

A propósito do uso de modelos neo-darwinistas em Etologia

VITOR ALMADA (*)

INTRODUÇÃO

Pode dizer-se que a etologia se constituiu como disciplina científica e ramo da biologia, quando as velhas e obscuras noções de instinto, impregnadas de vitalismo, foram repensadas à luz da teoria da selecção natural. Etólogos europeus, como Lorenz e Tinbergen, e psicólogos comparativos, como Lehrmann e Schneirla nos EUA, tanto uns como outros pioneiros e precursores da etologia moderna, partiam da teoria da evolução como referencial de base e fonte de inspiração do seu trabalho. Por outro lado, uma das áreas centrais da sua investigação, era justamente a busca do significado adaptativo dos comportamentos e a tentativa de reconstituir a sua origem filogenética.

Hoje vivemos, no entanto, uma nova fase do desenvolvimento dos estudos evolutivos sobre o comportamento. Nos últimos anos, assistiu-se ao surgimento de modelos formais e muitas vezes quantitativos numa grande variedade de trabalhos dedicados a problemas de ecologia e evolução dos comportamentos. Para uma introdução aos princípios, metodologia e principais linhas de trabalho neste campo, ver (Krebs & Davies, 1981).

É indiscutível, que a abordagem dos problemas no quadro da genética de populações e da ecologia evolutiva, trouxe avanços metodológicos e conceptuais da maior importância e fez entrar os estudos sobre evolução do comportamento num quadro incomparavelmente mais amplo.

Ao mesmo tempo, uma popularização simplista aliada a uma sofisticação considerável dos instrumentos formais, traz consigo riscos importantes: riscos de uso dos instrumentos em contextos inapropriados; riscos de generalização abusiva a partir do estudo de casos particulares; riscos de se ficar prisioneiro deste ou daquele modelo, perdendo de vista que os processos naturais podem ter seguido caminhos que nada têm que ver com as nossas hipóteses.

Neste artigo, gostaria de chamar a atenção para algumas das características do uso de modelos em ecologia comportamental e ao mesmo tempo, alertar para algumas precauções e limitações que o seu emprego comporta. Sobre as relações entre a Etologia e a Ecologia Comportamental, ver (Hinde, 1982).

Os estudos formais só poderão ser inteiramente fecundos se se mantiver um contacto permanente com «os animais reais» e as suas condições concretas de existência.

(*) Professor no ISPA.

A complexidade teórica não substitui o conhecimento vivo da natureza, nem cria mais verdade por si só.

Por outro lado, a maior parte dos trabalhos em que se pretende examinar, em termos de modelos formais, os problemas de evolução do comportamento, parte quase sempre de uma forma ou de outra, de pressupostos neo-darwinistas. Concebe-se o genótipo, como uma colecção de genes que actuassem isoladamente uns dos outros e independentemente do meio. Concebem-se populações imaginárias, capazes de gerar uma variedade quase ilimitada de alternativas genéticas, sobre as quais a selecção natural exerceria a sua acção, filtrando e combinando as variações mais vantajosas.

Ora se esta forma de pensar os problemas evolutivos, foi importante nos primeiros passos da genética de populações, estamos hoje já muito longe dessa formulação por demais simplista. Não se trata de discutir se a selecção natural corresponde ou não a uma realidade. Poucos biólogos actuais põem em causa a existência da selecção natural.

Nos grandes debates actualmente em curso, como os que opõem neutralistas e seleccionistas ou gradualistas e pontualistas, não é a selecção natural que está em causa. O que se discute é a importância relativa da selecção natural, no conjunto mais amplo de processos que operam na evolução.

Penso que Jacquard (1982) tem razão quando afirma que hoje, a biologia se encontra numa fase que não é nem darwinista nem anti-darwinista, mas sim pós-darwiniana. A selecção natural é um conceito adquirido, que há que reintegrar num quadro teórico mais amplo.

A biologia evolutiva dos comportamentos, tem que ter em conta todas as contribuições das diferentes disciplinas biológicas, em vez de permanecer enfeudada ao quadro formal do neo-darwinismo.

