reflete em ramificações (pontas) menores e mais recentes, que não podem ser distintas a nível de espécies. Assim, conforme o CFE, as espécies são identificadas estimando as filogenias das populações estritamente relacionadas, em busca dos menores grupos filogenéticos (Ceccato & Ponte 2015). Stearns & Hoekstra (2003) alertam que a caracterização molecular de alta resolução pode dividir uma espécie, aparentemente bem estabelecida, em vários grupos, não estando assim claro quantos caracteres derivados um grupo monofilético deve ter para ser considerado uma espécie distinta.

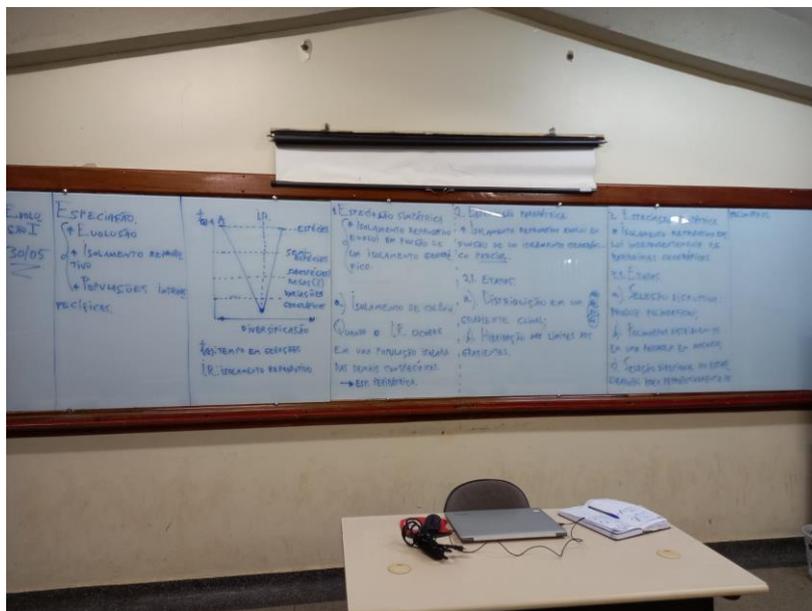
1.6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os vários conceitos de espécie e a dificuldade de estabelecer uma única concepção unificadora refletem a multidimensionalidade da biosfera, com múltipla variação de componentes, inclusive as mais diversas espécies. O melhor é analisar cada espécie estudada conforme seu mais provável conceito, aceitando assim a ampla diversidade e complexidade da vida na Terra.

CAPÍTULO 2

ESPECIAÇÃO

Aula sobre especiação no quadro.

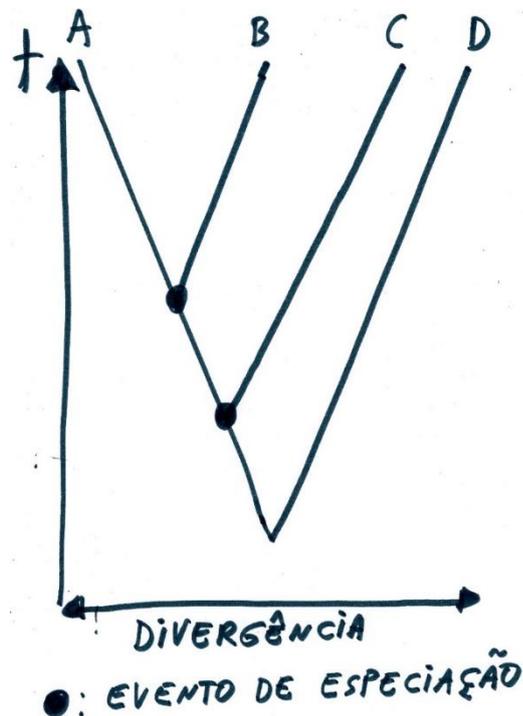


Fonte: Autor: 30/05/2023.

2.1. INTRODUÇÃO

Especiação é a evolução de novas populações que são reprodutivamente isoladas de outras (Coyne 2014). Segundo Evisite (2024b), filogeneticamente, também é um ponto de separação da linhagem que leva a duas ou mais espécies distintas (Figura 2.1).

Figura 2.1. Filogenia idealizada com eventos de especiação nos pontos de ramificação.



Adaptado de Evosite (2024b).

Então, o isolamento reprodutivo é o evento fundamental para origem de uma nova espécie, com vários tipos distintos em duas categorias: a). Pré-zigóticos: quando os zigotos nunca são formados; b). Pós-zigóticos: os zigotos são formados, mas a prole híbrida é inviável ou estéril (Ridley 2006). Uma síntese dos principais tipos de barreiras de isolamento é apresentada em Ceccato & Ponte (2015).

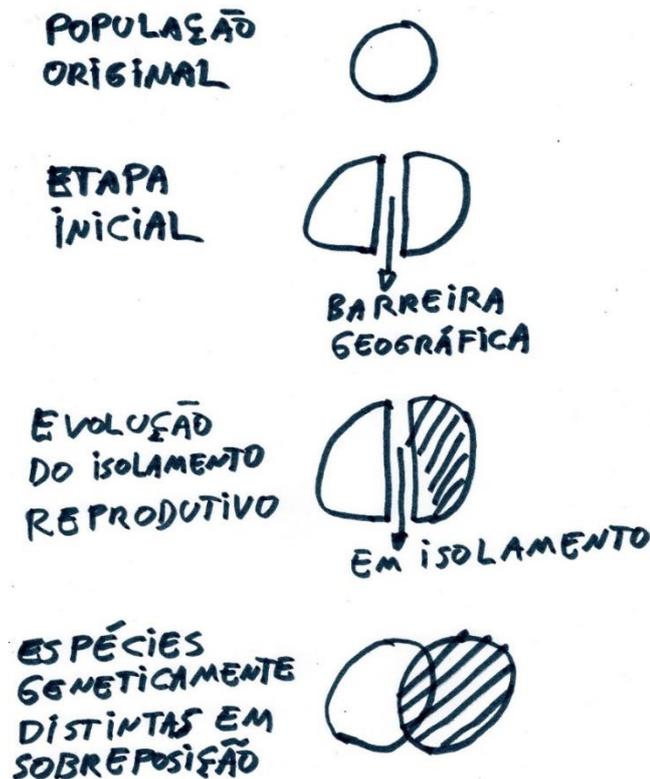
Segundo Ridley (2006), os processos de especiação podem acontecer de duas formas básicas. Inicialmente, a partir de uma relação geográfica, como por exemplo as especiações alopátrica, parapátrica e simpátrica. Importante ressaltar que, teoricamente, as especiações parapátrica e simpátrica são possíveis, mas ainda faltam estudos consistentes sobre ambas (Ceccato & Ponte 2015). Algumas espécies de plantas também podem se originar por hibridização.

2.2. ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

A expressão “alopátrico” refere-se a populações ou espécies ocupando regiões geográficas diferentes (Futuyma 2003). Denominada geográfica por Mayr (1977), acontece quando uma ou várias populações de uma espécie separam-se das demais desta espécie, sendo um evento frequente na natureza (Ridley 2006). Conforme

Ceccato & Ponte (2015), ocorre quando uma nova espécie surge isolada geograficamente da ancestral. Assim, na especiação alopátrica, o isolamento reprodutivo evolui em função de uma barreira geográfica (Figura 2.2).

Figura 2.2. Especiação alopátrica.



Adaptado de National Geographic (2024).

Então, o isolamento geográfico é o surgimento de uma barreira física, que pode levar duas ou mais populações intraespecíficas ao isolamento reprodutivo. Um rio, uma cadeia de montanhas, uma depressão, são barreiras físicas que podem isolar geograficamente duas ou mais populações de uma mesma espécie. Segundo Ridley (2006), a cessação do fluxo gênico entre populações alopátricas leva, com o tempo, à evolução de barreiras de isolamento entre elas. A especiação ocorre quando o isolamento reprodutivo é completo (Stearns & Hoekstra 2003). Então, caso as novas espécies alopátricas se sobreponham novamente no espaço, suas populações serão incapazes de intercruzamento (National Geographic 2024, Figura 2.2).

Em certas situações, a especiação alopátrica pode acontecer quando a pequena parte de uma população coloniza uma nova área, e perde seu contato com

a original, o que as vezes é denominado especiação peripátrica (Klein 2017). Um exemplo clássico de especiação alopátrica são os tentilhões de Darwin nas Ilhas Galápagos, cujas espécies no arquipélago desenvolveram diferentes bicos isoladamente, conforme a alimentação disponível em cada respectiva ilha (National Geographic 2024).

2.3. ESPECIAÇÃO PARAPÁTRICA

Populações com distribuições geográficas contíguas são denominadas parapátricas (Futuyma 2003). Nessa especiação, as espécies evoluem a partir de populações adjacentes, ao invés de completamente afastadas (Ridley 2006). Na especiação parapátrica, as populações divergentes distribuem-se em áreas próximas entre si, com uma estreita zona de contato (Klein 2017).

Assim, na especiação parapátrica o isolamento reprodutivo evolui entre populações isoladas em áreas adjacentes. Segundo Ridley (2006), suas etapas são:

a). Inicialmente, uma espécie distribui-se no espaço, formando um padrão de clina (cline) escalonada, ou a mudança gradual de um caráter no decorrer de uma transecção geográfica. A clina poderia formar-se, por exemplo, em função de mudanças ambientais, de forma que uma população se diferenciaria em um lado, enquanto a outra às condições no outro lado da área de distribuição.

b). Ao longo do tempo, duas populações vivendo em gradientes geográficos distintos diferenciam-se, a ponto de se tornarem significativamente desiguais, adaptando-se às respectivas condições ambientais em cada lado.

c). Surge uma zona híbrida na clina. Assim, mesmo que as populações estejam bastante diferenciadas, híbridos podem surgir na fronteira entre seus ambientes (Figura 2.3).

Figura 2.3. Especiação parapátrica.

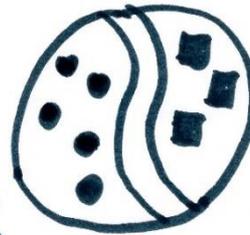
AMBIENTE
SEPARADO POR
CLINA ESCALONADA.

●: INDIVÍDUO DAS
POPULAÇÕES.



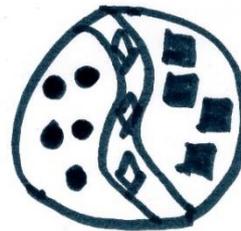
EVOLUÇÃO DO ISOLAMENTO REPRODUTIVO.

●, ■: INDIVÍDUOS DAS
POPULAÇÕES DIFERENCIADAS



ZONA HÍBRIDA NA
CLINA.

◊: HÍBRIDO.



Conforme descrição em Ridley (2006).

A zona híbrida dos corvos *Corvus corone* e *Corvus cornix* em uma linha que passa na Europa Central é um dos exemplos mais conhecidos de hibridação na clina e especiação parapátrica (Mayr 1977, Ridley 2006). *C. corone* distribui-se mais para oeste, enquanto *C. cornix* é mais comum no leste europeu e Ásia, mas híbridos de ambas espécies são registrados entre as duas áreas de distribuição.

