

- SIMPSON, G.G. (1960) — On the remarkable testament of the Jesuit Paleontologist Pierre Teilhard de Chardin. *Scientific American*, 202 (4): 201-207.
- VAN VALEN, L. (1973) — A new evolutionary law. *Evol. Theory*, 1: 1-30.

*Professor Germano da Fonseca Sacarrão*, Museu Bocage, Lisboa, 1994, pp. 299-315.

## HISTORICIDADE E SELECÇÃO NATURAL AS POSSIBILIDADES DO MÉTODO COMPARATIVO

por

V. ALMADA & T. AVELAR

Instituto Superior de Psicologia Aplicada - Unidade de Investigação em Ecoetologia  
Rua Jardim do Tabaco, 44, 1100 Lisboa

### ABSTRACT

*Historicity and natural selection: the possibilities  
of the comparative method*

In this article, the use of the comparative method in the integration of the study of historical effects and the study of adaptation, two essential aspects of evolutionary biology, is analysed. The concepts of «trends» and «constraints» are discussed and special emphasis is given to new methodological perspectives in the application of the comparative method.

### RESUMO

Neste artigo, analisa-se a utilização do método comparativo na integração do estudo da historicidade e da adaptação, duas vertentes fundamentais da biologia evolutiva. Discutem-se os conceitos de «tendências» e «constrangimentos» e dá-se ênfase especial às novas perspectivas metodológicas na aplicação do método comparativo.

## INTRODUÇÃO

Um dos problemas mais fascinantes e actuais que suscitaram o interesse do professor Sacarrão refere-se ao papel que a estrutura actual dos organismos desempenha como determinante da sua evolução futura. Este tema surge nos seus trabalhos (1970, 1985), a propósito da origem de estruturas complexas e profundamente ajustadas à sua função, especificamente o olho dos Cefalópodes que, como o dos Vertebrados, foi um dos exemplos paradigmáticos de crítica à teoria de Darwin.

O olho dos Vertebrados e dos Cefalópodes incorpora na sua organização um conjunto de características (e.g. uma câmara escura e uma lente que foca as imagens e as projecta numa película fotossensível) que um engenheiro conhecedor dos princípios da Óptica dificilmente construiria melhor. Diga-se, de passagem, que os mecanismos que operam na retina e no sistema nervoso central e realizam o processamento da informação visual são ainda mais surpreendentemente eficientes, e os artefactos que a informática produziu são realizações rudimentares e grosseiras quando comparadas com as capacidades do sistema visual dos Vertebrados e Cefalópodes na identificação de padrões a partir das imagens que se projectam na retina (para uma exposição recente sobre a evolução do olhos, ver Goldsmith, 1990).

Estas estruturas complexas, em que a forma corresponde tão magnificamente aos requisitos da função, sempre foram temas de eleição dos críticos da teoria de Darwin, como tinham sido, antes de Darwin, argumentos preferidos da Teologia Natural (para exemplos, ver Dawkins, 1986). O argumento típico pode resumir-se do seguinte modo: como deixar de reconhecer na perfeita adequação da forma à função a marca dum criador inteligente?

Depois de Darwin, este mesmo argumento foi amplamente retomado pelos opositores da teoria da Selecção Natural, habitualmente revestido de uma aparência de seriedade científica, tomada de empréstimo ao cálculo de probabilidades. Se a selecção actua retendo em cada geração as pequenas variações hereditárias aleatórias, como admitir que por um simples jogo de acasos se pudesse chegar a uma estrutura tão complexa cuja função depende de uma conjugação harmoniosa dos seus componentes? A probabilidade de obter, por uma simples combinação de acasos, uma estrutura tão inteligentemente construída, seria tão ínfima

que a selecção natural deveria ser posta de parte como processo explicativo deste tipo de adaptações. É fácil demonstrar que esta crítica se baseia numa visão distorcida do processo de evolução biológica e em particular da selecção natural. Não tem sentido perguntar como é possível que o acaso e a selecção façam surgir olhos complexos em linhagens que não tinham qualquer tipo de fotorreceptor. A selecção natural não constrói estruturas complexas de novo. Se uma característica que pode ter surgido com outra função se revela vantajosa para os seus portadores na resolução de um outro problema, todas as variações que aumentem a sua eficiência para a nova função, por pequenas que sejam, tenderão a ser retidas pela selecção natural. Assim, passo a passo, aquilo que pareceria extremamente improvável como uma transformação única, reduz-se a uma sucessão de pequenas transformações seleccionadas pelas suas vantagens imediatas, sem qualquer relação preestabelecida com o resultado final. Esta solução tem sido várias vezes exposta (e.g. Dawkins, 1986, Jacob, 1981). A eficiência destes processos «selectivos» tem vindo a ser apreciada de tal modo, que os princípios da selecção natural começam a ser simulados para resolver problemas complexos de concepção, por exemplo em engenharia, em que as capacidades de planificação racional se revelam por vezes bem menos eficientes e económicas.

