



# A ECOLOGIA EVOLUTIVA DA PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM TÁXONS DE ORGANISMOS: UMA BREVE REVISÃO<sup>1</sup>

Rogério Parentoni Martins<sup>1\*</sup>

Rodrigo Lima Massara<sup>2</sup>

---

<sup>1</sup> Doutor em Ecologia pela UNICAMP

Pesquisador-Visitante I do CNPq no Departamento de Biologia e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da UFC  
[rpmartins917@gmail.com](mailto:rpmartins917@gmail.com) (\*corresponding author)

<sup>2</sup> Doutor em Ecologia pela UFMG

Residente Pós-Doutoral (PNPD /Capes) do Departamento de Genética, Ecologia e Evolução e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre da UFMG

Sócio-Fundador do Instituto SerraDiCal de Pesquisa e Conservação  
[rmassara@gmail.com](mailto:rmassara@gmail.com)

## Resumo

Atualmente, a plasticidade fenotípica é bem conhecida em táxons de organismos unicelulares e pluricelulares em todo o mundo. Ela resulta da evolução de características dos organismos devido às suas interações com fatores ambientais. A plasticidade fenotípica apresenta uma base genética sólida e resulta de interações complexas entre genes, desenvolvimento e epigenética. Embora o conceito de plasticidade fenotípica tenha sido relativamente bem definido pelos biólogos evolutivos, suas manifestações são bastante diversas e dependem de mecanismos de desenvolvimento, genéticos e epigenéticos que influenciam o tamanho, a forma, a fisiologia e o comportamento dos fenótipos. As bases conceituais desses mecanismos precisam ser esclarecidas para facilitar a comunicação

## Abstract

Currently, phenotypical plasticity is well known across unicellular and multicellular organism taxa around the world. It results from the evolution of organisms traits due to their interactions with environmental factors. Phenotypical plasticity has a firm genetic background and results from complex interactions among genes, development, and epigenetics. Although the concept of phenotypical plasticity has been relatively clearly defined by evolutionary biologists, its manifestations are very diverse and depend on developmental, genetic and epigenetic mechanisms that influence the size, shape, physiology, and behavior of phenotypes. The conceptual bases of these mechanisms need to be clear to facilitate communication among evo-

---

1 Artigo traduzido do manuscrito em inglês por Cristiane Xerez Barroso (Bolsista de Pós-Doutorado do Instituto de Ciências do Mar da Universidade Federal do Ceará - PNPd-CAPES) e revisado pelos autores.

entre biólogos evolutivos e público em geral. Nós compilamos os conceitos mais importantes sobre as manifestações da plasticidade fenotípica tanto ecológica quanto evolutiva. Revisamos as manifestações fisiológicas, morfológicas e comportamentais da plasticidade fenotípica dos táxons de organismos. Plantas são provavelmente mais plásticas fisiologicamente e morfológicamente do que animais móveis, os quais, por sua vez, são aparentemente mais plásticos em termos de comportamento do que as plantas. Devido às restrições metabólicas a que animais e plantas estão sujeitos, a temperatura é provavelmente o principal fator universal que promove respostas plásticas nos organismos. Como as condições climáticas desencadeiam respostas plásticas rápidas dos organismos, é importante saber sobre a ecologia e a evolução subjacentes a essas respostas para prever as consequências dos efeitos climáticos globais sobre a biodiversidade.

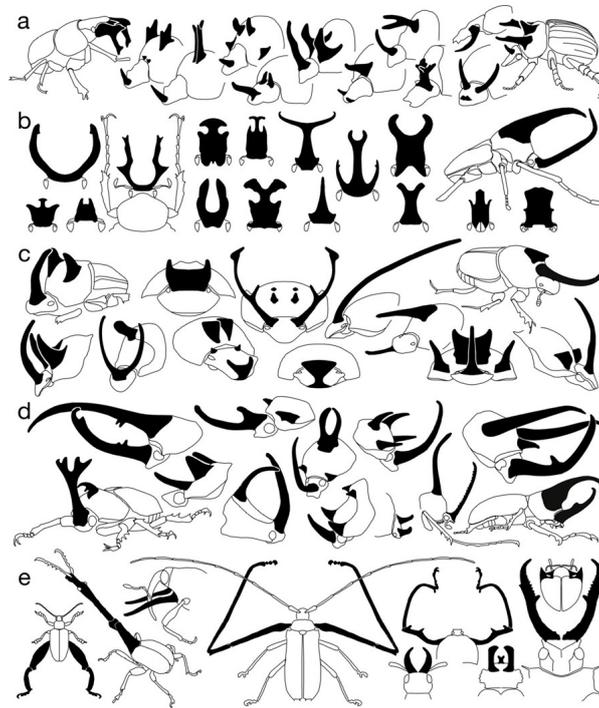
**Palavras-chave:** Adaptação. Fenótipo. Seleção natural. Revisão. Diversificação de espécies. Aquecimento global.