Se ao cabo deste artigo, estes pontos de vista estiverem claros, terei atingido os meus objectivos.

Exprimir propósitos tão gerais e acerca de ideias aparentemente tão evidentes, parecerá a muitos inútil. Escrevi este trabalho com a consciência de correr o risco da trivialidade. Porquê então apresentá-lo?

Move-me a constatação de que muitos estudantes e investigadores, se deixam fascinar pela tecnicidade dos instrumentos matemáticos e se enredam muitas vezes em raciocínios, que embora lógicos, estão muito distanciados da realidade animal. Substituiu-se a busca dos factos por jogos de números, quando não de palavras.

Com isso, perde-se muito do vigor inicial da etologia, que consistiu precisamente, no esforço para captar de forma o mais completa possível, as diferentes facetas do comportamento dos animais no seu meio natural.

Wilson (1975) teve o mérito de formular, de forma provocantemente explícita, a nova tendência. A etologia estaria condenada a ser absorvida pela biologia populacional e ecologia evolutiva, por um lado, e pela neurofisiologia integrativa por outro.

Treze anos volvidos, constata-se que a etologia não só não morreu como disciplina, como me parece que a manutenção de uma «atitude etológica» é cada vez mais necessária, para se manter o contacto da biologia evolutiva com as manifestações concretas da vida animal, na diversidade das suas formas e modos de relação com o meio.

Escreveu-se muito acerca da sociobiologia, especialmente quanto aos pressupostos e utilizações ideológicas que a rodearam. Entre os autores portugueses ver em particular Sacarrão (1985).

O confronto ideológico em torno da sociobiologia é mais que uma simples batalha retórica. Traz à luz o problema do que há de novo e original no homem, em relação às outras espécies, uma questão que muitos biólogos perdem de vista por falta de contacto com as ciências humanas.

Introduz por sua vez, nestas últimas, a necessidade de considerar mais seriamente a

dimensão ecológica na história das culturas e sociedades da nossa espécie.

Este debate tem relegado para segundo plano a existência de um outro confronto de natureza distinta entre os próprios biólogos. Trata-se da discussão relativa à validade e limitações dos modelos neo-darwinistas, que até há pouco eram dogmas para a maior parte dos biólogos, e que são um pilar ainda básico na maioria dos trabalhos em ecologia comportamental, sejam eles referentes a problemas de comportamento social ou não.

Estes modelos, têm vindo a ser sujeitos a críticas, a confrontos com perspectivas complementares nuns casos e alternativas noutros.

A biologia do comportamento começou a usar os conceitos e modelos do neo-darwinismo com atraso, quando eram já fortemente discutidos nos seus próprios fundamentos. É portanto absurdo apresentar esses modelos, como «os princípios que regem a evolução», como tantas vezes se tem feito.

Limitar-me-ei a referir alguns pontos que são frequentemente esquecidos em debates sobre evolução do comportamento, e que marcam aspectos importantes na «abordagem etológica».

1. A EVOLUÇÃO É UM PROCESSO HISTÓRICO

Muitas vezes discutem-se problemas do tipo: «nas condições x, y, z, etc., que devem fazer os animais?» É o caso, por exemplo, quando se pergunta se, para um macho, é preferível cuidar das crias ou «desertar», procurando novas oportunidades de acasalamento. Ou ainda quando se conclui, após alguns cálculos sobre «aptidão inclusiva», que para uma obreira de formiga ou de abelha «é preferível» ajudar a criar as irmãs a produzir descendentes. Ou ainda quando se afirma que «os machos de peixes que cuidam das posturas devem eliminar os ovos cuja paternidade for duvidosa».

Exemplos deste tipo não faltam na literatura, mesmo em publicações científicas sérias.

Pensamos no comportamento dos animais em termos antropomórficos, como um engenheiro que, ao planear uma obra, passasse em revista *todas* as soluções técnicas possíveis, as comparasse em termos dos respectivos custos e benefícios, para poder adoptar a «solução óptima».