Nas obras referidas acima, Sacarrão chama também a atenção para um aspecto igualmente importante, mas cujo alcance tem sido insuficientemente apreciado por muitos evolucionistas. O facto de uma característica se revelar vantajosa para os organismos que a possuem pode condicionar de forma determinante quais as variações que subsequentemente poderão ser seleccionadas positivamente. Um traço que pode ter surgido com outra função, pode revelar-se incidentalmente útil num novo contexto para o qual não foi especificamente seleccionado. No entanto, se se revelar vantajoso no novo contexto, todas as variações nesse traço ou noutros que conjuntamente incrementem a eficácia ao serviço da nova função, tenderão a ser seleccionadas. Neste sentido, em cada ponto de uma trajectória evolutiva, as características dos organismos podem afectar o curso subsequente da evolução. É fácil imaginar até que ponto os acontecimentos históricos podem modificar de forma radical os padrões de selecção e o curso ulterior da evolução. Estas duas noções, a historicidade dos processos evolutivos e o papel da selecção natural

como único mecanismo capaz de originar novas adaptações, constituem duas vertentes distintas e complementares na obra de Darwin.

No entanto, só lentamente a biologia evolutiva tem sido capaz de integrar estas duas dimensões. Enquanto a reconstituição dos processos históricos e o estabelecimento das relações filogenéticas de cada linhagem têm sido prosseguidos pela paleontologia e a biologia comparativa dos organismos actuais, o estudo da selecção e a sua formulação em termos genéticos foram desenvolvidos no âmbito da genética das populações e da biologia evolutiva. Até há algumas décadas, quando um biólogo queria dar exemplos de acção da selecção na natureza, poucos casos lhe ocorriam para além da anemia falciforme ou do melanismo industrial (esta situação mudou e mais exemplos de selecção na Natureza são agora conhecidos: ver Endler, 1986). Ao mesmo tempo, a busca dos factos relativos à história evolutiva de cada grupo era essencialmente um estudo de genealogias e transformações, em que o papel da selecção pouco passava de uma conjectura plausível. Reconstituir a história da vida e interpretá-la eram tarefas que requeriam métodos e escalas de tempo tão diferentes, que a falta de articulação entre o estudo da filogenia e a biologia populacional era inevitável. No entanto, é cada vez mais clara a importância de não perder de vista a complementaridade destas duas abordagens.

### PASSADO E ADAPTAÇÃO

Quando se discute o «passado» como factor na evolução, é necessário especificar qual a questão que se coloca. Há um sentido trivial em que se pode dizer que o passado deixa as suas marcas nos organismos. Qualquer transformação evolutiva é modificação de algo anterior e as transformações não são completas nem abrangem de igual modo todas as facetas do fenótipo. É, aliás, esta continuidade que nos permite estabelecer relações filogenéticas entre organismos. No entanto, neste sentido, o passado encontra-se como marca, vestígio, mas não necessariamente como factor que afecta o curso dos acontecimentos.

É igualmente verdade que qualquer processo histórico é o fruto de uma sucessão de contingências. A selecção natural não prevê o futuro, não pode organizar projectos de mudança a longo prazo. Em cada momento, novas características surgem como respostas adaptativas a pressões imediatas. Os organismos que surgem neste processo serão por sua vez

sujeitos a novas pressões selectivas, quer como resultado das novas características, quer devido a novas mudanças do ambiente. Também não é neste sentido de «contingências» sucessivas que nos referimos ao papel da estrutura actual na evolução futura. Por mais interessante que seja historicamente, uma série de contingências não é um factor causal com um sentido definido capaz de determinar o curso da evolução numa direcção precisa.

No contexto do presente artigo, referimo-nos à importância do passado em duas áreas complementares:

1. Até que ponto a emergência de uma dada característica numa linhagem condiciona as probabilidades de evolução subsequente de outra ou outras características, produzindo eventualmente um conjunto de características coadaptadas?