2.4. ESPECIAÇÃO SIMPÁTRICA

Populações simpátricas ocupam uma mesma localidade geográfica (Futuyma 2003). Quando um processo de especiação começa independentemente de isolamento geográfico, e sem diferença na área de distribuição das populações, ele é denominado especiação simpátrica (Klein 2017). Conforme Ridley (2006), as etapas deste tipo de especiação são:

a). Polimorfismo. Surgem variações em uma população que independem do espaço populacional. Por exemplo, duas formas da espécie adaptam-se para forragear alimentos diferentes. Este polimorfismo pode se originar a partir de seleção disruptiva (ver revisão bibliográfica em Futuyma 2003).

b). Seleção natural. Se os cruzamentos entre as variações forem desvantajosos, produzindo gerações com baixo valor adaptativo, haverá aumento do isolamento reprodutivo. A seleção natural favorecerá o isolamento entre os variantes polimórficos (Figura 2.4.).

Figura 2.4. Especiação simpátrica.



Conforme descrição em Ridley (2006).

Nos Estados Unidos desde meados do século XIX, a origem de novas raças da mosca praga-das-maçãs *Rhagoletis pomonella*, outrora dependente apenas do pilriteiro, e a seguir pondo também seus ovos em plantas exóticas como macieiras, pereiras, cerejeiras e roseiras, sugere um processo inicial de especiação simpátrica, apesar das críticas de terem sido produzidas raças por troca de hospedeiro, e não necessariamente espécies (Futuyma 2003, Ridley 2006).

2.5. ESPECIAÇÃO POR HIBRIDIZAÇÃO

Hibridização, segundo Mayr (1977), é o cruzamento entre indivíduos pertencentes a populações naturais diferentes, que secundariamente entram em contato. Assim, um híbrido é um indivíduo formado pelo cruzamento entre formas distintas, usualmente populações geneticamente diferenciadas ou espécies (Futuyma

2003). Também pode ser considerada a produção de descendentes a partir de formas ancestrais diferentes (Evosite 2024c).

A descrição a seguir segue basicamente Ridley (2006). Importante ressaltar que a especiação por hibridação é mais evidente em plantas. Geralmente, híbridos são estéreis, porque seus pares cromossômicos não se segregam naturalmente na meiose. Contudo, são conhecidas duas formas pelas quais a esterilidade pode ser superada:

a). Poliploidia. Um indivíduo com dois ou mais conjuntos de genes e cromossomos é denominado poliploide. Na produção de descendentes, se os cromossomos estão duplicados, cada par em meiose contém dois cromossomos de uma espécie. Assim, no híbrido poliploide, a segregação pode ser restaurada. A poliploidia surge naturalmente por mutação e pode favorecer a especiação, já que os híbridos poliploides podem ser férteis e reprodutivamente isolados das espécies parentais, porque possuem números distintos de cromossomos.

Um exemplo de especiação por poliploidia foi registrado na América do Norte, com a introdução de três espécies de plantas herbáceas pertencentes ao gênero euroasiático *Tragopogon*, no início do século XX. Décadas mais tarde, duas outras espécies deste gênero foram constatadas na região, ambas híbridas tetraploides segundo Ownbey (1950). Nos anos 1990, verificou-se que as novas espécies *Tragopogon* continuavam se desenvolvendo em beiras de estradas e terrenos baldios.

b). Introgressão. Segundo Mayr (1977), introgressão é a incorporação de genes de uma espécie no complexo gênico de outra, como resultado de uma hibridização bem-sucedida. Assim, por introgressão os híbridos se retrocruzam com uma das espécies progenitoras, podendo surgir uma mistura complexa de genes parentais no decorrer das gerações. Em algum momento, esta população torna-se reprodutivamente isolada, originando uma nova espécie.

O surgimento de uma nova espécie herbácea do gênero *Iris* híbrida nos pântanos ao sul de Louisiana, Estados Unidos, é um exemplo de especiação por introgressão. Uma de suas espécies progenitoras vive em fisionomias mais altas e secas, enquanto a outra em ambientes alagados. A espécie híbrida por introgressão foi registrada na fisionomia intermediária, entre os habitats das duas espécies *Iris* progenitoras.

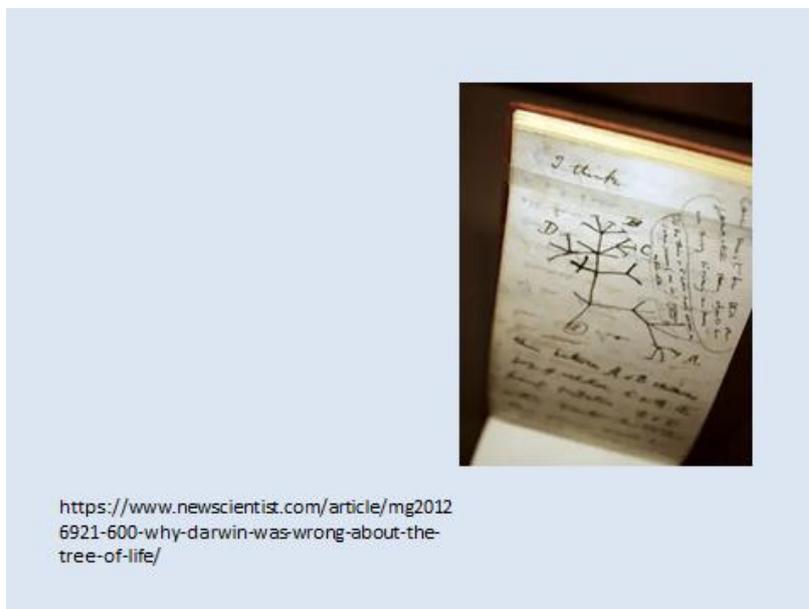
2.6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Especiação é a evolução do isolamento reprodutivo. As especiações alopátrica e por hibridização são as mais viáveis cientificamente. Apesar de importantes, as especiações parapátrica e simpátrica ainda requerem mais estudos comprobatórios, e também esclarecimento mais adequado de seus mecanismos.

CAPÍTULO 3

FILOGENIA

Projeção *Datashow*. Aula sobre filogenia.



Fonte: Lawton (2009).

3.1. INTRODUÇÃO

O que é filogenia? Segundo Mayr (1977), é a história das linhagens evolutivas em um grupo de organismos. Futuyma (2003) conceitua como a genealogia de um grupo de *taxa*, tais como espécies, enquanto Stearns & Hoekstra (2003) consideram filogenia uma hipótese acerca das relações expressa em uma árvore.

Assim, Ridley (2006), sintetiza o conceito de filogenia como um diagrama ramificado que demonstra as relações ancestrais entre as espécies ou *taxa*; e a filogenia de uma espécie mostra, por exemplo, com que outra espécie ela compartilha os ancestrais comuns mais recentes. Em 1837, o naturalista britânico Charles Robert Darwin rascunhou pela primeira vez as relações evolutivas entre espécies (Lawton 2009, ver imagem no início deste capítulo). Anos mais tarde, Ernst H. P. A. Haeckel

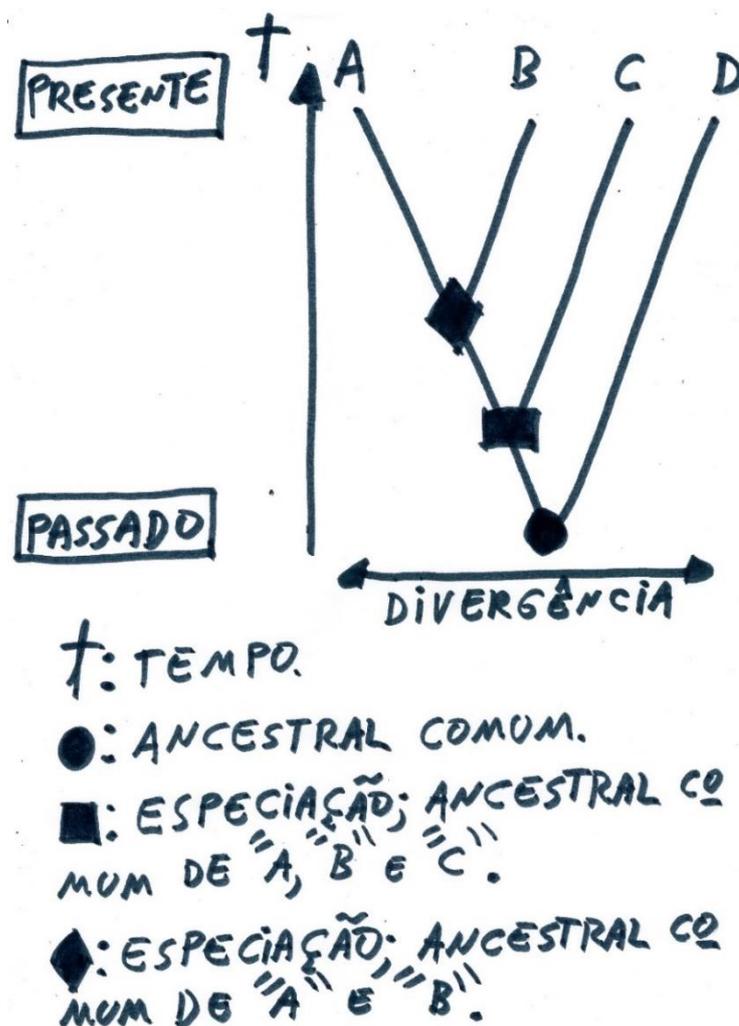
articulou, na Alemanha, muitos conceitos antes apenas implícitos nos textos de Darwin, como: filogenia, ontogenia, monofilético e polifilético (Levit & Rossfeldt 2019).

Uma filogenia, também denominada cladograma ou “árvore filogenética” (Futuyma 2003), segundo Evosite (2024d), possui as seguintes características básicas:

a). Sua base (raiz) representa a linhagem ancestral, sendo as pontas das ramificações os descendentes desse ancestral. O avanço da raiz para as pontas significa, ao longo do tempo, seguir do passado rumo ao presente;

b). Uma linhagem se divide por especiação, sendo representada por uma ramificação na filogenia (ver capítulo 2), originando assim duas ou mais linhagens descendentes. Cada linhagem possui uma parte única de sua história, sendo a outra parte compartilhada com outras linhagens (Figura 3.1.).

Figura 3.1. Filogenia idealizada.