Esta forma de pensar merece dois comentários:

— Mesmo em Psicologia Humana, os estudos sobre os processos de decisão mostram que nem para a nossa espécie é inteiramente válido o princípio de optimalidade. Mesmo numa decisão simples como comprar um automóvel, os seres humanos agem de uma forma bem mais simples. Se alguém, perante cada problema do seu quotidiano, ponderasse todas as possíveis soluções e computasse todos os prós e os contras de cada opção, é bem possível que nem todo o tempo da sua existência chegasse para decidir sobre o mais trivial dos problemas.

Em geral, tomamos decisões com base em processos muito mais parcimoniosos.

— Se os seres humanos não funcionam assim, que dizer dos animais? Ao formular raciocínios sobre o que «os animais devem fazer» estamos a assumir implicitamente um conjunto de permissas que nada nos garante que sejam válidas.

1.1 — Assumimos muitas vezes que as diferentes alternativas que consideramos no nosso cenário hipotético existem como opções efectivas para o animal.

1.2 — Assumimos que a selecção natural pode comparar todas as alternativas e reter a combinação mais vantajosa.

1.3 — Assumimos que os custos e benefícios existem para o animal tais como nós os pensamos.

Por outras palavras: somos demasiadas vezes levados a supôr que a selecção natural tem uma capacidade quase sem limites de criar novas adaptações e uma precisão no

modo de acção capaz de ajustar até os mais pequenos detalhes.

Talvez subjacente a esta mistificação da selecção, esteja a extrema admiração que causam aos naturalistas as manifestações tão diversas da vida e a sua construção, tão rica de coerência interna e de adequação às condições do meio.

Talvez esta atitude tenha igualmente raízes numa visão «idealizada» das populações que, por necessidade de simplificação conceptual, os primeiros modelos genéticos usavam. Infinitamente grandes, providas de um número indeterminado de genes que se comportassem como partículas isoladas entre si e das interacções com o meio.

Sejam quais forem as razões desta atitude antropomórfica, é necessário sublinhar que ela nos faz perder de vista uma questão central: que a evolução é um processo histórico. Não se pode interpretar os traços dos organismos actuais como se eles tivessem sido produzidos de uma só vez por um único «momento de inovação». Cada transformação evolutiva criou organismos novos, que muitas vezes viveram em novos ambientes e se relacionaram com o meio de modo diverso das formas que os precederam.

Na filogénese, as estruturas não se constroem como quem faz um plano, reúne os materiais e executa depois com eles o que pensou. Ao contrário, é um processo de remodelações sucessivas de estruturas que a cada mudança, podem evoluir em novas direcções e adquirir funções novas. Ninguém exprimiu mais brilhantemente esta ideia que François Jacob. Para uma discussão mais sistemática do problema, ver Sacarrão (1986a).

Uma das consequências do carácter histórico dos processos evolutivos é que uma cadeia de transformações pode, ao fim de muitos passos, produzir um resultado muito diferente da forma inicial. Não menos importante é lembrar que a sucessão de mudanças só pode realizar-se através de formas intermediárias que foram suficientemente viáveis para que as suas populações

pudessem manter-se e evoluir. Isto quer dizer que cada inovação em um carácter além do seu eventual valor adaptativo, teve que ser compatível com todos os outros caracteres do fenótipo, em todas as fases do ciclo de vida. Uma dada faceta de organização do fenótipo depende muitas vezes de genes que afectam muitas outras estruturas (pleiotropia). Por outro lado, a génese de um carácter durante o desenvolvimento implica muitas vezes processos que são importantes para a génese de outros caracteres de modo que uma alteração numa fase do desenvolvimento pode afectar todas as etapas que se lhe seguem [causalidade sequencial, senso Sacarrão (1986a)].

A continuidade da vida é uma sucessão de ciclos em que todas as fases têm que ser, pelo menos, «minimamente viáveis», para que o fluxo prossiga de geração em geração.

Se a Evolução é um processo histórico, parece-me claro que, para compreender a filogenia dos comportamentos, o ponto de partida não pode ser o raciocínio do engenheiro. Em vez disso, há que procurar identificar o curso provável das mudanças evolutivas que conduziram aos comportamentos actuais. Há que tentar descobrir a sequência de passos que tornou possível atingir-se o estado actual, através de formas intermédias viáveis.