Um exemplo é a evolução de padrões miméticos, quer no mimetismo Batesiano (em que uma espécie comestível se assemelha a uma espécie desagradável, que os predadores em geral evitam), quer no mimetismo Mülleriano (em que duas ou mais espécies desagradáveis convergem para um padrão comum). Nos casos mais bem estudados do ponto de vista genético, como o das borboletas *Papilio* (mimetismo Batesiano) e *Heliconius* (mimetismo Mülleriano), verifica-se que o padrão mimético é determinado por um gene de grande efeito conjuntamente com uma série de genes modificadores de pequenos efeitos (Turner, 1977, 1981). Os genes modificadores só poderão ter sido seleccionados após o surgimento do gene de maior efeito que iniciou a semelhança entre o imitador e o seu modelo. O resultado final é que os vários genes que controlam o padrão mimético em cada população local estão estreitamente coadaptados: quando se cruzam raças locais diferentes de imitadores, dá-se uma quebra no padrão mimético, devida à diferença dos fundos genéticos de diferentes populações.

2. Até que ponto a estrutura dos organismos de um grupo tende a favorecer alguns padrões de modificação subsequente e a tomar outras trajetórias evolutivas menos prováveis?

Muitas vezes esta questão foi expressa em termos da existência de «tendências» (*trends* em língua inglesa). A existência de padrões

direccionais consistentes em certas linhas filéticas foi inicialmente utilizada para tentar demonstrar a realidade de forças intrínsecas, mesmo maladaptativas, que a selecção natural não podia afectar (ortogénese). Posteriormente, as «tendências» foram reinterpretadas de acordo com processos adaptativos (como o caso famoso do veado *Megalocerus giganteus*: Gould, 1974). A própria existência objectiva de certas «tendências» tem sido questionada, em particular por Raup (1977), o qual chamou a atenção para o facto de processos Markovianos como trajectórias aleatórias (*random walks*) facilmente gerarem «tendências». Ao verificarmos a existência de um padrão direccionado no registo fóssil, deveríamos primeiro eliminar a hipótese nula de que esse padrão se deve apenas a fenómenos estocásticos antes de procurarmos explicações em termos determinísticos (constrangimentos, pressões selectivas direccionais ao longo de milhões de anos, etc.). Gould (1988) argumenta, além disso, que muitos padrões direccionais reflectem apenas um aumento da variância: por exemplo, no caso do aumento de tamanho verificado em muitas linhas filéticas (a chamada regra de Cope), o que realmente acontece é que o tamanho máximo aumenta, mas o tamanho modal não varia: a grande maioria das espécies continua tão pequena como início da pseudo-«tendência».

Outro modo de caracterizar as situações em que o passado parece ter exercido uma influência causal nas modalidades possíveis de transformação ulterior baseia-se na noção de «constrangimentos». No presente trabalho evitaremos este termo por várias razões:

— O sentido comum de constrangimento é de limitação ou de restrição, e não é apenas neste sentido que uma estrutura pode condicionar as modalidades de transformação futura, visto que pode também facilitar determinadas trajectórias, tornando-as mais prováveis (Maynard Smith *et al.*, 1985). Um exemplo desta facilitação é o caso da evolução de sistemas eusociais, *i.e.* com castas estéreis (as quais são muitas vezes morfológicamente diferenciadas), problema que preocupou Darwin. Uma hipótese fecunda foi avançada por Hamilton (1964) ao chamar a atenção para o facto de que, em espécies haplodiplóides (em que os machos são produzidos a partir de ovos não fertilizados e são assim haplóides, enquanto que as fêmeas são produzidas a partir de ovos fertilizados e são portanto diplóides), fêmeas irmãs, filhas da mesma mãe e do mesmo pai, têm uma probabilidade de 3/4 de partilhar um dado