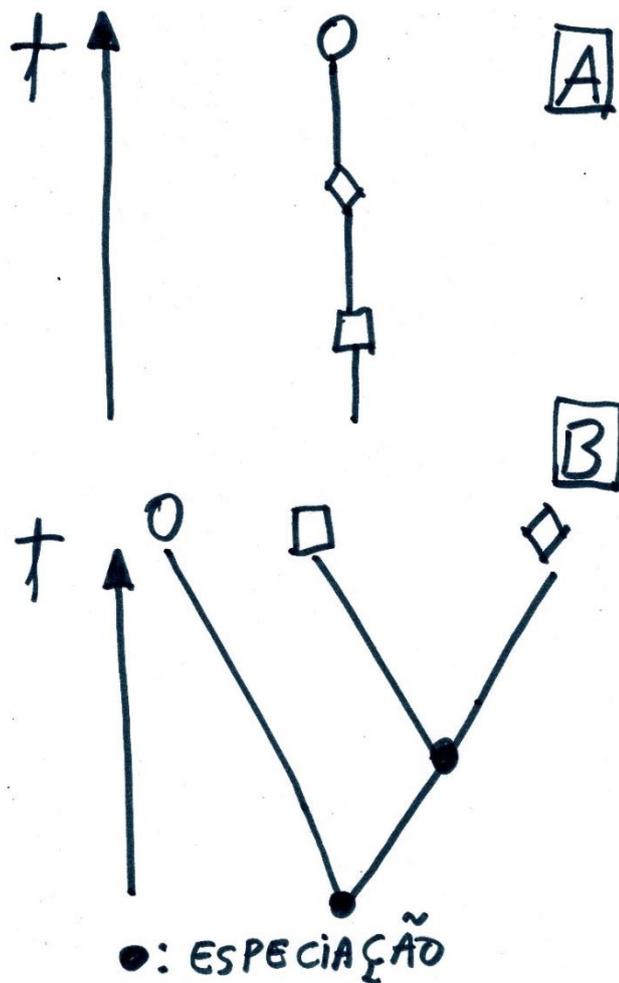


3.2. DEFINIÇÕES BÁSICAS

Constam neste item conceitos filogenéticos fundamentais, descritos conforme a literatura.

a). Anagênese e cladogênese (Futuyma 2003). Denomina-se anagênese à mudança direcional dentro de uma única linhagem, sendo cladogênese a ramificação da árvore filogenética a partir de eventos de especiação (Figura 3.2). Importante destacar que um grupo de espécies com ancestral comum recente é denominado clado.

Figura 3.2. Anagênese (A) e cladogênese (B).

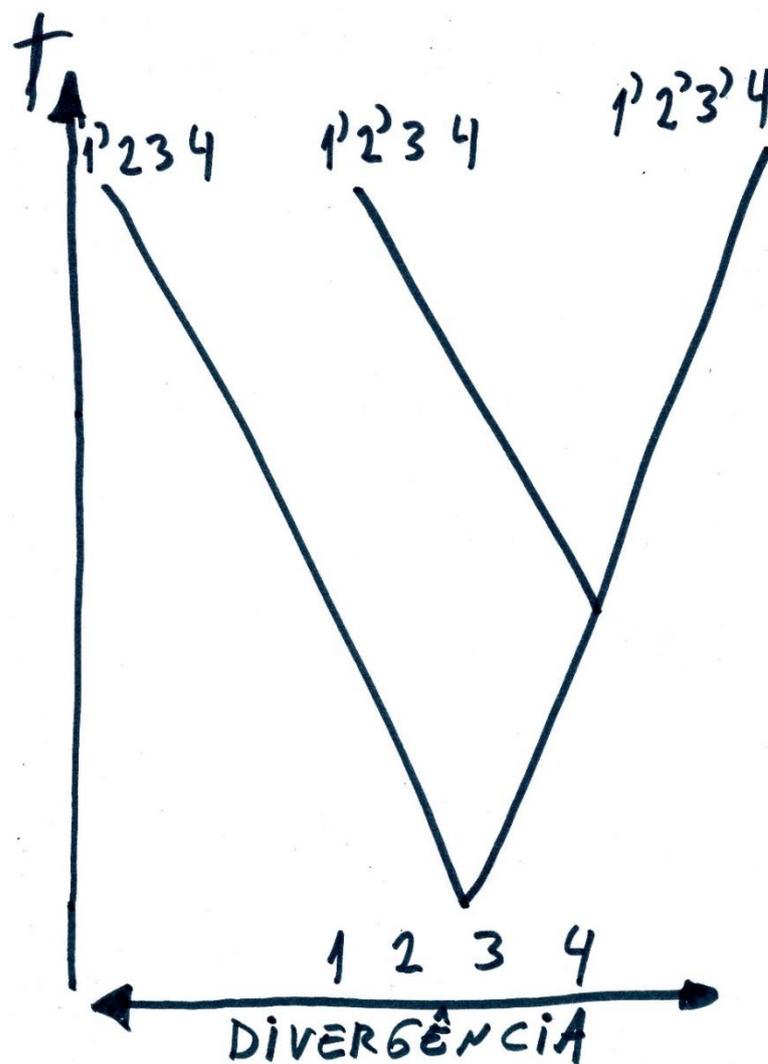


Conforme descrição em: Futuyma (2003).

b). Plesiomorfias e apomorfias (Futuyma 2003). Características primitivas,

herdadas de ancestrais remotos, são denominadas plesiomorfias. Apomorfias, por outro lado, são características derivadas, e portanto não ancestrais (Figura 3.3). Uma característica ancestral compartilhada por duas ou mais espécies é denominada simplesiomórfica, enquanto sinapomórfica é uma característica derivada compartilhada por duas ou mais espécies.

Figura 3.3. Filogenia idealizada de três taxa a partir de um ancestral comum. Os números sem apóstrofos são plesiomorfias, sendo apomorfias os números com apóstrofos. Os taxa mais primitivos acumulam mais plesiomorfias; taxa mais derivados possuem mais apomorfias.



Baseado em Futuyma (2003).

c). Homologias e homoplasias (Ridley 2006). Homologia é um caráter compartilhado por duas ou mais espécies, que constava no ancestral comum de

ambas. Por outro lado, homoplasia é uma característica compartilhada por duas ou mais espécies, mas ausente no ancestral comum das mesmas.

Assim, características homólogas remontam uma mesma origem ancestral, o que não acontece com relação à origem de homoplasias. Mas como podem surgir as homoplasias? Nas evidências morfológicas, homoplasias surgem principalmente por evolução convergente, quando a mesma pressão seletiva atua em duas linhagens distintas. Há muitos exemplos de evolução convergente entre vertebrados, tais como os predadores dentes-de-sabre marsupiais e placentários, ambos com longos dentes caninos e dilacerantes.

3.3. ELABORAÇÃO DE UMA FILOGENIA

Conforme Ridley (2006), é possível elaborar uma filogenia seguindo as etapas:

a). Distinguir homoplasias de homologias. Por não terem mesma origem ancestral, homoplasias devem ser discriminadas e removidas das análises, mantendo apenas as características homológicas.

b). Diferenciar plesiomorfias de apomorfias. Dentre as homologias, é preciso separar as ancestrais (plesiomorfias) das derivadas (apomorfias). Convém priorizar as apomorfias, porque plesiomorfias não demonstram as relações filogenéticas recentes.

c). É preciso considerar o tempo de origem das características.

Com base no princípio da parcimônia, ou que a melhor explicação possui menos quantidade de mudança evolutiva (Dawkins 2009), Khan Academy (2016) exemplificou didaticamente a elaboração de uma filogenia, considerando a origem no tempo das características compartilhadas com quatro linhagens animais: peixes, jacarés, antílopes e águias. A linhagem “lampreias” foi considerada para comparação, como o “grupo externo (*outgroup*)”. Os dados são apresentados na Tabela 3.1.

Tabela 3.1. Características de cinco distintas linhagens animais. 1: presença; 0: ausência.

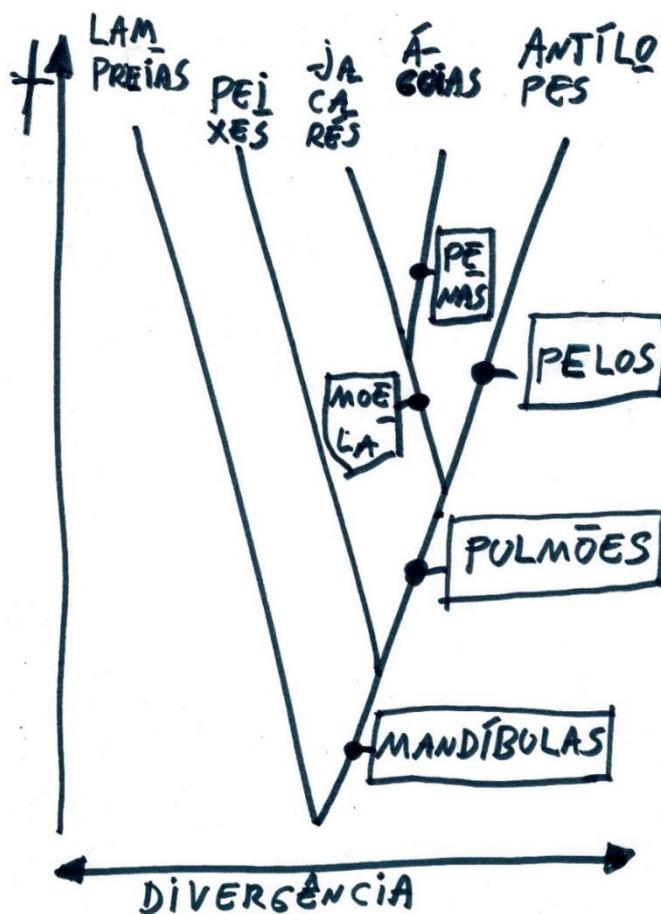
Linhagens	Características				
	Mandíbula	Pulmões	Moela	Pelos	Penas
Lampreias*	0	0	0	0	0
Peixes	1	0	0	0	0
Jacarés	1	1	1	0	0
Antílopes	1	1	0	1	0
Águias	1	1	1	0	1

*. Grupo externo (*outgroup*).

Adaptado de Khan Academy (2016)

A filogenia é elaborada conforme o tempo de origem de cada característica, mais o compartilhamento das características entre as linhagens (Figura 3.4).

Figura 3.4. Filogenia elaborada conforme os dados na Tabela 3.1.



Adaptado de Khan Academy (2016).

A descrição dos procedimentos filogenéticos segue conforme Ridley (2006). Este método simples de “comparação com o grupo externo” empregado por Khan Academy (2016) é muito falível, apesar de ser bastante prático e didático. Filogenias podem ser elaboradas a partir de registros fósseis, desde que toda a sequência lógica fóssil de uma linhagem seja encontrada em bom estado de preservação. Inferências moleculares (sequências proteicas ou de DNA) são atualmente consideradas mais viáveis que dados morfológicos, devido à inexistência de homoplasias e grande quantidade de evidências, entre outros motivos.

3.4. SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Denomina-se taxonomia à disciplina responsável pela classificação dos organismos, que permite o intercâmbio de informações entre as áreas biológicas (Rapini 2004). A expressão taxonomia remonta o naturalista sueco Karl Von Linné no século XVIII, que classificou os organismos hierarquicamente, conforme suas características distintivas, dividindo-os em reinos, filos, classes, ordens, famílias, gêneros e espécies, sendo estes níveis taxonômicos subdivididos posteriormente (Aganette *et al.* 2010).