A análise de custos e benefícios não é certamente um exercício absurdo, mas não substituiu a análise das transições que efectivamente ocorreram. Se uma análise de optimalidade nos mostra que um dado comportamento é aparentemente vantajoso, a única coisa que ficamos a saber é que, se esse comportamento surgir na Evolução, é provável que seja bem sucedido. Nada nos garante, no entanto, que esse traço vai ser produzido na evolução deste ou daquele grupo de organismos.

Em Evolução, interpretamos os fenómenos *a posteriori*. No entanto, confundimos demasiadas vezes a interpretação retrospectiva com previsão determinística do curso

dos acontecimentos. Um modelo pode ajudar-nos a descobrir um caminho mais fácil, mas não nos indica se esse caminho será alguma vez adoptado, nem quando. Isto porque cada mudança evolutiva depende de factores muito mais numerosos, que só o conhecimento de história completa de um grupo permitiria revelar. Como não fomos testemunhas directas do passado, nem podemos reproduzir experimentalmente a Evolução (salvo numa escala muito restrita de pequenas mudanças microevolutivas em organismos com ciclos de vida muito curtos) é inevitável que grande parte dos determinantes do processo histórico fiquem para sempre ignorados.

Gostaria de ilustrar a relação do uso de modelos com a análise histórica através de uma imagem; as leis da termodinâmica permitem afirmar com rigor que uma mistura de oxigénio e hidrogénio reagirá ao mais pequeno estímulo para formar água. Permitem-nos também mostrar que para realizar a operação inversa e decompôr a água nos seus elementos, é necessário aplicar energia ao sistema. No entanto, perante um frasco que contém uma mistura dos gases não sabemos prever quando e com que estímulo a reacção começará. O frasco pode mesmo quebrar-se e a mistura diluir-se no ar, antes da reacção ter chegado a acontecer.

É um pouco isto que os modelos baseados na análise de custos e benefícios permitem realizar, se forem bem construídos e assentes em premissas realistas: indicar caminhos evolutivos mais fáceis e sobretudo, balizar outros, claramente improváveis.

Proponho que é preferível encará-los como modelos de viabilidade, mais do que como modelos de optimalidade.

Pode duvidar-se, por exemplo, de que os animais usem, em cada momento, comportamentos alimentares «óptimos». No entanto, é seguro afirmar que a longo prazo, a organização dos seus comportamentos alimentares terá que ser tal que a quantidade de energia que retiram, em média, exceda

aquela que gastaram para os obter e processar, sem o que o seu padrão de alimentação será inviável.

2. MÉTODO COMPARATIVO E ANÁLISE ERGONÓMICA DAS TRANSIÇÕES

No ponto anterior insisto na necessidade de basear as interpretações sobre a evolução dos comportamentos na identificação dos passos prováveis que a filogenia seguiu. Na falta de evidência fóssil sobre o comportamento das formas extintas, desde há muito que a Etologia desenvolveu neste campo, o emprego do método comparativo sobre o comportamento das formas vivas, combinado com o máximo de informações disponíveis acerca das suas relações filogenéticas. Ora o método comparativo não se aplica apenas ao estudo dos processos de ritualização e da génese de novos movimentos estereotipados.

A análise detalhada do modo como os diferentes comportamentos se inserem na história vital de cada espécie permite detectar quais as consequências que a alteração de um processo que dele dependem e se lhe seguem.

Deste tipo de análise, que chamarei provisoriamente, e por empréstimo das Ciências Humanas, «análise ergonómica», resultam indicações valiosas sobre formas de transição possíveis, e a ordem mais provável que o curso de transformações complexas pode ter seguido. Gostaria de ilustrar a utilidade deste método com alguns exemplos.