gene, uma vez que todas herdaram todos os genes do pai. Nestas circunstâncias, uma fêmea que deixe de se reproduzir para ajudar a reprodução de uma irmã, poderá transmitir mais cópias dos seus genes (incluindo os que afectam a esterilidade) do que se criasse directamente filhos. Não existe semelhante assimetria nos machos (pelo contrário, a sua probabilidade de partilhar um gene com uma irmã é de 1/2 mas a de o partilhar com uma filha é de 1), e por isso não seria de esperar que estes «ajudassem» as irmãs, e na realidade nunca o fazem. O facto de existirem organismos haplodiplóides sem castas estéreis (a maioria das espécies solitárias de Himenópteros, espécies de Homópteros e Tisanópteros), indica que a haplodiploidia não é uma condição suficiente para a evolução da eusocialidade. Por outro lado, a existência de castas estéreis em Tármitas e no Mamífero *Heterocephalus glaber*, ambos diplóides, indica que a haplodiploidia não é necessária, embora nos organismos diplóides mencionados os indivíduos não reprodutivos sejam de ambos os sexos em vez de serem todas fêmeas. Recentemente, foram descobertas fêmeas estéreis que defendem as irmãs reprodutivas contra parasitóides em Tisanópteros produtores de galhas (Crespi, 1992). Isto significa que a eusocialidade evoluiu pelo menos 12 vezes em organismos haplodiplóides (pelo menos 11 vezes em grupos independentes de Himenópteros, segundo Wilson, 1975, e uma vez em Tisanópteros) mas só duas vezes em organismos diplóides (Tármitas e *Heterocephalus*). Podemos ver assim a haplodiploidia como tendendo a favorecer a evolução de castas estéreis, uma vez reunidas condições ecológicas favoráveis.

— Existe uma certa confusão entre invariância e impossibilidade de evoluir. Verificarmos que num táxon, uma característica permanece invariante não é só por si prova de que é impossível a produção de variantes; a sua estabilidade pode ser devida à acção da selecção natural. Um constrangimento frequentemente invocado é o do número de vértebras cervicais nos Mamíferos, o qual é igual a sete em espécies tão diferentes como toupeiras e girafas. Pode-se argumentar que os Mamíferos não conseguem, devido a constrangimentos embriológicos ou outros, modificar tão facilmente o número de vértebras cervicais como os Répteis. Mas, como sugere Grafen (1992), é igualmente plausível argumentar que os Mamíferos têm muito mais facilidade do que os Répteis em alterar os comprimentos das vértebras e admirar a sua

flexibilidade de desenvolvimento. Além de que as preguiças *Bradypus* têm 9 ou 10 vértebras cervicais e as preguiças *Choloepus* têm 6 vértebras cervicais (assim como os Sirénios do género *Trichechus*), o que indica que certos Mamíferos podem, de facto, alterar o número de vértebras cervicais. É provável que certos casos de invariância sejam devidos à acção da selecção natural. Williams (1992) dá como exemplo a inexistência de Vertebrados com duas cabeças: o facto de existirem esporadicamente indivíduos funcionalmente viáveis com duas cabeças indica que o sistema de desenvolvimento dos Vertebrados é capaz de produzir indivíduos bicéfalos. A sua raridade deve-se a fortes pressões selectivas contra eles. Invocar a existência de «constrangimentos selectivos» alarga de tal modo o âmbito da aplicação do conceito que o esvazia de conteúdo.

#### O MÉTODO COMPARATIVO E O SEU PAPEL NA ARTICULAÇÃO DO ESTUDO DA FILOGENIA E DA ADAPTAÇÃO

Qualquer tentativa de esclarecer até que ponto o passado de uma linhagem pode ter condicionado a sua evolução subsequente equivale a colocar num contexto histórico a origem das suas adaptações. Este esforço de articulação das duas vertentes fundamentais da biologia evolutiva tem que basear-se na utilização do método comparativo. Ferramenta básica no estudo da evolução, o método comparativo tem uma longa história que remonta à obra de Darwin. Até há pouco tempo, não existia um corpo de regras formais explícitas para a sua utilização e as lacunas de informação básica necessária eram tão grandes que a sua aplicação carecia de rigor e tinha um carácter muitas vezes demasiado conjectural. No entanto, nos últimos anos tem-se assistido a uma profunda renovação no seu emprego, que abre perspectivas de investigação rigorosa no estudo da história das adaptações. Nos parágrafos que se seguem discutiremos as dificuldades de aplicação do método comparativo na articulação do estudo da filogenia e da adaptação, e alguns desenvolvimentos metodológicos recentes que renovaram profundamente a sua utilização.

Surgem algumas questões difíceis quando se procura integrar o estudo da filogenia e o da origem de novas adaptações. Em primeiro lugar, o estudo da origem histórica de novas adaptações depende criticamente da exactidão dos nossos conhecimentos sobre a filogenia das

linhagens em que essas adaptações surgiram. Em segundo lugar, os dados do registo fóssil são, em geral, demasiado fragmentários e os conhecimentos sobre a ecologia das formas extintas ainda mais limitados, de modo que existe em geral um desfasamento entre a identificação de mudanças morfológicas e as possibilidades de identificar com segurança os processos selectivos que actuaram nessas transformações e o valor adaptativo dos novos traços, se o tinham. Finalmente, elucidar a origem de uma nova característica não esclarece automaticamente o seu significado adaptativo eventual (Williams, 1966).