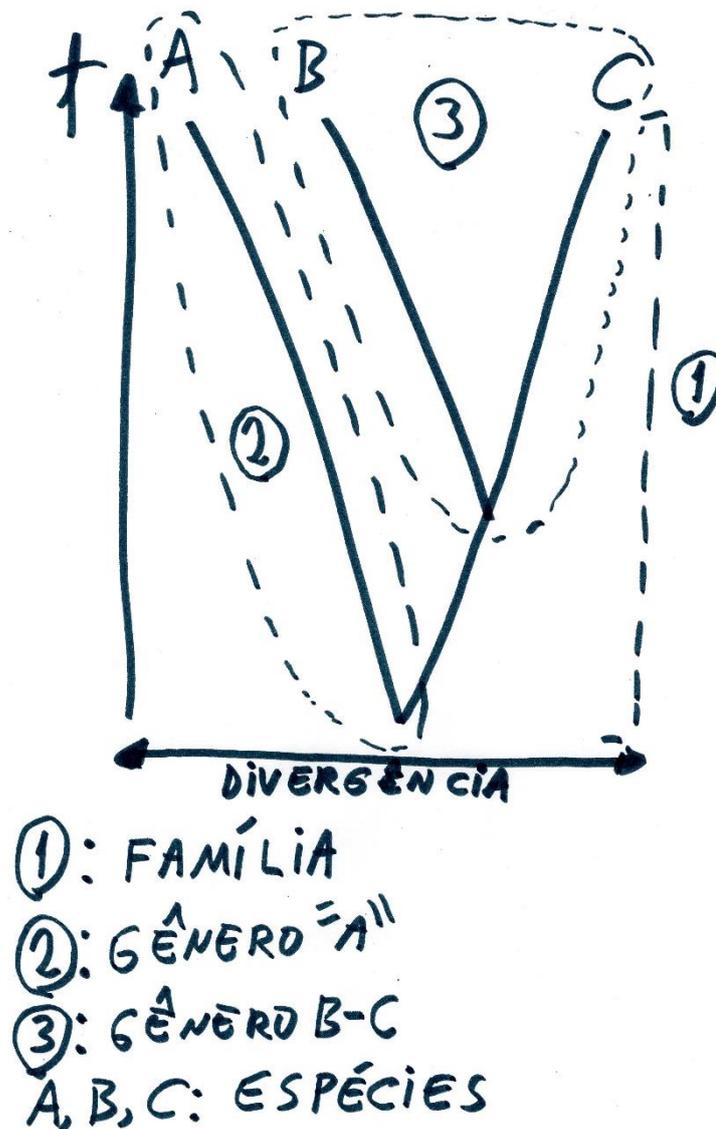
Por outro lado, a sistemática filogenética, elaborada pelo biólogo alemão Willi Hennig em 1950, é o estudo da diversidade e classificação dos seres vivos, seus padrões de parentesco e evolução (Ridley 2006, Cordeiro & Morini 2023). A fundamentação de Hennig, pela primeira vez, considerou as proposições de Darwin, que os organismos deveriam ser relacionados entre si conforme um método que não contrariasse sua descendência a partir de seus ancestrais comuns, com modificação (Ceccato & Ponte 2015).

Assim, a sistemática segundo Hennig, também denominada “escola cladística”, sustenta que uma classificação deve expressar as relações de ramificação entre as espécies, não importando o grau de similaridade ou diferença (Futuyma 2003). Segundo Ridley (2006), suas características básicas são:

- a). Agrupa espécies ou outros *taxa* conforme seu grau de proximidade com o ancestral comum;
- b). Emprega somente apomorfias (homologias derivadas). Plesiomorfias (homologias primitivas) e homoplasias são rejeitadas;

c). O resultado é que a classificação cladística (filogenética) de um nível taxonômico está relacionada à sua filogenia (Figura 3.5).

Figura 3.5. Classificação de uma família idealizada e demais níveis taxonômicos subjacentes segundo a escola cladística.



Adaptado de Ridley (2006).

No exemplo acima, todo o clado é uma família ramificada em dois distintos gêneros, sendo as espécies os três ramos terminais da filogenia. O cladismo é considerado o melhor sistema de classificação pela maioria dos biólogos (Ridley 2006). Paes Neto & Paesi (2017) justificam que rastrear a ancestralidade comum permite a predição de certas características não observadas anteriormente em

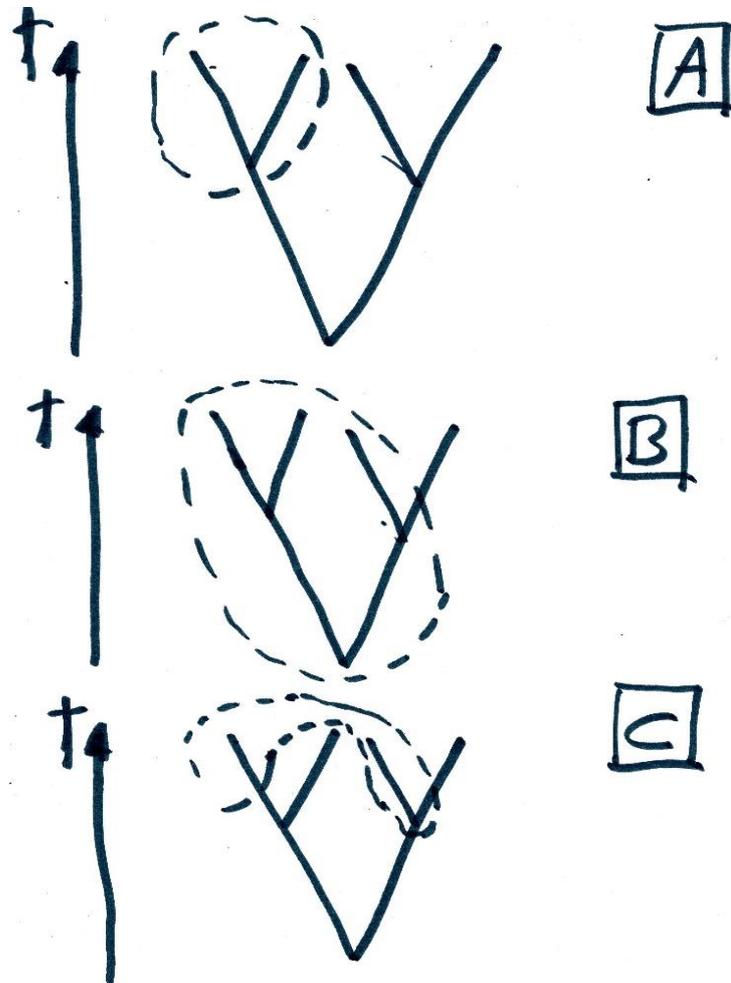
determinados grupos, e a compreensão da história evolutiva de um grupo natural mais a ordem de aquisição de suas novidades evolutivas.

Os cladistas distinguem grupos em monofiléticos, parafiléticos e polifiléticos, descritos aqui conforme Stearns & Hoekstra (2003). Um grupo é considerado monofilético quando todas as suas espécies descendem de um mesmo ancestral comum, e se nenhuma espécie descendente deste ancestral está fora do grupo. Um dos propósitos desta classificação é considerar que todos os grupos sejam monofiléticos (Figura 3.6A). Sinapomorfias definem grupos monofiléticos. Os amniota, por exemplo, são uma linhagem monofilética.

Grupos parafiléticos e polifiléticos demonstram erros taxonômicos que resultam em um clado defeituoso, ou a descrição distorcida de uma árvore correta. Assim, um grupo é parafilético quando não possui todas as espécies descendentes de um mesmo ancestral comum recente a todos os seus membros (Figura 3.6B), e são definidos por plesiomorfias. Os répteis são um exemplo de linhagem parafilética.

Um grupo é considerado polifilético quando todas as suas espécies descendem de vários ancestrais comuns, os quais também podem ser ancestrais de espécies pertencentes a outros grupos (Figura 3.6C). Trata-se do uso incorreto de homoplasias durante a elaboração da filogenia.

Figura 3.6. Grupo monofilético (A), parafilético (B) e polifilético (C)



Adaptado de Ridley (2006).

3.5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Filogenia é o diagrama ramificado que demonstra a hipótese evolutiva de uma linhagem ao longo do tempo, a partir de seu ancestral comum. Um importante assunto para compreender a história natural de um *taxon*, apesar de sua amplitude e necessidade de cautela com relação ao uso dos termos e mecanismos. Por serem mais eficazes, inferências moleculares estão sendo cada vez mais empregadas em estudos filogenéticos.

PARTE II. Macroevolução

CAPÍTULO 4

TAXAS DE EVOLUÇÃO E FÓSSEIS VIVOS

Projeção *Datashow*. Aula sobre taxas de evolução.

1. Introdução.

1.1. Conceito. Evolução de níveis superiores aos de espécie. Ex: origem das briófitas, dos vertebrados, etc.

1.2. Taxas de evolução. Medida da evolução dos caracteres em uma linhagem, ou a medida das modificações de uma linhagem ao longo do tempo.

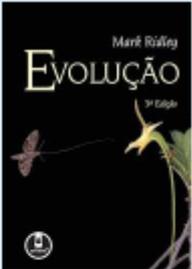
$$r = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{\Delta t}$$

r = Taxa de evolução. Unidade: darwins.

ln = base dos logaritmos naturais;

x_n = medida de um determinado caráter (*x₁*: mais antigo, *x₂*: mais recente).

Δt = intervalo de tempo utilizado (*t₂*-*t₁*), em milhão de anos.



Fonte: Ridley (2006).

4.1. INTRODUÇÃO

O que é macroevolução? Futuyma (2003) considera um termo vago para a evolução de grandes mudanças fenotípicas, suficientemente grandes para deslocar a linhagem modificada e seus descendentes rumo a um gênero diferente ou *taxon* superior. Segundo Ridley (2006) é a evolução em grande escala, em nível superior ao de espécie. Coyne (2014) conceitua macroevolução como uma “grande” mudança evolutiva, geralmente por meio de alterações na forma do corpo ou da evolução de um tipo de planta ou animal para outro tipo, tal como a mudança dos antigos répteis para as aves, por exemplo.

Neste capítulo serão brevemente discutidos dois temas importantes para a compreensão de outros assuntos macroevolutivos: taxas de evolução e fósseis vivos, conforme a literatura sobre o assunto. Importante ressaltar que taxa de evolução é um assunto imprescindível para entender temas macroevolutivos abordados no próximo capítulo, e provavelmente fósseis vivos exemplificam evolução em taxas evolutivas lentas.