lutionary biologists and the general public. We compiled the main important concepts regarding phenotypic plasticity manifestations either ecologically or evolutionary. We reviewed the physiological, morphological and behavioral manifestations of phenotypic plasticity across organisms taxa. Plants are probably more physiological and morphological plastic than mobile animals, which are apparently more behaviorally plastic than plants. Due to metabolic constraints that both animals and plants are subjected, the temperature is probably a major universal factor in eliciting plastic responses in organisms worldwide. Therefore, because climatic conditions trigger rapid plastic organisms responses, it is important to know about the ecology and evolution underlying these responses to predict the global climatic effects on biodiversity.

**Keywords:** Adaptation. Global warming. Natural selection. Review. Species diversification.

## 1 Introdução

Para contornar os efeitos das restrições ambientais, as populações experimentam uma ampla variedade de características fisiológicas, morfológicas e comportamentais adaptativas. A enorme variabilidade de tamanhos, formas, fisiologias, comportamentos e qualquer característica morfológica utilizada na defesa ou em disputas em pequenos animais, por exemplo, para viver na água, no solo e voar, atesta a capacidade quase ilimitada da plasticidade fenotípica e da evolução genética para povoar cada local da Terra (EMLEN, 2008, Figura 1).



**Figura 1.** Armas em Coleoptera. (a) Besouros escaravelhos (Geotrupidae). 1, *Lethrus apterus*; 2, *Athyreus nitidus*; 3, *A. tridens*; 4, *Blackbolbus brittoni*; 5, *B. lunatus*; 6, *Blackburnium angulicorne*; 7, *Bolborhachium hollowayi*; 8, *Enoplotrupes sharpi*; 9, *B. coronatum*; 10, *Lethrus borealis*; 11, *Blackbolbus hoplocephalus*; 12, *Typhaeus typhoeus*. (b) Besouros escaravelhos carochas (Cetoniinae). 1, *Cyphonocephalus olivaceus*; 2, *Dicranocephalus bourgoini*; 3, *Eudicella quadrimaculata*; 4, *Ichnestoma rostrata*; 5, *Megalorrhina harrisi*; 6, *Mecynorrhina polyphemus*; 7, *Compsoccephalus dmitriewi*; 8, *Theodosia virididaurata*; 9, *Taurhina polychrous*; 10, *Gnathocera trivittata*; 11, *Anisorrhina algoensis*; 12, *Goliathus albosignatus*; 13, *M. torquata*; 14, *M. passerinii*; 15, *T. longiceps*; 16, *T. splendens*. (c) rola bosta (Scarabaeinae). 1, *Oxysternon conspicillatum*; 2, *Onthophagus capella*; 3, *Proagoderus rangifer*; 4, *O. raffrayi*; 5, *O. dunningi*; 6, *O. nigriventris*; 7, *P. lanista*; 8, *O. mouhoti*; 9, *O. praecegens*; 10, *O. sharpi*; 11, *O. pentacanthus*; 12, *P. tersidorsis*. (d) Besouros-rinocerontes (Dynastinae). 1, *Dynastes hercules*; 2, *Megasoma elephas*; 3, *Eupatorus birmanicus*; 4, *E. gracilicornis*; 5, *Chalcosoma caucasus*; 6, *Allomyrina (Trypoxylus) dichotoma*; 7, *Strategus antaeus*; 8, *Enema pan*; 9, *Dipelicus cantori*; 10, *Phileurus truncates*; 11, *Golofa porteri*; 12, *Xylotrupes gideon*. (e) Miscelânea. 1, Besouro-da-folha-perna-de-sapo (*Sagra buqueti*; Chrysomelidae); 2, Besouro-girafa-da-Nova-Zelândia (*Lasiornychus barbicornis*; Curculionidae); 3, Besouro (*baradine weevil*) (*Parisoschoenus expositus*; Curculionidae); 4, Besouro arlequim (*Acrocinus longimanus*; Cerambycidae); 5, Besouro-errante (*Oxyporus rufus*; Staphylinidae); 6, Besouro (*euchirid beetle*) (*Euchirus longimanus*; Scarabaeidae); 7, Besouro-de-fungo-bifurcado (*Bolitotherus cornutus*; Tenebrionidae); 8, *Macrodontia cervicornis* (Cerambycidae); 9, Besouro-tartaruga (*Acromis sparsa*; Chrysomelidae). Os números correspondem às respectivas espécies em cada família ou sub-família. Figura gentilmente cedida por Douglas Emlen. Legenda da figura modificada de Emlen (2008, p. 394).