Tradicionalmente, as tentativas de estudar a história evolutiva de novas adaptações, têm seguido uma de três estratégias distintas: o estudo de processos de evolução convergente, o estudo de processos de evolução divergente em ligação com a ocupação de nichos ecológicos distintos pelos descendentes de um tronco ancestral comum, e o estudo das formas intermédias e das transições cuja sucessão permite compreender a origem de adaptações complexas a partir da acumulação de modificações menores.

A primeira abordagem é particularmente fácil e elucidativa. Partimos de formas ancestrais reconhecidamente distintas e, se constatamos que os seus descendentes apresentam características semelhantes quando colonizam meios semelhantes, temos boas razões para supor que essas semelhanças reflectem respostas adaptativas genuínas a problemas comuns. As semelhanças notáveis entre Mamíferos marsupiais e placentários que se especializaram em modos de vida equivalentes, ou a aquisição independente de estruturas suculentas em distintas formas de plantas adaptadas a condições de extrema aridez como cactos e eufórbias, ilustram bem as potencialidades do estudo das convergências. As semelhanças da organização do olho dos Vertebrados e dos Cefalópodes referidas na introdução inscrevem-se neste quadro, com uma particularidade: não se trata de semelhanças imediatamente relacionáveis com um ambiente específico, mas com o número limitado de modos pelos quais se pode maximizar a eficiência de um processo, neste caso a visão de formas.

A segunda abordagem é tipicamente ilustrada pelo estudo das numerosas «radiações adaptativas» reconhecíveis na história de muitas linhagens de organismos. O estudo deste tipo de processos suscita dificuldades maiores do que o anterior. Em primeiro lugar, é importante

mostrar que o grupo cuja diversificação se examina é monofilético. Acontece que é obviamente mais fácil demonstrar que organismos com ancestrais distintos apresentam semelhanças secundárias, do que provar que os organismos que apresentam formas divergentes pertencem a uma única linhagem. Mesmo quando se demonstrou que um grupo é efectivamente monofilético, ficam ainda algumas questões por esclarecer. Até que ponto as características divergentes são efectivamente adaptações específicas a ambientes ou modos de vida diferentes? De facto, as diferenças entre descendentes de uma linhagem que se adaptaram a nichos diferentes podem ser devidas a características adaptativamente neutras que por coincidência se fixaram diferencialmente em ramos diferentes da mesma linhagem. Simulações que produzem filogenias apenas por processos estocásticos (taxas de extinção e especiação escolhidas aleatoriamente) geram, frequentemente, aumentos rápidos do número de espécies, o que seria considerado, se fosse encontrado em organismos reais, uma radiação adaptativa (Raup *et al.*, 1973). Assim, a simples presença de uma «radiação» não significa que esta seja devida a características adaptativas. As características em questão podem também ser traços sem valor adaptativo específico, que foram «arrastados» pela selecção dos traços realmente importantes, seja por dependerem de efeitos pleiotrópicos dos mesmos genes, seja porque dependem de genes muito estreitamente ligados. Finalmente, mesmo quando uma radiação adaptativa é demonstrada de forma clara, resta investigar as causas que estiveram na base do sucesso da diversificação. Um grupo tanto pode em princípio diversificar-se porque possui características que tornam a radiação adaptativa especialmente fácil, ou porque a extinção de formas anteriormente dominantes criou novas oportunidades de utilização de habitats e a adopção de novos modos de vida. Um bom exemplo desta dificuldade é a interpretação da enorme diversificação dos Mamíferos. Em que medida se deve às características dos Mamíferos ou ao vazio deixado pela extinção dos Dinossáurios? Mesmo quando supomos que as características de um táxon foram importantes para a sua diversificação, põe-se ainda a questão de saber quais as que desempenharam um papel relevante no processo. Futuyma (1986), a propósito da diversificação e o grande sucesso das Angiospérmicas, chama a atenção para as incertezas que ainda subsistem quanto às características que estão na base do processo. Até que ponto as vantagens residem nos novos mecanismos de polinização que as flores

permitem, na maior protecção das sementes, na plasticidade dos seus padrões de crescimento, na eficiência dos sistemas de condução, etc.?