4.2. TAXA DE EVOLUÇÃO

O que é uma taxa? Matematicamente, uma razão que compara duas grandezas com diferentes unidades de medida (*Google* 2024). Neste contexto, segundo Lerman (1965), taxas de evolução de caracteres morfológicos são geralmente expressas como mudanças dimensionais na escala de tempo absoluta, ou outra escala correlacionada ao tempo. Ridley (2006), descreve taxa de evolução (r) como a medida evolutiva de caracteres em uma linhagem, podendo ser enunciada matematicamente como:

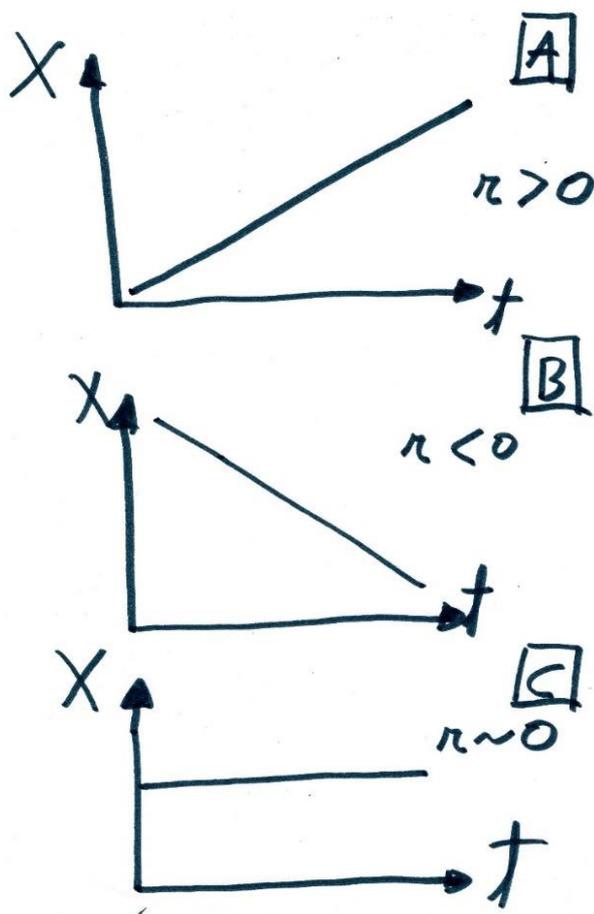
$$r = \frac{\ln X_2 - \ln X_1}{\Delta t}$$

Sendo X_n a medida de um determinado caráter (X_2 mais recente e X_1 mais antigo), e $\Delta t = t_1 - t_2$ o intervalo de tempo utilizado, sendo t_1 mais antigo e t_2 mais recente. A remoção dos efeitos escalares hipotéticos é o motivo da transformação logarítmica. A unidade de medida em r é o “darwin (d)”, expresso em milhões de anos.

Assim, conforme Ridley (2006):

- a). Se o caráter está aumentando evolutivamente, a taxa de evolução é positiva ($r > 0$);
- b). Se o caráter está diminuindo evolutivamente, a taxa de evolução é negativa ($r < 0$).
- c). E provavelmente, se o valor de r permanece similar a zero ($r \sim 0$), as mudanças são pouco significativas no decorrer do tempo (Figura 4.1).

Figura 4.1. Taxas de evolução (r) na variável morfológica “X” ao longo do tempo. **A:** o caráter aumenta evolutivamente quando r é positivo; **B:** o caráter diminui evolutivamente quando r é negativo; **C:** as mudanças são pouco significativas quando r é aproximadamente nulo.



Simplificação didática elaborada conforme descrição de Ridley (2006).

Mas no final o importante é a taxa absoluta de mudança, independentemente do sinal. Importante ressaltar que, baseado nos estudos de Gingerich (1983, 2001), Ridley (2006) concluiu que os mecanismos da genética de populações corroboram ao observado pelos fósseis.

4.3. FÓSSEIS VIVOS

Segundo Figueiredo (2021), fósseis vivos são formas arcaicas sobreviventes, reconhecidas pela retenção de características primitivas herdadas de antigas linhagens. Assim, uma de suas características é ter forma antiga, ou no mínimo

evidentemente conservada ao longo de muito tempo (Werth & Shear 2014). Então, a expressão “fóssil vivo” é contraditória, pois enfatiza os atributos primitivos retidos pelo sobrevivente de uma linhagem antiga, e não às suas novidades evolutivas (Figueiredo 2021).

Contudo, em defesa dos fósseis vivos, Turner (2019), propõe uma concepção filogenética particular para os mesmos, por que:

- a). Eles exibem profunda estabilidade morfológica pré-histórica;
- b). Contém poucas espécies viventes;
- c). Contribuem muito com a diversidade filogenética.

Turner (2019) também enfatiza que considerar os fósseis vivos ao nível de *taxa* seria a melhor forma de esclarecer e defender esta concepção. De qualquer modo, como fósseis vivos mudaram pouco em relação a seus ancestrais fósseis remotos, eles tendem a apresentar baixas taxas evolutivas (*r*), por exemplo a linhagem dos peixes dipnoicos, cuja evolução se tornou lenta entre 250-200 milhões de anos (Ridley 2006). Mas como explicar estas formas que, ao longo do tempo, permaneceram similares às ancestrais? Ao abordar fósseis vivos e sobrevivência às extinções em massa, Ward (1997), revisou três hipóteses independentes:

- a). Distribuição geográfica ampla, e capacidade de tolerar grande variedade de condições ambientais;
- b). Permanência em habitats onde a competição com outras espécies é pequena;
- c). A sobrevivência às extinções em massa aconteceu por mero acaso.

De qualquer modo, a descoberta de uma espécie de peixe celacanto vivente é um dos casos mais famosos de fóssil vivo, uma história pormenorizadamente descrita em InForme-se consCiência (2020). Fósseis desta linhagem são encontrados em sedimentos datados entre 408-65 milhões de anos. Mas em 1938 um grande peixe foi apanhado na costa oriental da África do Sul, e mais tarde reconhecido como celacanto, sendo denominado *Latimeria chalumnae*, em homenagem a Marjorie Courtenay-Latimer, naturalista e curadora do museu sul-africano que recebeu o holótipo, e o Rio Chalumna onde ele foi pescado (Figura 4.2). Outro espécime foi encontrado em 1952, e desde então mais foram constatados na costa de Madagascar e Moçambique. No final dos anos 1990, *Latimeria menadoensis*, outra espécie de celacanto, foi descoberta na costa da Indonésia (Erdmann 2006). Mas recentemente,

controvérsias sobre considerar o peixe-celacanto fóssil vivo foram apontadas, do ponto de vista genético (Cassane & Laurenti 2013).

Figura 4.2. A naturalista sul-africana Marjorie Courtenay-Latimer, e o primeiro celacanto não-fóssil descoberto em 1938. A espécie, *Latimeria chalumnae*, foi nomeada tanto em sua homenagem quanto do Rio Chalumna, onde o holótipo foi pescado.



Fonte: Wikipédia (2013). Imagem de domínio público.

A próxima descrição segue Matthews (2023). Outros exemplos de fósseis vivos são os límulos (Limulidae), os Náutilus (*Nautilus* spp.), bem como a árvore Ginkgo (atualmente representada apenas pela espécie *Ginkgo biloba*). As baratas (ordem Blattodea) são outra linhagem fóssil vivo, e um dos mais antigos *taxa* de insetos, com 300 milhões de anos e cerca de 4000 espécies atualmente.

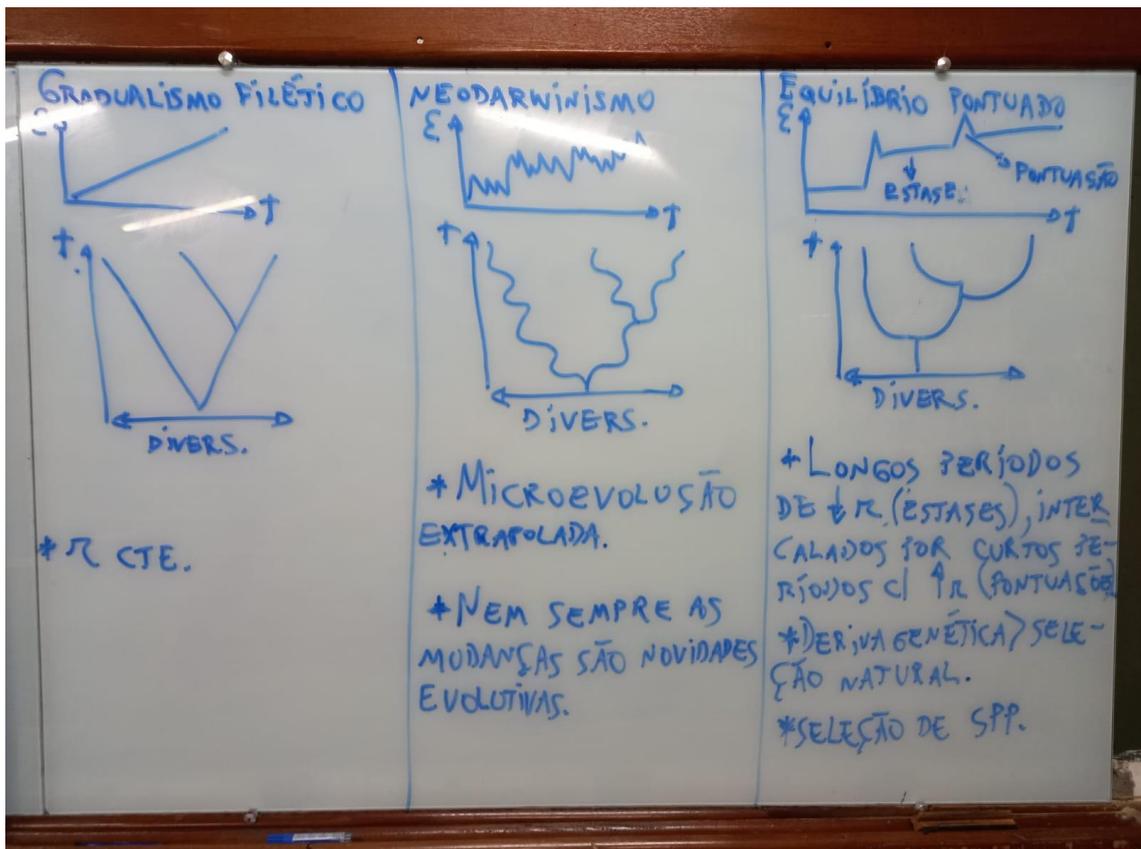
4.4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Macroevolução é o estudo da evolução em níveis superiores aos de espécie, sendo também denominada o estudo das “novidades evolutivas”. A medida na mudança de uma característica ao longo do tempo é denominada taxa de evolução. Fósseis vivos podem ser formas ou linhagens que evoluíram a taxas de evolução lentas. Apesar de ainda ser um assunto bastante controverso, os fósseis vivos podem ao menos refletir características morfológicas que evoluíram lentamente, no decorrer do tempo.

CAPÍTULO 5

GRADUALISMO FILÉTICO, EQUILÍBRIO PONTUADO E NEODARWINISMO

Aula no quadro sobre Gradualismo Filético, Neodarwinismo e Equilíbrio Pontuado.



Fonte: Autor, 30/04/2024.