A plasticidade fenotípica como resposta à variação ambiental pode ser favorável (adaptativa), prejudicial ou neutra (PALACIO-LÓPEZ *et al.*, 2015). Entre os exemplos típicos de plasticidade adaptativa estão as respostas imunológicas a parasitas e o comportamento de evitar predadores; já entre os exemplos de plasticidade não-adaptativa estão os fenótipos que não trazem benefícios para os organismos, os quais são decorrentes de problemas de desenvolvimento causados por limitações de recursos.

A adaptação de populações em escalas de tempo ecológico e evolutivo é fornecida pela evolução genética e pela plasticidade fenotípica. Embora respostas evolutivas adaptativas mais rápidas no tempo ecológico geralmente ocorram por plasticidade fenotípica, elas podem às vezes ocorrer por adaptação genética (*e.g.* CHARMANTIER *et al.*, 2008; MERILÄ & HENDRY, 2014; DeLONG *et al.*, 2016; SCHEINER *et al.*, 2017).

Embora ecologia e evolução possam ocorrer em escalas de tempo semelhantes, alterações em abundâncias populacionais ocorrem mais rapidamente do que mudanças de características (DeLONG *et al.*, 2016). Esses autores sugerem que as taxas de mudança mais lentas nas características fenotípicas, em comparação com as taxas de mudança na população, podem ser devido a uma baixa variabilidade hereditária ou a gradientes relativos de aptidão (*fitness*) reduzidos ou, em alguns casos, à falta de plasticidade (DeLONG *et al.*, 2016). Como as respostas de plasticidade devem ser geralmente mais rápidas do que as mudanças genéticas, é possível que taxas mais lentas de mudança nas características plásticas sejam típicas para aquelas populações que vivem em ambien-

tes estáveis, em comparação com populações que vivem em ambientes variáveis, dinâmicos ou mesmo estressantes.

Apesar da ubiquidade da plasticidade fenotípica e da evolução genética na natureza e experimentalmente verificadas em laboratórios, bem como a diversidade de formas pelas quais ela pode ser expressa e o alto grau de adaptabilidade que pode promover, ainda existem algumas restrições ao crescimento e à persistência de populações, por exemplo, em condições extremamente quentes e frias de locais desabitados do mundo. Entre as poucas exceções estão os organismos extremófilos, que possuem características fenotípicas adaptativas (*e.g.* proteínas de choque térmico que os protegem contra a desnaturação em extremos de alta temperatura) que aumentam sua probabilidade de sobreviver e se reproduzir em locais extremamente quentes (CHEVIN & HOFFMANN, 2017).

Além dos locais quase desabitados, também existem áreas que se tornam adversas sazonalmente devido às amplas variações das condições climáticas (*e.g.* alguns desertos e regiões temperadas), resultando na diminuição drástica da disponibilidade de alimentos e abrigo. Algumas espécies que vivem nesses locais podem se dispersar para regiões favoráveis onde podem sobreviver, reproduzir ou ambos (há bons exemplos bem conhecidos em pássaros e insetos; ver, por exemplo, CHARMANTIER & GIENAPP, 2008; WHITMAN & AGRAWAL, 2009, respectivamente). Indivíduos de espécies incapazes de se dispersarem para locais favoráveis podem hibernar (*e.g.* determinadas espécies de mamíferos) ou, antes de morrer, produzir sementes capazes de se tornarem dormentes (*e.g.* plantas anuais).