Todos os problemas referidos acima se aplicam com acuidade acrescida quando se considera a terceira abordagem, a sucessão de transformações que ocorrem numa única linhagem. Mesmo quando se encontram intermediários que representam provavelmente elos de ligação entre dois padrões de organização, como é eventualmente o caso na origem das Aves, fica em aberto a questão de explicar o valor adaptativo que cada novo traço tinha no momento em que surgiu, o qual poderia ser muito diferente do papel que assumiu ulteriormente. As discussões sobre o papel das asas no modo de vida do *Archaeopteryx* ilustram bem este ponto (*e.g.* Ostrom, 1974, Feduccia, 1993). No caso da origem das asas e do seu valor adaptativo inicial nos Insectos, foi possível testar a hipótese de que serviriam para a termorregulação (Kingsolver & Koehl, 1985). Mas como em muitas sequências evolutivas não conhecemos as formas intermédias e frequentemente a mesma linhagem apresenta vários momentos de radiação adaptativa e transformações paralelas, torna-se ainda mais difícil reconstituir a história das mudanças adaptativas que conduziram às formas derivadas.

Nos últimos anos, tem-se assistido a uma profunda transformação no modo de emprego do método comparativo. Esta transformação é, em primeiro lugar, de carácter metodológico e permitiu a elaboração de um corpo de regras que conduzem à formulação de hipóteses precisas e critérios rigorosos para as testar. Por outro lado, as fontes de informação utilizáveis no estudo da filogenia têm-se enriquecido, tanto graças aos progressos da paleontologia, como à exploração das proteínas e ácidos nucleicos como material utilizável no estudo comparativo, uma via que está ainda longe de produzir todos os seus frutos potenciais. Procuraremos enumerar brevemente as principais regras metodológicas que têm vindo a clarificar o emprego do método comparativo no estudo da adaptação (ver Harvey & Pagel, 1991, Brooks & McLennan, 1991):

#### 1. Independência entre os caracteres a comparar e os caracteres usados no estudo das relações filogenéticas.

Se nos propomos investigar até que ponto determinado carácter ou conjunto de caracteres surge associado a um dado ambiente, ou até que

ponto dois caracteres tendem a evoluir numa ordem determinada, é indispensável que esses caracteres não sejam utilizados como dados para a reconstrução das filogenias das linhagens em estudo. O não cumprimento desta condição pode distorcer toda a comparação, já que se pretende estudar a distribuição de caracteres em grupos de organismos que foram anteriormente delimitados com base nesses mesmos caracteres.

## 2. Escolha de unidades taxonómicas que proporcionem pontos independentes de amostragem.

Suponhamos que ao comparar um conjunto de espécies que vivem num dado habitat com um outro conjunto que vive num outro ambiente, constatamos que as espécies de ambos os grupos diferem significativamente na distribuição de uma dada característica. Se a comparação envolve a contagem simples de números de espécies, corremos o risco de contabilizar como dados independentes, do ponto de vista estatístico, dados que não o são. De facto, se um grupo de espécies aparentadas manteve características semelhantes e um nicho idêntico porque os herdou de um ancestral comum, não podemos contá-las repetidamente como se cada uma representasse uma associação original entre o ambiente e a característica em estudo. Um resultado que parece validar uma dada hipótese pode ser um simples artefacto resultante de se contar repetidamente associações que historicamente são representativas de um processo que ocorreu uma única vez. É portanto necessário escolher unidades taxonómicas que representem instâncias independentes, do ponto de vista filogenético, de associação entre o nicho e a característica que se pretende estudar. Este mesmo princípio é igualmente válido quando se estudam grupos de *taxa* nos quais pretendemos estudar uma dada associação de caracteres. Por exemplo, a associação entre dimorfismo sexual no tamanho e na plumagem de Aves e a formação de *leks* (agregações de machos que se exibem em conjunto, atraindo as fêmeas) é significativa quando se utilizam as espécies como unidades independentes. No entanto, a elaboração de filogenias dos diferentes grupos envolvidos e a contagem do número de instâncias *independentes* de associação entre os caracteres mostram que a correlação deixa de ser significativa (Höglund, 1989; para uma análise diferente, ver Oakes, 1992). As unidades taxonómicas a comparar têm que ser definidas de

modo a evitar a contagem repetida de grupos de espécies que apresentam uma combinação de traços herdados de um ancestral comum. Em geral, trata-se de usar nas comparações instâncias que representem origens filogeneticamente independentes dos caracteres a comparar (Felsenstein, 1985).