5.1. INTRODUÇÃO

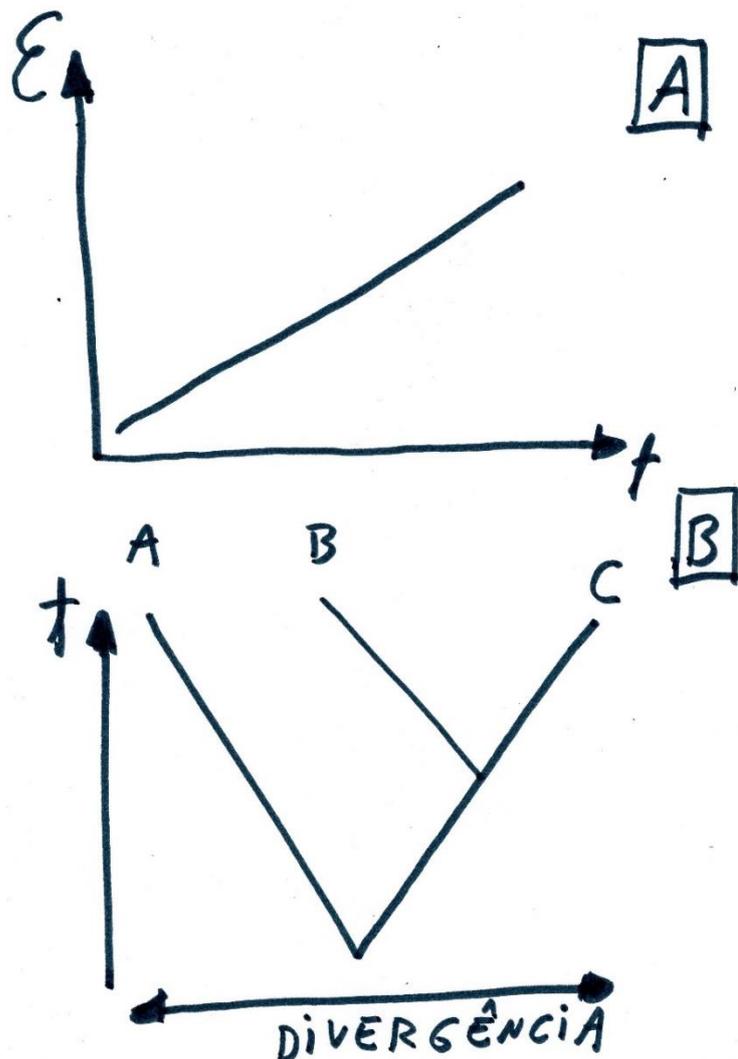
Neste último capítulo, são inicialmente abordados o Gradualismo Filético e o Equilíbrio Pontuado (Eldredge & Gould 1972), duas teorias macroevolutivas. Importante adiantar que Ridley (2006), considera estas teorias como dois extremos de um contínuo.

A visão neodarwinista da macroevolução, que talvez tenha Richard Dawkins (Wikipédia 2024) como seu maior representante na atualidade, será apresentada por último. As principais referências deste capítulo são Futuyma (2003) e Ridley (2006), com acréscimos citados ao longo do texto.

5.2. GRADUALISMO FILÉTICO

Segundo Gould & Eldredge (1972), a Teoria do Gradualismo Filético postula que uma linhagem evolui a taxas evolutivas bem constantes. Assim, a taxa de evolução (r) durante o surgimento de uma nova espécie é similar à de qualquer outra época. Neste sentido, novas espécies surgem por lenta transformação das espécies graduais (Figura 5.1).

Figura 5.1. Evolução de uma linhagem idealizada, por gradualismo filético. **A:** evolução (\mathcal{E}) ao longo do tempo " t ". **B:** cladograma com evolução lenta, que não se intensifica durante a especiação.



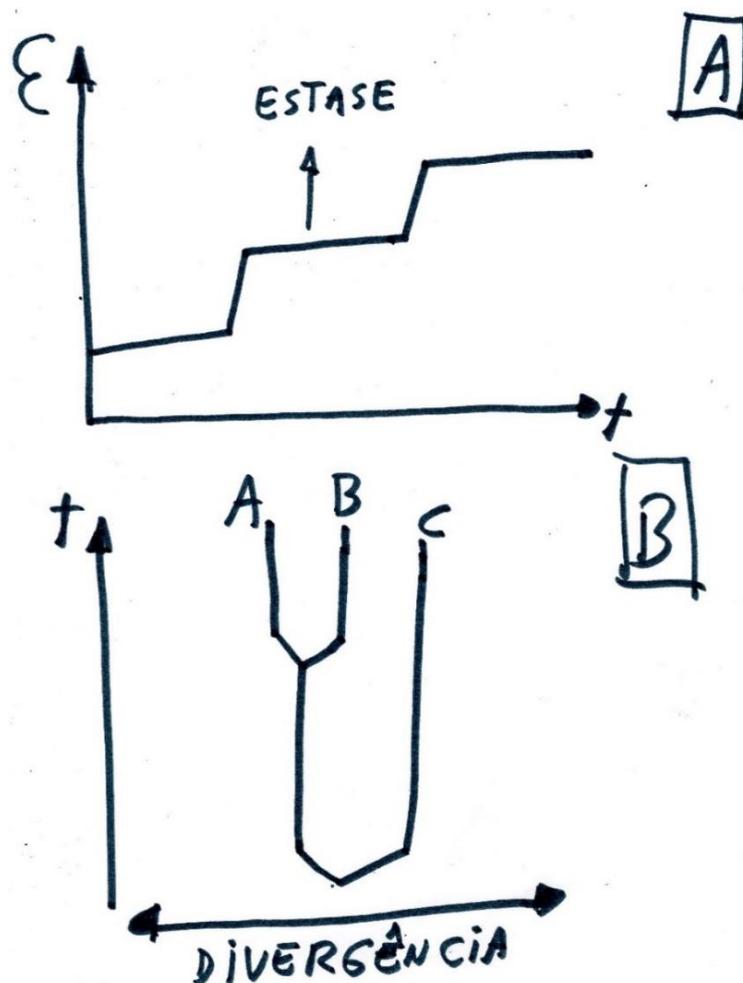
Adaptado de Futuyma (2003) e O'Neil (2011).

Convém ressaltar que Futuyma (2003), descreve o Gradualismo Filético como mudança anagenética constante.

5.3. EQUILÍBRIO PONTUADO

Segundo esta teoria, elaborada a partir de estudos paleontológicos e detalhada em Eldredge & Gould (1972) e Gould & Eldredge (1993), a evolução das linhagens se processa com longos períodos de taxas evolutivas lentas e poucas mudanças, denominados estases, os quais são “pontuados” por curtos períodos de grandes mudanças evolutivas (Figura 5.2). Os autores defendem haver uma suficiente evidência fóssil, demonstrando que algumas espécies permanecem essencialmente as mesmas por milhões de anos, passando a seguir por períodos curtos de rápida mudança (O’Neil 2011).

Figura 5.2. Evolução de uma linhagem idealizada segundo a Teoria do Equilíbrio Pontuado. **A:** A evolução de um caráter morfológico (ϵ) acontece com longos períodos a taxas evolutivas lentas (estases), intercalados por períodos curtos de grandes mudanças. **B:** As mudanças ocorrem rapidamente apenas durante a bifurcação (especiaçãoção).



Adaptado de Futuyma (2003) e O’Neil (2011).

A seleção estabilizadora seria a explicação mais provável para a estase. Em sua maioria, tais grandes mudanças em relativamente pouco tempo propagariam rapidamente nas populações pequenas e mais isoladas reprodutivamente, em relação às populações centrais das espécies, a partir de especiação parapátrica (Futuyma 2003) ou alopátrica (Ridley 2006, ver também “especiação” no capítulo 2). Isto significa que as alterações graduais (apesar de mais rápidas), provavelmente aconteceriam mais por deriva genética nas pequenas populações isoladas, em comparação à seleção natural.

Os autores desta teoria também postulam que mudanças microevolutivas (entre indivíduos de uma espécie) ocorreriam muito lentamente, e que ao invés disso, os padrões macroevolutivos se processariam no nível da “seleção de espécies” onde, a partir de eventos de especiação, espécies com características diferentes aumentam em número, ou decrescem por extinção a taxas distintas, devido às diferenças nas suas características. Então, os fatores microevolutivos seriam secundários no equilíbrio pontuado, e Stanley (1975) chegou a declarar que “a macroevolução está desligada da microevolução”.

Naturalmente, a teoria do equilíbrio pontuado suscitou muitas controvérsias, duas listadas a seguir:

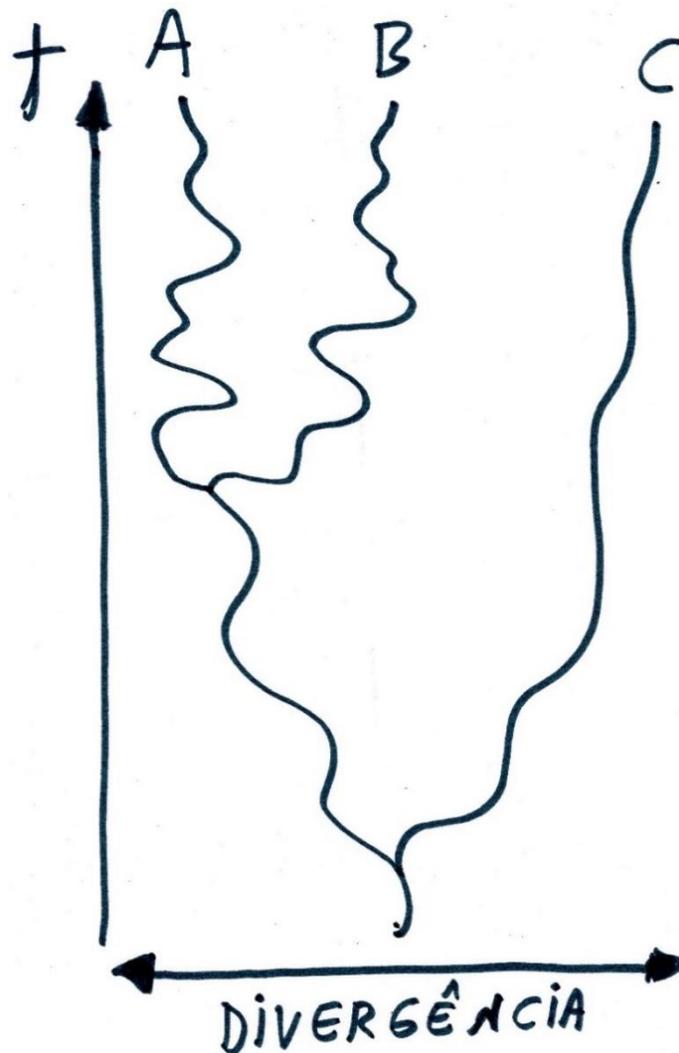
a). Alguns autores afirmam que as mudanças morfológicas que se acreditam ocorrer durante as pontuações são normalmente modestas, e não justificariam a origem de novidades evolutivas. Tais mudanças podem acontecer, por exemplo, apenas a nível microevolutivo.

b). A genética de populações explica adequadamente a mudança morfológica e a estase, não requerendo uma relação entre evolução da morfologia e especiação.

5.4. NEODARWINISMO E MACROEVOLUÇÃO

Esta visão postula que mudanças significativas, quando ocorrem, são tão rápidas que podem parecer uma pontuação nos registros fósseis, e que a mudança morfológica não se concentra necessariamente em eventos de especiação (Figura 5.3).

Figura 5.3. Filogenia idealizada de macroevolução segundo o neodarwinismo, cujas mudanças morfológicas nem sempre consistem em eventos de especiação.



Adaptado de Futuyma (2003).