O interesse da maioria dos primeiros geneticistas evolucionistas em compreender apenas as adaptações genéticas de organismos em ambientes estáveis e instáveis limitou por algumas décadas a compreensão sobre o papel da plasticidade fenotípica na evolução e diversificação dos organismos. Algumas exceções notáveis foram os geneticistas Weismann, Goldschmidt, Schmalhausen e Waddington (PFENNING *et al.*, 2010). Fenótipos plásticos ambientalmente responsivos foram considerados de menor relevância devido às suas pressupostas faltas de base genética (AGRAWAL, 2001). No entanto, Bradshaw (1965) demonstrou as bases genéticas robustas da plasticidade fenotípica:

*Plasticidade é, portanto, demonstrada por um genótipo quando sua expressão pode ser alterada por influências ambientais. A mudança que ocorre pode ser chamada de resposta. Uma vez que todas as mudanças nas características de um organismo que não são genéticas são ambientais, a plasticidade é aplicável a toda variabilidade intragenotípica (BRADSHAW, 1965 apud NICOGLU, 2015).*

Após Bradshaw (1965), vários autores mostraram que a norma de reação (gradiente de respostas fenotípicas às variações de fatores ambientais) está sujeita à seleção natural em características hereditárias (*e.g.* SCHEINER & LYMAN, 1989; GABRIEL & LYNCH, 1992; WEST-EBERHARD, 2003). Seguindo esses autores, vários artigos sobre a natureza adaptativa da plasticidade surgiram na literatura ecológica e evolutiva nos últimos 20 anos. Especificamente, de menos de 10 artigos por ano publicados sobre o assunto antes de 1983 para quase 1300 em 2013 (FORSMAN, 2014). Assim, a plasticidade fenotípica adaptativa é bem conhecida hoje em dia e difundida entre os táxons de organismos (*e.g.*

animais e plantas, Borges (2008); insetos, Whitman & Agrawal (2009); moluscos gastrópodes marinhos e dulcícolas, Bourdeau *et al.* (2015).

A plasticidade fenotípica é provavelmente mais comum em organismos sésseis do que naqueles vageis. Plantas em geral são mais sésseis e longevas do que animais vageis. Devido a essas características, a plasticidade, apesar de não ser sempre adaptativa (PALÁCIO-LOPEZ *et al.*, 2015; HENDRY, 2016), pode ser mais frequente em plantas do que em animais (BORGES, 2008). No entanto, Borges (2008) sugeriu a realização de estudos comparativos sobre plantas e animais sésseis, uma vez que estes compartilham formas de vida similares (ou seja, ambos são incapazes de se dispersarem para locais seguros) e, portanto, devem estar submetidos a alguns desafios ambientais semelhantes aos que as plantas enfrentam. Assim, pode-se esperar que animais sésseis possam apresentar plasticidades fenotípicas adaptativas parecidas com aquelas apresentadas pelas plantas.

Embora a plasticidade fisiológica e morfológica seja aparentemente mais comum em plantas, a plasticidade comportamental pode ser mais frequente em animais vageis (HUEY *et al.*, 2002). No entanto, alguns pesquisadores (*e.g.* TREWAVAS, 2005) afirmaram que as plantas são tão complexas do ponto de vista comportamental quanto os animais, além de terem inteligência. Assim como nos animais, a inteligência nas plantas também é considerada uma característica fenotípica plástica adaptativa que evoluiu em resposta à variabilidade ambiental (*e.g.* TREWAVAS, 2005). Dessa forma, a plasticidade pode ser funda-

mental para plantas e animais, além de seu papel na adaptação local à diversificação de espécies e especiação (AGRAWAL, 2001; PFENNIG *et al.*, 2010).