## 3. A utilização de hipóteses nulas.

Em regra, validar uma dada conclusão do ponto de vista estatístico, implica demonstrar que a probabilidade de o resultado obtido ser fruto de coincidências casuais é inferior a um dado valor, que define o grau de confiança na nossa conclusão. Isto equivale a eliminar uma hipótese nula. Em estudos comparativos, a hipótese nula consiste em admitir a possibilidade de uma dada associação de traços se produzir pela acção de processos aleatórios e independentes entre si. Suponhamos que em 50% das linhagens descendentes de um ancestral comum, o carácter A surgiu como traço derivado. Suponhamos que um outro traço B surgiu também em 50% dessas linhagens. A probabilidade de uma destas linhagens descendentes apresentar a combinação dos dois traços A e B por simples acaso é de 25%. Isto significa que não basta detectar uma dada combinação de traços para concluir que essa associação é estatisticamente significativa. Torna-se necessário primeiro eliminar com um determinado grau de probabilidade a hipótese de a associação ser aleatória, mero resultado de combinações fortuitas de acontecimentos historicamente frequentes. Gittleman (1981) comparou a probabilidade de certas associações de cuidados parentais em famílias de peixes ósseos (por exemplo entre ausência de cuidados e cuidados paternos, entre cuidados paternos e cuidados maternos, etc.) com um modelo nulo baseado nas probabilidades das associações se produzirem aleatoriamente nas várias famílias, concluindo, a partir do elevado grau de significância de certas associações, que certas transições (como entre a ausência de cuidados e os cuidados paternos) são especialmente prováveis (ver também Almada, 1990). Esta exigência de testar os nossos resultados contra uma hipótese nula impõe limitações importantes ao emprego do método comparativo. É necessário que os caracteres a comparar tenham surgido repetida e independentemente na evolução, de modo a poder-se aplicar uma prova estatística. No entanto, nos casos em que esta

validação é possível, o que se ganha em rigor e objectividade compensa largamente o investigador e contribui para o estabelecimento de padrões de qualidade da investigação em biologia comparativa que é essencial garantir.

#### 4. A necessidade de recorrer a grupos monofiléticos e a padrões rigorosos de análise filogenética.

Nas alíneas precedentes tem estado sempre subjacente a necessidade de trabalhar com base em padrões rigorosos de análise das relações filogenéticas, como condição da qual depende criticamente o êxito da investigação comparativa. A escolha de unidades taxonómicas adequadas, o esclarecimento de qual a condição ancestral e qual a condição derivada para cada carácter e a determinação de ocorrências historicamente independentes de evolução de cada traço, ilustram até que ponto a validade das conclusões depende do nosso conhecimento da filogenia. Por exemplo, supunha-se que nas aranhas, as teias radiais, mais complexas, derivavam das mais simples, mas uma análise cladística sugeriu que na realidade as teias radiais são ancestrais (Coddington, 1986a,b, *in* Harvey & Pagel, 1991). É claro que qualquer reconstrução filogenética é uma hipótese, portanto sempre sujeita a reformulações perante o surgimento de novos dados ou métodos de análise. Em anos recentes, o desenvolvimento dos princípios de análise cladística, apesar dos problemas ainda controversos que estes suscitam, tem contribuído para a formulação de procedimentos logicamente explícitos que permitem tomar claras e rigorosas as nossas hipóteses acerca das relações filogenéticas, independentemente das dificuldades práticas que esta abordagem pode levantar no plano taxonómico (Futuyma, 1986). Entre esses princípios vale a pena assinalar os seguintes:

— A necessidade de definir os padrões de ramificação de uma linhagem com base em caracteres derivados e partilhados. De facto, muitas vezes definia-se a pertença a um grupo com base na partilha de um certo número de caracteres primitivos também presentes noutras linhagens que descendem, por uma ramificação anterior, de um mesmo ancestral comum. Este procedimento não permite, no entanto, identificar com rigor cada uma das ramificações de uma linhagem, de modo a definir grupos estritamente monofiléticos. Pelo contrário, se ao considerar

uma ramificação, nos basearmos nos caracteres partilhados pelos seus membros, mas que não são comuns aos restantes membros do grupo mais vasto em que cada ramificação se enquadra, as probabilidades de conseguir identificar grupos monofiléticos são muito maiores.

— Subjacente ao princípio anterior, está a necessidade de comparar a distribuição dos traços que se utilizam na análise filogenética, simultaneamente no interior do grupo cujos padrões de ramificação se pretende estudar (*ingroup*), e noutro grupo ou grupos exteriores ao conjunto a analisar, mas que mais remotamente se relacionam com ele (*outgroups*). Esta técnica de comparações dentro e fora do grupo permite, através dos padrões repetidos de emergência de cada traço, determinar quais as transições mais prováveis, estabelecendo assim critérios claros para a definição de quais os estados primitivos (ou ancestrais) e quais os estados derivados desses traços.