A — Tem-se discutido muito sobre as razões pelas quais, nos mamíferos, são raras as espécies em que os machos participam directamente dos cuidados com as crias. Esta situação contrasta com o que se passa nas aves, onde a actividade parental dos machos é muito mais frequente, e nos peixes, onde o cuidado parental, embora raro no conjunto, é mais frequentemente realizado pelos

machos que pelas fêmeas. A maior parte das hipóteses tem procurado interpretar estas diferenças em termos de custos e benefícios que resultariam, para cada sexo, do cuidado com as crias. E para uma discussão deste tema e outros relacionados, ver Wilson (1975), Clutton-Brock & Harvey (1978), Hunt (1978), Krebs & Davies (1981).

Não discutirei aqui o mérito relativo das diferentes hipóteses. Gostaria de abordar o problema de um ponto de vista mais imediatamente ligado à biologia dos diferentes grupos.

Nos peixes, a fertilização é geralmente externa. Ambos os progenitores estão portanto em contacto directo com os ovos.

Nos mamíferos, pelo contrário, entre a fertilização e o nascimento das crias decorre uma gestação de semanas ou meses. Isto significa que, mesmo que em abstracto houvesse condições que favorecessem a existência de cuidados parentais por parte dos machos de mamíferos, estes só poderiam evoluir se existisse uma qualquer ligação prévia entre os sexos. Só assim o macho teria a possibilidade de se encontrar junto das crias no momento do nascimento.

Nas aves, embora a fecundação seja interna, o lapso de tempo entre esta e a postura dos ovos é muito mais breve. Além disso, a própria natureza do processo de incubação envolve a existência prévia de um ninho onde os ovos possam ser colocados. A base para uma eventual ligação entre macho e fêmea e a possibilidade de o macho se encontrar presente quando os ovos aparecem estava assim lançada na lógica do mecanismo de reprodução do grupo.

É interessante notar, a propósito, que a cópula nas aves é normalmente precedida de um processo complexo de formação de pares e escolha de um local de nidificação. Muitas vezes as próprias actividades de construção do ninho adquiriram significado funcional no processo de corte.

Levando um pouco mais longe este exemplo, é possível mostrar que nos peixes famí-

lias em que os machos defendem um território de acasalamento, mas não cuidam dos ovos, e outras onde, além da defesa do território de acasalamento, os machos se ocupam dos ovos. Parece assim poder detectar-se uma transição da defesa de um território de acasalamento para a defesa de um ninho com ovos. De resto, muitos dos comportamentos de defesa da postura são variantes pouco modificadas da defesa territorial, enquanto muitos dos comportamentos de cuidados com os ovos parecem ser modificações de comportamentos de preparação do substrato para a postura. É nomeadamente o caso da remoção de detritos e da manipulação bucal dos ovos. Por sua vez, é possível demonstrar que a incubação de ovos na boca derivou, em várias linhagens de peixes, do cuidado de massas de ovos assentes no substrato (Balon, 1984).

Finalmente, a análise da interdependência das várias fases do processo mostra que as formas ancestrais das que hoje exibem comportamentos parentais deviam ter ovos demersais, isto é, ovos adesivos, ou ovos mais densos que a água, que assentavam no substrato. Ovos planctónicos não poderiam fornecer a base para a evolução subsequente de comportamentos parentais em ninhos.

B — Associa-se frequentemente a Evolução repetida (Michener, 1956) em várias linhagens de sociedades complexas de himenópteros com o sistema haplodiplóide de determinação do sexo nestes insectos. Este sistema faz que o relacionamento genético seja maior entre irmãs, se forem filhas do mesmo pai, do que entre mãe e filha. Independentemente da validade desta argumentação há que notar o seguinte:

— O sistema haplodiplóide de determinação do sexo também existe nos himenópteros não sociais, e não pode explicar por si só a evolução da eusocialidade nestes insectos. Pode supôr-se que tanto ou mais importantes foram algumas características do comportamento destes insectos, como pré-

-condições que tornaram possível a evolução social em algumas das suas linhagens.

De facto, mesmo os himenópteros solitários têm comportamentos parentais normalmente desenvolvidos. O ferrão, que tanta importância tem na defesa das colónias de muitas espécies, evolutivamente é um ovopositor modificado. Alguns himenópteros solitários usam-no para paralisar larvas de outros insectos, onde colocam os seus próprios ovos. Outras formas solitárias escavam ninhos onde colocam os ovos e para onde transportam larvas paralizadas, que serviram de alimento aos seus descendentes. Algumas formas são capazes de regressar várias vezes ao mesmo buraco, e reabastecê-lo de alimento à medida que as crias os consomem.