Há duas abordagens gerais para estudar a plasticidade fenotípica (PIGLIUCCI, 1996). A abordagem estatística usa ferramentas desenvolvidas em estudos genéticos quantitativos, mas seus pressupostos metodológicos podem resultar muitas vezes em inferências irrealistas sobre os fundamentos do mecanismo genético. Por outro lado, a abordagem mecanicista usa uma técnica de triagem de genes projetada para detectar genes de plasticidade envolvidos na transição entre expressão de fenótipos. Plantas e animais, como *Arabidopsis thaliana* (Brassicales: Brassicaceae) ou *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), são modelos adequados para esse tipo de abordagem (SLEPECKY & STARMER, 2009). Hendry (2016, p. 25) apresentou oito conclusões sobre o papel da plasticidade fenotípica na dinâmica eco-evolutiva:

- 1) A plasticidade é - não surpreendentemente - às vezes adaptativa, às vezes não-adaptativa e às vezes neutra; 2) A plasticidade tem custos e limites, mas essas restrições são altamente variáveis, muitas vezes fracas e difíceis de detectar; 3) Ambientes variáveis favorecem a evolução de uma maior plasticidade das características, que pode então enfraquecer a aptidão (*fitness*)/o desempenho (ou seja, a tolerância); 4) A plasticidade às vezes ajuda na colonização de novos ambientes (efeito Baldwin) e responde às mudanças ambientais *in situ*. No entanto, as respostas plásticas nem sempre são necessárias ou suficientes nesses contextos; 5) A plasticidade algumas vezes promoverá e algumas vezes restringirá a evolução genética; 6) A plasticidade às vezes ajudará e às vezes impedirá a especiação ecológica, mas, no momento, os testes empíricos a respeito são limitados; 7) A plasticidade pode apresentar mudanças evolutivas consideráveis no tempo presente, embora as taxas dessa evolução da norma de reação sejam altamente variáveis entre táxons e características; e 8) A plasticidade parece ter influências

consideráveis na dinâmica ecológica em níveis de comunidade e ecossistema, embora mais estudos sejam necessários.

Apesar da real importância da plasticidade na dinâmica eco-evolutiva, os dados comparativos são escassos para avaliá-la. Por exemplo, mesmo para bactérias, alguns resultados ainda são inconclusivos, como aqueles relacionados à quantificação da variação de tamanho e forma de bactérias, que está relacionada à adaptação da plasticidade fenotípica (Kevin D. Young, comunicação pessoal). Nós acreditamos que o mesmo também se aplica aos animais e plantas em geral. Apesar do amplo conhecimento sobre a evolução de características adaptativas, seja por plasticidade fenotípica, seja por microevolução, ainda faltam estudos experimentais sobre seus efeitos combinados sobre a diversidade genética de diferentes populações (BOURDEAU *et al.*, 2015).

Apesar das limitações decorrentes da ausência de dados comparativos, há algumas evidências de que as interações ecológicas mediadas pela plasticidade fenotípica são onipresentes na natureza, e as potenciais consequências eco-evolutivas dessas interações ilustram a complexidade inerente à compreensão da evolução também em um contexto de comunidades (AGRAWAL, 2001; FITZPATRICK, 2012; FORDAYCE, 2016).

Também pode ser esperado que organismos com ciclos de vida complexos (*e.g.* endoparasitas, insetos holometábolos, peixes anfíbios, Amphibia) exibam altos níveis de plasticidade fenotípica (ver Minelli & Fusco (2010) para uma discussão sobre a relação entre plasticidade e ciclos de vida complexos). A evolução de ciclos de vida complexos em organismos influencia também sua ecologia evolutiva em nível de comunidade (FORDAYCE, 2016).

Distúrbios antropogênicos também têm um papel na promoção da evolução da plasticidade. Um estudo que revisou 20 artigos sobre o efeito de distúrbios antropogênicos sobre invertebrados e plantas mostrou que a plasticidade pode evoluir em diferentes direções de acordo com os táxons e características. Invertebrados mostraram um aumento da plasticidade na história de vida e uma diminuição da plasticidade nas características morfológicas, enquanto as plantas não mostraram tendências (CRISPO *et al.*, 2010).