— Finalmente, dado que a utilização de diferentes caracteres conduz à elaboração de hipóteses diferentes acerca das relações filogenéticas, a análise cladística desenvolveu estratégias explícitas para a escolha de qual a reconstrução filogenética mais plausível, com base em critérios de parsimónia (a hipótese que pressupõe o número mínimo de transformações de caracteres) e/ou de consistência (a hipótese compatível com os padrões de transformação da maioria dos traços). Em anos recentes têm-se desenvolvido algoritmos explícitos e baseados em critérios estatísticos para a escolha das hipóteses filogenéticas mais prováveis perante um conjunto de alternativas (ver Harvey & Pagel, 1991).

A renovação na utilização do método comparativo no estudo da adaptação vem concretizar com rigor inimaginável ainda há poucos anos a fecundidade de uma perspectiva que integra a historicidade e a teoria da selecção natural, perspectiva que o Professor Sacarrão sempre defendeu.

#### REFERÊNCIAS

- ALMADA, V. (1990) — *Etologia da reprodução e cuidados parentais nos peixes ósseos*. Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa para a obtenção do grau de Doutor.
- BROOKS, D. R. & D. A. McLENNAN (1991) — *Phylogeny, ecology and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago.



- CRESPI, B. J. (1992) — Eusociality in Australian gall thrips. *Nature*, 359: 724-726.
- DAWKINS, R. (1986) — *The blind watchmaker*. Longman, England.
- ENDLER, J. A. (1980) — *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton.
- FEDUCCIA, A. (1993) — Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science*, 259: 790-793.
- FELSENSTEIN, J. (1985) — Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 125:1-15.
- FUTUYMA, D. J. (1986) — *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GITTELMAN, J. L. (1981) — The phylogeny of parental care in fishes. *Anim. Behav.*, 29: 936-941.
- GOLDSMITH, T. H. (1990) — Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Q. Rev. Biol.*, 65: 281-322.
- GOULD, S. J. (1974) — The evolutionary significance of «bizarre» structures: antler size and skull size in the «Irish Elk», *Megalocerus giganteus*. *Evolution*, 28:191-220.
- GOULD, S. J. (1988) — Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution (Presidential Address). *J. Paleont.*, 62: 319-329.
- GRAFEN, A. (1992) — New lights on modern Darwinism. *Q. Rev. Biol.*, 67: 343-345.
- HAMILTON, W. D. (1964) — The genetical evolution of social behaviour. I & II. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-52.
- HARVEY, P. H. & M. D. PAGEL (1991) — *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HÖGLUND, J. (1989) — Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. *Am. Nat.*, 134: 72-87.
- JACOB, F. (1981) — *Le jeu des possibles*. Fayard, Paris.
- KINGSOLVER, J. G. & M. A. R. KOEHL (1985) — Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. *Evolution*, 39: 488-504.
- MAYNARD SMITH, J., R. BURIAN, S. KAUFFMAN, P. ALBERCH, J. CAMPBELL, B. GOODWIN, R. LANDE, D. RAUP & L. WOLPERT (1985) — Developmental constraints and evolution. *Q. Rev. Biol.*, 60: 265-287.
- OAKES, E. J. (1992) — Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative approaches. *Am. Nat.*, 140: 665-684.
- OSTROM, J. H. (1974) — *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Q. Rev. Biol.*, 49: 27-47.
- RAUP, D. M. (1977) — Stochastic models in evolutionary paleontology. In: *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*, ed. A. Hallam, pp. 59-78, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- RAUP, D. M., S. J. GOULD, T. J. M. SCHOPF & D. S. SIMBERLOFF (1973) — Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *J. Geology*, 81: 525-542.
- SACARRÃO, G. F. (1970) — Past as a directive factor in evolution. *Arq. Mus. Bocage*, 2.ª série, 2 (18): 355-362.

- SACARRÃO, G. F. (1985) — *A adaptação e a invenção do futuro*. Publicações Europa-América.
- TURNER, J. R. G. (1977) — Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology*, 10: 163-206.
- TURNER, J. R. G. (1981) — Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of neoDarwinism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12: 99-121.
- WILLIAMS, G. C. (1966) — *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- WILLIAMS, G. C. (1992) — *Natural selection. Domains, levels and challenges*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, E. O. (1975) — *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.