Nas abelhas, surge, já nas espécies solitárias, a capacidade de produzir cera e construir favos ou os seus rudimentos, onde armazenam pólen e mel para alimentação das larvas.

Parece assim que a existência de um ferrão; capacidade de construção de ninhos; comportamentos parentais; de realizar alimentação gradual das larvas; e capacidades elevadas de orientação e retorno a um local particular, representa nestes insectos um conjunto de pré-adaptações que constituem pedras basilares a partir das quais foi possível a evolução *em alguns casos* de sociedades complexas.

Os exemplos anteriores não constituem argumentos contra o uso de modelos formais. Chama antes a atenção para a necessidade de uma abordagem filogenética, que, sendo complementar da primeira, é muitas vezes esquecida. Mostram como em Etologia o recurso ao método comparativo e uma análise detalhada do modo como cada comportamento se insere no funcionamento global do organismo podem ajudar a esclarecer a natureza das trajectórias evolutivas e identificar a sequência das transições.

3. ANÁLISE ERGONÓMICA, PRÉ-ADAPTAÇÃO E RADIAÇÃO EVOLUTIVA

Do que se expôs nos pontos anteriores, conclui-se que, uma vez introduzido um novo traço que evolui num dado ambiente, esse traço pode vir depois a revelar-se susceptível de abrir aos seus possuidores as portas de novos biótopos e novos modos de vida. O valor funcional dum traço num novo meio não significa que ele tenha evoluído como resposta adaptativa às condições desse meio. Entretanto, a radiação para novos ambientes e novos modos de vida pode envolver ulteriormente modificação de outros traços. Este ciclo de radiações e adaptações pode repetir-se muitas vezes até se chegar a formas de vida com estruturas e exigências ecológicas muito diferentes das formas ancestrais. Daqui decorrem algumas consequências importantes para o estudo dos comportamentos:

1 — Não se pode confundir os processos que determinaram a origem evolutiva de um comportamento com os processos que o mantêm nas populações actuais. A natureza destes dois tipos de processos pode ser muito diversa, dadas as transformações que ocorreram no período compreendido entre a génese do comportamento e a emergência das formas actuais.

2 — Muitas vezes as transformações que se acumularam num processo evolutivo fazem de um carácter, inicialmente lábil, fácil de eliminar ou modificar, algo profundamente enraizado na constituição dos indivíduos. Por exemplo, terá alguma obreira de abelha doméstica qualquer possibilidade de abandonar a colónia e «optar» por reproduzir-se sozinha? Mesmo que essa opção, no caso de chegar a ser realizada, tivesse um grande valor adaptativo, é muito duvidoso que seja alguma vez uma variação realmente existente entre as abelhas. Nas espécies de abelhas eussociais, os indivíduos não são fisiologicamente capazes de viver por muito tempo sozinhos. Por outro lado, os nichos

que ocupam parecem pouco susceptíveis de ser conservados por indivíduos solitários. Este último aspecto é particularmente flagrante nas formigas.

Pode pôr-se também a questão: até que ponto poderia uma obreira de abelha «optar» por competir com a rainha e produzir filhas? Conhecem-se variedades de abelha doméstica onde as fêmeas podem produzir partenogeneticamente ovos diplóides. Se em algumas colónias se disseminasse uma proporção excessiva de fêmeas que produzissem ovos em detrimento do trabalho para a colónia, parece provável que estivessem condenadas à extinção. Até que ponto não seria legítimo considerar nestes casos a existência de selecção intergrupos contra os efeitos a longo prazo de variações que levassem à desintegração social? Até que ponto nas espécies eussociais, os traços fundamentais de que depende a conservação do nicho não terão sido estabilizados em fases anteriores da evolução como o número de vértebras, tão variável em alguns vertebrados e tão fixo noutros?