Há excelentes revisões sobre a plasticidade fenotípica nas arenas ecológica, genética e evolutiva, cobrindo táxons específicos (*e.g.* WEST-EBEHARDT, 2003; WHITMAN & AGRAWAL, 2009; MERILÄ & HENDRY, 2014; BOURDEAU *et al.*, 2015; GRENIER *et al.*, 2016). Entretanto, uma visão geral de microrganismos até angiospermas está faltando na literatura. Assim, o objetivo deste trabalho foi o de reunir informações sobre a distribuição da plasticidade fenotípica a partir de microrganismos até animais e plantas (Tabela 1). Além disso, discutimos sobre algumas consequências ecológicas e evolutivas da plasticidade fenotípica. Por exemplo, espera-se tanto que haja uma distribuição assimétrica entre os grupos taxonômicos quanto respostas semelhantes em animais e plantas a fatores de variação ambiental específicos (*e.g.* temperatura). Finalmente, discutimos brevemente o vínculo entre plasticidade fenotípica, plasticidade do desenvolvimento e epigenética. Porém, antes, elencaremos a diversidade de características conceituais que caracterizam a plasticidade fenotípica.

## 2 Características conceituais da plasticidade fenotípica

Existem vários conceitos que os ecólogos evolucionistas usam para caracterizar as diferenças na manifestação da plasticidade fenotípica, por exemplo, para insetos (ver WHITMAN & AGRAWAL (2009); FITZPATRICK (2012) e exemplos neles), que também podem ser estendidos para todos os organismos semelhantes; bem como os conceitos usados por geneticistas evolucionistas (ver FUSCO & MINELLI, 2010 e seus exemplos).

A variabilidade ambiental pode induzir de forma adaptativa que um genótipo de único organismo expresse diferentes tipos de fenótipos, o que é denominado plasticidade fenotípica. No entanto:

Toda plasticidade é fisiológica, mas pode se manifestar como mudanças na bioquímica, fisiologia, morfologia, comportamento ou história de vida (i.e. Aspectos biológicos da vida de uma espécie, tais como maturação sexual, reprodução dos indivíduos etc.). A plasticidade fenotípica pode ser passiva, antecipatória, instantânea, retardada, contínua, discreta, permanente, reversível, benéfica, prejudicial, adaptativa ou não-adaptativa e geracional (WHITMAN & AGRAWAL, 2009, p. 1; para definições conceituais, consulte a Tabela 1).

Por razões de simplicidade, os autores usam a definição do conceito quase da mesma forma ou com pouca variação para explicitar a natureza da plasticidade fenotípica (ver WHITMAN & AGRAWAL (2009) para uma breve compilação de várias definições do conceito; Tabela 1). Todavia, os biólogos evolucionistas devem estar sempre preocupados em esclarecer as definições dos conceitos que usam para facilitar a comunicação, a fim de que os resultados de suas

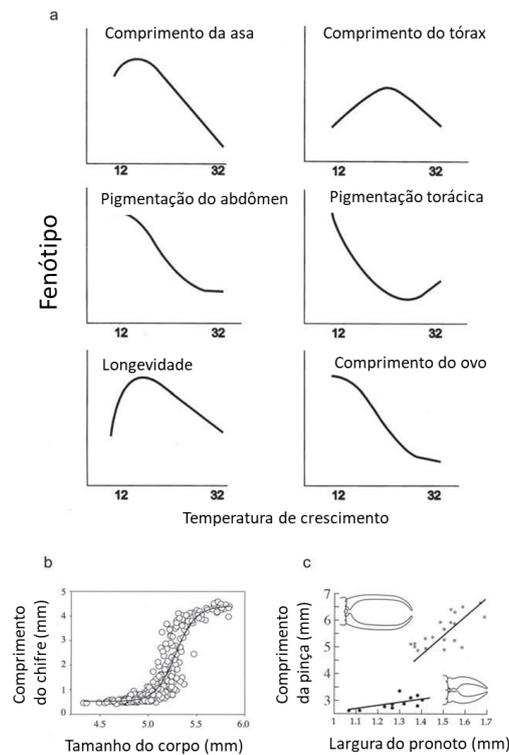
pesquisas sejam compreensíveis e úteis para os legisladores, gestores de reservas naturais, conservacionistas, comunicadores científicos e leigos interessados.

**Tabela 1.** Conceitos usados por biólogos evolucionistas para caracterizar diferenças na manifestação da plasticidade fenotípica em todos os organismos vivos.