A visão neodarwinista postula que a microevolução “extrapolada”, ou o acúmulo de seleção natural e adaptação durante um longo período evolutivo, pode originar as novidades evolutivas. A evolução de várias linhagens como as plantas terrestres, vertebrados, mamíferos e humanos é evidentemente extrapolativa. Dawkins (2018) defende esta versão, ao frisar que:

a). A deriva aleatória pode facilitar o trabalho da seleção. Contudo, é a seleção quem determina o surgimento da complexidade adaptativa.

b). A adaptação complexa requer muitas gerações de seleção cumulativa, onde a mudança de cada geração aproveita o que já havia antes;

c). A seleção cumulativa é a marca registrada da biologia, o princípio de toda a

complexidade adaptativa.

A descoberta da Fauna de Burgess na Colúmbia Britânica canadense, cuja história e paleontologia são amplamente detalhados em Gould (1990), ainda desafia a concepção neodarwinista da evolução, devido ao alto grau de complexidade das espécies fósseis animais em pleno período cambriano, sugerindo assim macroevolução mais instantânea, ou menos lenta e gradual. Contudo, novamente Dawkins (2018), argumenta que provavelmente, os ancestrais destas espécies evoluíram de modo gradual em tempos anteriores ao cambriano, e simplesmente não deixaram fósseis.

5.5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O gradualismo filético postula uma evolução a taxas bem constantes em âmbito anagenético. Ao contrário, segundo o equilíbrio pontuado a evolução procede por longos períodos a taxas lentas de evolução (estases), seguidos por curtos períodos de altas taxas evolutivas, uma teoria que também acumula muitas críticas. O neodarwinismo enfatiza que os mesmos processos evolutivos, extrapolados a mais tempo, são capazes de gerar a complexidade adaptativa.

REFERÊNCIAS

Aganette, E., Alvarenga, L., Souza, R. R. Elementos constitutivos do conceito de taxonomia. **Informação & Sociedade: Estudos**, v. 20, n. 3, p. 77-93, 2010.

Aleixo, A. Conceitos de espécie e suas implicações para a conservação. **Megadiversidade**, v. 5, n. 1-2, 2009.

Blamires, D. 2020. [WA3798139, *Mimus saturninus* (Lichtenstein, 1823)]. **Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil**. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/3798139>> Acesso em: 06-06-2024.

Blamires, D. A luz da evolução nas ciências biomédicas: biologia evolutiva, pandemias, e o legado de três cientistas para a humanidade. **Brazilian Journal of Development**, v. 8, n. 3, p. 17832-17840, 2022a.

Blamires, D. **Aves Urbanas de Iporá, estado de Goiás: baseado em 11 inventários avifaunísticos na malha urbana municipal, 1ª. Edição [Livro Eletrônico]**. São José dos Pinhais: Brazilian Journals, 2022b, 102p. DOI: 10.35587/brj.ed.0001822

Blamires, D. 2023a. [WA5247283, *Mimus gilvus* (Vieillot, 1807)]. **Wiki Aves - A Enciclopédia das Aves do Brasil**. Disponível em: <<http://www.wikiaves.com/5247283>> Acesso em: 06-06-2024.

Blamires, D. **Ecologia no quadro: temas ecológicos com figuras manuscritas. 1. Edição [Livro Eletrônico]**. São José dos Pinhais: Brazilian Journals, 2023b, 67p. DOI: 10.35587/brj.ed.0002193

Buonocore, J. C. Síndrome de Procusto: a negação da ciência e a relativização de vidas humanas. **Psicologias do Brasil**. 2020. Disponível em: <<https://www.psicologiasdobrasil.com.br/sindrome-de-procusto-a-negacao-da-ciencia-e-a-relativizacao-de-vidas-humanas/>> . Acesso em: 06-06-2024.

Casane, D., Laurenti, P. Why coelacants are not “living fossils.” **Bioessays**, v. 35, n. 4, 2013, p. 332-338. DOI: <https://doi.org/10.1002/bies.201200145>

Ceccato, V. M.; Ponte, E. O. **Biologia Evolutiva [Livro Eletrônico]**. Fortaleza: EdUECE, 2015, 132p.

Cordeiro, R. S., Morini, M. S. C. Concepções docentes acerca da biodiversidade na perspectiva da sistemática filogenética. **Investigações em Ensino de Ciências**, v. 28, n. 2, p. 421-438, 2023. DOI: 10.22600/1518-8795.ienci2023v28n2p421

Coyne, J. A. **Por que a evolução é uma verdade**. São Paulo: JSN Editora, 2014, 318p.

Cracraft, J. Species concepts and speciation analysis. *In*: Johnston, R. F. (Ed.). **Current Ornithology**, vol. 1. New York: Plenum, 1983, p. 159-187.

Dawkins, R. **O relojoeiro cego: a teoria da evolução contra o desígnio divino**. São Paulo: Editora Companhia das Letras, 2001, 488p.

Dawkins, R. **A grande história da evolução: na trilha dos nossos ancestrais**. São Paulo: Companhia das Letras, 2009, 759p.

Dawkins, R. **Ciência na alma: escritos de um racionalista fervoroso**. São Paulo: Editora Companhia das Letras, 2018, 519p.

Dobzansky, T. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. **The American Biology Teacher**, v. 35, n. 3, p. 125-129, 1973.

Eldredge, N. Gould, S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M. (Ed.). **Models in Paleobiology**. San Francisco: Freeman, Cooper & Co, 1972, p. 82-115.

Erdmann, M. Lessons learned from the conservation campaign for the Indonesian coelacanth, *Latimeria menadoensis*. **South African Journal of Science**, v. 102, p. 501-504, 2006.

EVOSITE: entendendo a evolução para professores. **Outros conceitos de espécie**. 2024a. Disponível em: < <https://evosite.ib.usp.br/evo101/VA2OtherSpeciesConcept.shtml> > . Acesso em: 11-06-2024.

EVOSITE: entendendo a evolução para professores. **Definindo especiação**. 2024b. Disponível em: < <https://evosite.ib.usp.br/evo101/VBDefiningSpeciation.shtml> > . Acesso em: 14-06-2024.

EVOSITE: entendendo a evolução para professores. **Hibridização**. 2024c. Disponível em: < <https://evosite.ib.usp.br/glossary/glossary.html> > . Acesso em: 24-06-2024.

EVOSITE: entendendo a evolução para professores. **Entendendo a filogenia 1/2**. 2024d. Disponível em: < <https://evosite.ib.usp.br/evo101/IIBPhylogenies.shtml> > . Acesso em: 26-06-2024.

Figueiredo, F. J. Problemas e perspectivas sobre o ensino de Evolução. **Revista Sustinere**, v. 9, n. 2, p. 757-768, 2021.

Futuyma, D. **Biologia Evolutiva, 2ª edição**. Ribeirão Preto: FUNCEP-RP, 2003, 631p.

Gingerich, P. D. Rates of evolution: effects of time and temporal scaling. **Science**, v. 222, p. 159-161, 1983.

Gingerich, P. D. Rates of evolution on the timescale of evolutionary processes. **Genetica**, v. 112-113, p. 127-144, 2001.

Google. **As pessoas também perguntam: o que é uma taxa matemática?** 2024. Disponível em <https://www.google.com/search?q=taxa+matem%C3%A1tica+simples&oq=&gs_lcrp=EgZjaHJvbWUqCQgBEEUYOxjCAzIJCAAQRRg7GMIDMgkIARBFsYwgMyCQgCEEUYOxjCAzIJCAMQRRg7GMIDMgkIBBBFgDsYwgMyCQgFEEUYOxjCAzIJCAYQRRg7GMIDMgkIBxBFGDsYwgPSAQkxNDMxajBqMTWoAgiwAgE&sourceid=chrome&ie=UTF-8> . Acesso em: 14-08-2024.

Gould, S. J. **Vida maravilhosa: o acaso na evolução e a natureza da história**. São Paulo: Companhia das Letras, 1990, 391p.

Gould, S. J., Eldredge, N. Punctuated equilibrium comes of age. **Nature**, v. 366, 223-227, 1993.

Gould, S. J. Dorothy, it's Really Oz: A pro-creationist decision in Kansas is more than a blow against Darwin. **Time**. 1999. Disponível em: <<https://content.time.com/time/subscriber/article/0,33009,991791,00.html>>. Acesso em: 22-05-2024.

InForme-se ConsCiência: informação, formação com discussões e conteúdos científicos. 2020. Disponível em: <<https://licenciaturasesalq.wixsite.com/ensinodeciencias/post/marjorie-courtenay-latimer-e-a-descoberta-de-um-f%C3%B3ssil-vivo>>. Acesso em: 15-08-2024.

Khan Academy. Understanding and building phylogenetic trees - High school biology. 2016. Disponível em: <https://www.youtube.com/watch?v=6_XMKmFQ_w8>. Acesso em: 12-08-2024.

Kischlat, E. E. Os conceitos de espécie: uma abordagem prática. **Cadernos La Salle IX**, v. 2, n. 1, p. 11-35, 2005.

Klein, A. L. As fronteiras da diversidade: especiação e hibridação, *In*: Luvison, L. A. (Ed.). **Evolução biológica: da pesquisa ao ensino [recurso eletrônico]**, Porto Alegre: Editora Fi, 2017. p. 147-176.

Krivovichev, S. V., Borovichev, E. A. The Concept of species in biology and Mineralogy: a Comparative Study. *In*: Frank-Kamenetskaya, O. V., Vlasov, D., Y., Panova, E. G., Alekseeva, T. V. (Eds). **Biogenic—Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems**, Switserzland: Springer, 2022, p. 651-670.

Lawton, G. Why Darwin was wrong about the tree of life. **NewScientist**. 2009. Disponível em: <<https://www.newscientist.com/article/mg20126921-600-why-darwin-was-wrong-about-the-tree-of-life/>>. Acesso em: 26-06-2024.

Lerman, A. On rates of evolution of unit characters and character complexes. **Evolution**, v. 19, p. 16-25, 1965.

Levit, G. S., Rossfeldt, U. Ernst Haeckel in the history of biology. **Current Biology**, v. 29, n. 16, p. 1276-1284, 2019.

Matthews, C. Living fossils: 12 creatures that look the same now as they did millions of years ago. **LiveScience**. 2023. Disponível em: <<https://www.livescience.com/animals/living-fossils-creatures-that-look-the-same-now-as-they-did-millions-of-years-ago>>. Acesso em: 15-08-2024.

Mayr, E. **Populações, Espécies e Evolução**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1977, 481p.

Meneganzin, A., Bernardi, M. Were Neanderthals and *Homo sapiens* 'good species'? **Quaternary Science Reviews**, v. 303, 107975, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.107975>

Meyer, D., El-Hani, C. N. **Evolução e o sentido da biologia**. São Paulo: Editora UNESP, 2005, 132p.

National Geographic: education. **Speciation**. 2024. Disponível em: <<https://education.nationalgeographic.org/resource/speciation/>>. Acesso em: 19-06-2024.

O'Neil, D. Micro and Macro Evolution. **Revealing the Origins of Life**. 2011. Disponível em: < https://www.palomar.edu/anthro/synthetic/synth_9.htm > . Acesso em: 20-08-2024.

Ownbey, M. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. **American Journal of Botany**, v. 37, n. 7, p. 487-499, 1950. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1950.tb11033.x>

Paes Neto, V.D., Paesi, R. A. Sistemática filogenética: abordando a evolução em sala de aula. In: Luvison, L. A. (Ed). **Evolução biológica: da pesquisa ao ensino [recurso eletrônico]**. Porto Alegre: Editora Fi, 2017, p. 245-262.