Se assim fôr, não poderemos, a partir das espécies actuais, testar o papel eventual da selecção de parentesco, da manipulação parental e outros processos na origem da socialidade. Quando muito poderemos avaliar a sua acção na conservação das estruturas sociais nas formas actualmente vivas.

4. OS LIMITES DA SELECÇÃO E O ACASO

Nos pontos anteriores procurei mostrar que não se pode estudar a evolução dos comportamentos com base em alternativas formais e populações imaginárias. Insisti na necessidade de considerar os animais concretos e os detalhes da sua história natural. Os argumentos que expus não militam contra o papel da selecção natural. Recordam, no entanto, que esta tem limites e que as variações que efectivamente se ofereceram à selec-

ção no curso da história evolutiva podem ter sido em cada momento muito mais restritas do que se supõe, e estreitamente dependentes das especificidades biológicas de cada grupo de organismos.

À medida que a genética de populações progride, mais claro se torna que o genótipo não é uma simples colecção de genes. A acção de cada gene depende da sua inserção na estrutura global do genótipo e de múltiplos níveis de interacções intracelulares, intercelulares, entre órgãos e sistemas, e entre o organismo e o meio.

A estas limitações da variabilidade genética possível para cada população acrescentem, ao nível do comportamento, limitações ergonómicas, que restringem ainda mais as combinações viáveis de traços e as alternativas possíveis. Foi este último aspecto que procurei sobretudo demonstrar.

Antes de terminar, gostaria, no entanto, de salientar que a evolução está profundamente marcada por acontecimentos aleatórios, pela acção do acaso.

Quer adoptem pontos de vista pontualistas ou gradualistas, os investigadores dos problemas evolutivos têm uma consciência cada vez mais clara de que muitos episódios importantes da história evolutiva, porventura os mais revolucionários, tiveram lugar em populações pequenas ou muito pequenas. Quando uma população atinge dimensões reduzidas, efeitos aleatórios de deriva podem provocar, em pouco tempo, remodelações do fundo genético, que nada têm que ver com a adaptação, mas que podem alterar drasticamente o leque de variantes presente, que constitui a matéria-prima sobre a qual a selecção pode actuar.

Isto significa que, por razões meramente acidentais, se pode iniciar um processo de selecção numa população pequena que não é, nem de longe, a solução ideal para um problema, mas é a solução possível em função das variantes genéticas presentes naquele momento. Se a partir desse ponto se acumularem novas modificações que aumentem a

eficiência do caminho adaptativo iniciado, será cada vez mais improvável que a trajetória evolutiva mude de rumo, mesmo que em abstracto, existisse uma outra via mais eficaz para a resolução dos problemas. À evolução aplicam-se bem as palavras do poeta andaluz António Machado, quando dizia «Faz-se o caminho ao andar».

Finalmente, há que lembrar que existe ruído na Evolução. Para que se exerça selecção entre duas variantes alternativas, é necessário que a diferença de aptidão conferida por cada uma delas seja sensível. Na natureza, as variações irregulares das causas de mortalidade e de sucesso reprodutor podem ser muito fortes e suficientes para anular pequenas diferenças resultantes de diferentes constituições genéticas. Isto significa que não só o leque de alternativas que se oferecem à selecção é limitado, como, em condições naturais, a selecção só poderá discriminar entre as variantes presentes se as diferenças de aptidão forem suficientemente marcadas e persistirem durante um número suficiente de gerações para se destacarem do «ruído de fundo».

BREVE CONCLUSÃO

A Etologia nasceu como uma extensão aos comportamentos da História Natural dos animais numa perspectiva evolutiva. Esta dimensão é mais oportuna que nunca em Biologia do Comportamento. A abordagem etológica, ao colocar em primeiro plano a biologia concreta de cada grupo de animais e a sua história evolutiva, constitui um referencial indispensável para fazer avançar os esforços de teorização dos processos evolutivos.