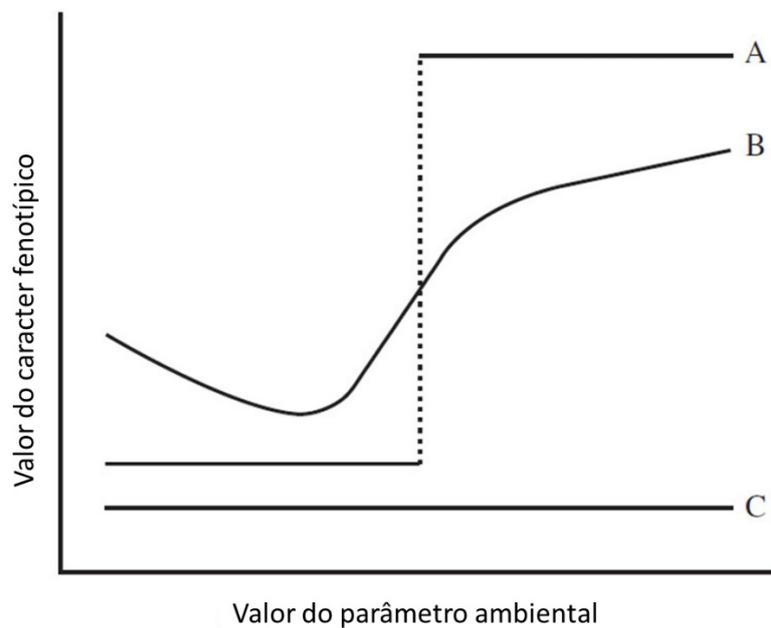
Manifestação de plasticidade fenotípica	Definição	Autores
Plasticidade ativa	Alterações fenotípicas complexas, coordenadas e reguladas, por exemplo, durante o desenvolvimento e induzidas por alguns sinais ambientais	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade passiva	Mudanças pequenas e não reguladas no fenótipo em resposta a estresses ambientais	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade diapausa	Um período caracterizado pela interrupção do crescimento e redução da atividade metabólica	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade antecipatória	Respostas a sinais ambientais que preveem mudanças ambientais futuras estressantes ou benéficas	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade responsiva (ou direta)	Respostas plásticas não antecipatórias que se manifestam após o surgimento de novas condições ambientais	West-Eberhard (2003)
Plasticidade benéfica	Ocorre quando um indivíduo altera seu fenótipo para corresponder de forma adaptativa a um ambiente em mudança	West-Eberhard (2003)
Plasticidade adaptativa	Mudanças genéticas que são essenciais para a persistência evolutiva	West-Eberhard (2003)
Plasticidade não-adaptativa (ou prejudicial)	As mudanças plásticas têm efeitos negativos na aptidão ( <i>fitness</i> ) da população	West-Eberhard (2003)
Plasticidade neutra	As mudanças plásticas não afetam a aptidão ( <i>fitness</i> ) da população	West-Eberhard (2003)
Polifenismo morfológico	Plasticidade fenotípica na qual várias características discretas (ou contínuas) podem surgir devido a diferentes condições ambientais	West-Eberhard (2003)
Plasticidade randômica	A variação fenotípica que surge da estocasticidade ambiental	Fitzpatrick (2012)
Contra-gradiente	Ocorre quando as influências genéticas em uma característica se opõem às influências ambientais	Fitzpatrick (2012)