Queiroz, K. Ernst Mayr and the modern concept of species. **PNAS**, n. 3, v. 102, p. 6600-6607, 2005. DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0502030102

Rapini, A. Modernizando a taxonomia. **Biota Neotropica**, v. 4, n. 1. Disponível em: < <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n1/pt/abstract?point-of-view+BN00204012004> > . Acesso em: 09-08-2004.

Ridley, M. **Evolução**. Porto Alegre: Editora Artmed. 2006, 752p.

Rôças, G., Monteiro, J. A., Siqueira-Batista, R. O debate teórico em torno do conceito de espécie: um “transdisciplinar” relato de experiência. **Ciência em Tela**, v. 1, n. 2, p. 1-9, 2008.

Sagan, C. Life on Jupiter. **Cosmos**. 1980. Disponível em: < <https://www.youtube.com/watch?v=n4nEkGb0XsY> > . Acesso em: 23-05-2024.

Stanley, S. M. A Theory of Evolution Above the Species Level. **Proceedings of National Academy of Sciences, USA**, v. 72, p. 646-650, 1975.

Stearns, S. C.; Hoekstra, R. F. **Evolução: uma introdução**. São Paulo: Editora Atheneu. 2003, 379p.

Tidon, R.; Vieira, E. O ensino da evolução biológica: um desafio para o século XXI. **ComCiência**, n. 107, 2009. Disponível em: <http://comciencia.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-76542009000300008&lng=en&nrm=is> .Acesso em: 28 mai 2023.

Turner, D. D. In defense of living fossils. **Biology & Philosophy**, v. 34, n. 23, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10539-019-9678-y>

Van Valen, L Ecological species, multispecies and oaks. **Taxon**, v. 25, n. 2/3, p. 233-239, 1976.

Zachos, F. E. **Species Concepts in Biology: Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance**. *E-book*. Switzerland: Springer, 2016,220p. DOI: [10.1007/978-3-319-44966-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-44966-1)

Ward, P. **O fim da evolução: extinções em massa e a preservação da biodiversidade**. Rio de Janeiro: Editora Campus, 1997, 323p.

Werth, A. J., Shear, W. A. The evolutionary truth about living fossils. **American Scientist**, v. 102, 434-443, 2014.

Wikipédia: a enciclopédia livre. Richard Dawkins. 2024. Disponível em: < https://pt.wikipedia.org/wiki/Richard_Dawkins > . Acesso em: 20-08-2024.

Wikipédia. Ficheiro. Marjorie Courtenay-Latimer and Coelacanth.jpg. Disponível em: < https://pt.wikipedia.org/wiki/Marjorie_CourtenayLatimer#/media/Ficheiro:Marjorie_Courtenay-Latimer_and_Coelacanth.jpg > . Acesso em: 16-08-2024.

GLOSSÁRIO

A

Adaptação. Característica de um indivíduo que lhe confere vantagens de sobrevivência e reprodução, transmitida ao longo das gerações até constar na maioria dos indivíduos de uma população. Segundo Futuyma (2003), é um conceito “complexo e mal definido”.

C

Cambriano. Período do tempo geológico pertencente à era paleozoica inferior, datado de aproximadamente 540-480 milhões de anos AP.

Cromossomo. Estrutura localizada no núcleo das células eucarióticas, composta por longa molécula de DNA mais proteínas associadas.

D

Deriva genética. Flutuações aleatórias na frequência gênica de uma população pequena, isolada e sujeita à endogamia. Fator evolutivo que tende a diminuir a variabilidade genética.

Dimorfismo sexual. O total de diferenças entre os sexos masculino e feminino em uma mesma espécie.

Diversidade. Em ecologia, é a medida da riqueza (número de espécies) e abundância (número de indivíduos por espécie) em uma comunidade.

DNA. Ácido desoxirribonucleico. A unidade fundamental da hereditariedade nos organismos celulares.

E

Ecologia. Ramo da biologia que estuda as interações dos seres vivos, entre si e com o ambiente físico.

Espécime. O organismo.

Exótica. Referente a espécie introduzida em uma área, mas com origem e evolução de outra área.

Extinções em massa. Períodos no tempo geológico caracterizados pela extinção de uma grande proporção de espécies, em escala global.

F

Faixa etária. Intervalo de idade que agrega pessoas, por exemplo, com características ou necessidades semelhantes.

Fato. Prova material de algo. Evidência.

Fenótipo. Conjunto de todas as características mensuráveis de um organismo, sendo o resultado da interação entre o genótipo (G) e o ambiente (A), ou: $F=G+A$.

Fluxo gênico. Troca de genes entre duas populações intraespecíficas. Tipo de fator evolutivo que aumenta a variabilidade genética.

Fósseis. Restos de organismos extintos, normalmente incrustados em rochas sedimentares, com datação mínima de 11000 anos.

Frequência gênica. A frequência de genes em uma população.

Frequência genotípica. Frequência de genótipos de uma população.

G

Genética. Ramo da biologia que estuda os genes e a hereditariedade.

Genética de populações. Divisão da genética que estuda as frequências gênicas e genotípicas das populações.

Genômico. Referente a genoma. O material genético de um organismo.

Geologia. Ciência que estuda as camadas constituintes do planeta Terra sob vários aspectos, como histórico, de distribuição e movimento.

H

Habitat. O lugar onde um indivíduo, população ou espécie vivem, ou o local mais provável para encontra-los.

Hipótese. Uma das etapas iniciais do procedimento científico, sendo uma premissa inicial a ser testada. O método científico normalmente avalia duas hipóteses distintas: nula (H_0), quando as variáveis não diferem significativamente entre si; alternativa (H_1), quando as variáveis são significativamente distintas entre si, por exemplo.

Holótipo. O único exemplar designado pelo autor na ocasião da descrição da espécie (Fonte: *Google*).

I

Intraespecífico. Referente a dois ou mais indivíduos pertencentes a uma mesma espécie.

Isolamento reprodutivo. Referente a todos os mecanismos que mantêm as populações de uma espécie isoladas reprodutivamente de outras, evitando, por exemplo, cruzamentos interespecíficos. É uma propriedade biológica da espécie.

L

Linhagem. Grupo de espécies, ou outro nível taxonômico, com mesma origem ancestral. Grupo monofilético.

M

Meiose. Divisão celular que origina os gametas, ou células germinativas com metade do número de cromossomos.

Morfológico. Referente à forma, sendo morfologia o estudo das formas dos organismos.

Mutação. Alteração no material genético (DNA), tanto a nível molecular quanto cromossômico. Apesar de normalmente serem prejudiciais, as mutações são consideradas a origem primária da variabilidade genética. Fator evolutivo que tende a aumentar a variabilidade genética.

N

Nicho ecológico. Conjunto de todas as formas pelas quais um indivíduo, população ou espécie exploram os recursos do ambiente.

Níveis taxonômicos. Ver *Taxa*.

O

Ontogenia. Estudo do desenvolvimento dos organismos, desde as fases iniciais até a maturidade.

P

Paleontologia. Ramo da biologia que estuda fósseis.

Polimorfismo. Segundo Mayr (1977), é a variabilidade dentro de uma população, ou a ocorrência de vários fenótipos em uma única população intercruzante.

População. Grupo de indivíduos de uma mesma espécie, que interagem num dado local ao mesmo tempo.

R

Raça. Nível abaixo de espécie. Termo complexo e mal definido.

Retrocruzamento. Cruzamento dos indivíduos de uma geração com um de seus progenitores.

S

Seleção estabilizadora. Tipo de seleção natural em que o genótipo mediano é favorecido e os extremos eliminados, diminuindo assim a variabilidade genética.

Seleção disruptiva. Tipo de seleção natural em que mais de um dos genótipos extremos são favorecidos. Promove aumento da variabilidade genética, ao contrário da seleção estabilizadora e direcional.

Seleção natural. Favorecimento, por parte do ambiente, dos genótipos que contribuem para a sobrevivência e reprodução, e eliminação dos casos contrários. Fator evolutivo que, de modo geral, diminui a variabilidade genética.

T

Taxa. Plural de *taxon*: cada **nível taxonômico** da classificação lineana (reino, classe, ordem, família, gênero e espécie, por exemplo).

Taxonomista. Que estuda **taxonomia**: estudo da classificação dos seres vivos, sendo também denominada sistemática.

Teoria. Explicação fundamentada em uma análise sistêmica das evidências. Uma teoria pode ser reformulada, ou totalmente substituída por outra, mediante novos fatos e análises, respectivamente.

ÍNDICE REMISSIVO

A

Adaptação
Alopátrica, especiação
Amniota
Anagênese
Ancestral comum
Apomorfias

B

Baratas
Blattodea
Burgess (fauna)

C

Cambriano
Caracteres morfológicos
Celacanto
Chalumna, Rio
Cladismo
Clado
Cladogênese
Cladograma
Clina escalonada
Colúmbia Britânica
Corvos
Corvus
 corone
 cornix

D

Darwin, C. R.
 tentilhões
Deriva genética
Dimorfismo sexual
Diversidade
DNA

E

Escola cladística
Espécies
 crípticas

em anel
Espécime
Essencialista
Estase
Evolução
 convergente
Extinções em massa
Extrapolada (microevolução)

F

Falácia procustiana
Fenético
Fluxo gênico
Fósseis
 vivos

G

Genes
Genética de populações
Ginkgo biloba
Grupo externo (*outgroup*)
 comparação

H

Habitats
Haeckel, E. H. P. A.
Hennig, W.
Hibridização
Híbridos
Hipótese
Holótipo
Homo neanderthalensis
Homologias
Homoplasias
Homo sapiens

I

Ilhas Galápagos
Iris
Inferências moleculares
Intercruzantes
Introgressão
Isolamento
 geográfico

reprodutivo

L

Latimer, M. C.

Latimeria

chalumnae

menadoensis

Limulidae

Límulos

Linhagem

Linné, K. V.

M

Microevolução

Mimus gilvus

Mimus saturninus

Monofilético

Morfológico

Mutação

N

Nautilus spp.

Nicho ecológico

Níveis taxonômicos

O

Ontogenia

P

Paleontológicos

Parafilético

Parapátrica, especiação

Parcimônia

Peixes dipnóicos

Peripátrica, especiação

Pilriteiro

Plesiomorfias

Polifilético

Polimorfismo

Poliploidia

Pontuação

Populações

centrais e periféricas

Predadores dentes-de-sabre
Procarióticas

R

Raças
Répteis
Rhagoletis pomonella
Retrocruzamento
Reprodução assexuada

S

Seleção
 cumulativa
 de espécies
 estabilizadora
 disruptiva
 natural
Simpátrica, especiação
Simpleiomórfica
Sinapomórfica
Sequências protéicas
Sistemática filogenética

T

Taxon
Taxa (matemática)
Taxa
Taxonomia
Teorias
Tetraploides
Tipo
Tragopogon
Transformação logarítmica

V

Variação
 fenotípica
 intraespecífica

Z

Zona
 adaptativa
 híbrida

Agência Brasileira ISBN
ISBN: 000