Biologia formal, as populações e Etologia são vertentes complementares e não antagónicas da investigação. É fundamental não perder o hábito de ir para o campo, com uma atitude aberta. Os modelos teóricos podem sugerir novas hipóteses, mas é peri-

goso limitarmos o estudo empírico ao trabalho de testar este ou aquele modelo. Muitas vezes, a adesão a um conjunto de hipóteses formais deforma a perspectiva com que olhamos a realidade e a escolha de fenómenos que consideramos relevantes.

Num trabalho recente sobre ecologia de peixes de coral, Sale mostrou como a convicção enraizada durante muitos anos entre os Ecólogos, de que a diversidade elevada de espécies nos recifes só poderia resultar duma partição estrita do espaço e dos recursos, enviezou a maior parte dos estudos neste campo. Estudos mais recentes mostraram que a estrutura das comunidades dos recifes é muito mais aleatória do que se supunha.

A remoção de indivíduos de uma espécie pode levar à ocupação do espaço vago por espécies diferentes, enquanto a mesma espécie pode ocupar uma variedade de microhabitat quando a oportunidade surge. A maioria dos peixes de coral tem ovos e larvas planctónicas aparentemente sujeitos a taxas elevadíssimas de mortalidade. O recrutamento de juvenis é assim, largamente aleatório variando qualitativa e quantitativamente de ano para ano. Parece assim que a grande variedade de espécies que coexistem depende bem mais da mecânica aleatória do recrutamento do que da especialização dos nichos.

Alonguei-me neste exemplo porque ele ilustra bem o efeito enviezador que podem ter as ideias pré-concebidas. Um ecossistema que parecia uma demonstração viva de princípios apresentados muitas vezes, quase sempre como dogmas nos compêndios de Ecologia, assenta afinal em mecanismos bem diversos.

Sacarrão (1986b) chama a atenção para os perigos que resultam do uso abusivo das metáforas em Biologia. Ora os modelos são justamente metáforas que podem confundir realidades muito diferentes sob a mesma designação. Por exemplo podemos falar de comportamento parental numa gata que

amamenta a ninhada, numa gaivota que incuba os ovos, ou num esgana-gata que ventila e defende o ninho. No entanto, quantas diferenças existem entre os mecanismos fisiológicos e os comportamentos implicados nessas três formas de cuidar dos filhos? Se é correcto o meu ponto de vista, de que para estudar a evolução dos comportamentos é necessário partir das especificidades biológicas de cada organismo e da sua história filogenética, há que distinguir o que significa a expressão «comportamentos parentais» em cada um dos animais em que ocorre. As bases biológicas e as implicações evolutivas podem ser radicalmente diferentes.

BIBLIOGRAFIA

- BALON, E. K. (1984). Patterns in the Evolution of Reproductive Styles in Fishes. In: *Fish Reproduction* (G. W. Potts & R. J. Wootton, Eds.), pp. 35-51, New York: Academic Press.
- CLUTTON-BROCK, T. H. & HARVEY, P. H. (1978). *Readings in Sociobiology*. S. Francisco: Freeman.
- HINDE, R. A. (1982). *Ethology. Its nature and relations with the other sciences*. Oxford University Press.
- HUNT, J. H. ed. (1978). *Selected Readings in Sociobiology*. New York: Academic Press.
- JACQUARD, A. (1982). Towards a «Post-Darwinism». *The Eugenics Society Bulletin*, 14 (3):87-91.
- KREBS J. R. & DAVIES, N. B. (1981). *An Introduction to Behavioral Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- MICHENER, C. D. (1956). The Evolution of Social Behavior in Bees. In: *Selected Readings in Sociobiology*. (J. H. Hunt, Ed.), pp. 149-160, New York: Academic Press.
- SACARRÃO, G. (1985). *Biologia do Egoísmo*. Mem Martins: Publicações Europa-América.
- SACARRÃO, G. F. (1986a). Saltos ou Pequenos Passos na Evolução das Ontogenias. *Bol. Soc. Port. Ciênc. Nat.*, XIII:115-123.
- SACARRÃO, G. F. (1986b). O Abuso da Metáfora em Biologia e seus Perigos. *Arquivos do Museu Bocage*, II(3).
- WILSON, E. O. (1975). *Sociobiology, The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.