Indução Ambiental	Ocorre quando qualquer influência na expressão de uma característica é induzida pelo ambiente	Fitzpatrick (2012)
Polimorfismo	É uma variação fenotípica geneticamente controlada ou um polimorfismo fenotípico com bases genéticas robustas	Fusco & Minelli (2010)
Canalização genética	A capacidade de uma população de produzir o mesmo fenótipo, independentemente da variabilidade de seu ambiente ou genótipo	Flatt (2005)
Flexibilidade fenotípica	Formas reversíveis de plasticidade	Piersma & Drent (2003)
Assimilação genética	Ocorre quando a variação fenotípica é constitutivamente produzida	Pigliucci <i>et al.</i> (2006)
Acomodação genética	Uma mudança genética quantitativa na frequência dos genes que afetam a regulação ou forma	Fierst (2011)
Recombinação desenvolvimental	Uma nova expressão do genoma que causa uma reorganização do fenótipo	Fierst (2011)
Mudanças no desenvolvimento	Características expressas em diferentes combinações durante o desenvolvimento e evolução	West-Eberhardt (2003)
Variação genética críptica	Quando a variação genética tem o potencial de modificar o fenótipo após mudanças ambientais ou contexto genético, mas não em condições normais	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade aleatória	Quando uma variável ambiental relevante para a espécie tem uma dinâmica temporal imprevisível em uma escala de tempo comparável a todo o ciclo de vida do organismo	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade através de gerações	Quando os fenótipos são repetidos ao longo das gerações	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade de morfotipos coexistentes	A mudança de desenvolvimento entre fenótipos possivelmente coexistentes	Whitman & Agrawal (2009)
Polifenismo de castas	Quando diferentes fenótipos são a base do sistema de castas de muitas espécies sociais	Whitman & Agrawal (2009)
Plasticidade vitalícia	A capacidade de um indivíduo responder a uma variedade de estímulos durante toda sua vida	Garland & Kelly (2006)
Adaptação evolutiva	A mudança adaptativa intergeracional na composição de uma população	Garland & Kelly (2006)

A plasticidade fenotípica resulta em normas de reação (variação fenotípica causada pela variação ambiental, que resulta em diferentes respostas que são expressas em um gradiente de variações ambientais). Uma vez verificada a plasticidade fenotípica, a norma de reação de uma característica fenotípica morfológica, fisiológica, comportamental ou de história de vida pode ser representada graficamente em coordenadas cartesianas, com a característica sob influência da variação ambiental no eixo-y e a variável ambiental que induz a variação fenotípica no eixo-x (Figuras 2 e 3).



**Figura 2.** Normas de reação de insetos: (a) Normas de reação para características em *Drosophila* em resposta à temperatura de crescimento. (b) Alometria sigmoide para o comprimento do chifre no besouro macho *Onthophagus taurus* em resposta ao tamanho do corpo, que é amplamente determinado pela nutrição larval. (c) Alometria para nutrição influenciou o comprimento da pinça de tesourinhas machos, mostrando dois morfotipos discretos sem intermediários. Figura de Whitmann & Agrawal (2009, p. 8).



**Figura 3.** Representação esquemática das normas de reação para três caracteres (A-C): A e B são plásticos (norma de reação plástica), enquanto C é um caráter não-plástico (norma de reação não-plástica ou monofênica). A é um caráter polifênico, B é contínuo, enquanto C é monofênico. Legenda da figura modificada de Fusco & Minelli (2010, p. 549).

### 3 Ligando plasticidade fenotípica e plasticidade do desenvolvimento à epigenética

A plasticidade fenotípica é um fenômeno epigenético resultante do desenvolvimento do organismo, cujo resultado é uma manifestação fenotípica das complexas interações entre o genótipo do organismo e o ambiente. Apesar de ser usual analisar a evolução de características únicas, o organismo como um todo integrado (um conjunto de características adaptativas) é que está sujeito à

seleção natural. Portanto, esse “todo integrado” parece mais adequado como uma abordagem para estudar a plasticidade fenotípica (FORSMAN, 2014).

Como a plasticidade fenotípica está diretamente ligada à plasticidade do desenvolvimento e à epigenética, estes dois últimos conceitos e a relação entre eles devem ser devidamente definidos. A plasticidade do desenvolvimento descreve situações em que um estímulo específico que ocorra durante o desenvolvimento de um indivíduo produz uma alteração duradoura no fenótipo. As mudanças de desenvolvimento são mudanças hereditárias na função do gene que não envolvem alterações na sequência do DNA e estão no domínio da pesquisa epigenética (NETTLE & BATESON, 2015). Quando a plasticidade do desenvolvimento induz variação epigenética (SPRINGER & SCHMITZ, 2017), ela pode, portanto, levar a alterações fenotípicas induzíveis, mesmo na ausência completa de variabilidade genética (KALISZ & KRAMER, 2008).

Mecanismos epigenéticos têm sido propostos como fundamentais na ocorrência de plasticidade, permitindo que a exposição do fenótipo ao ambiente molde a futura expressão gênica. No entanto, compreender seu papel e impacto dos mecanismos epigenéticos na dinâmica eco-evolutiva está apenas no início (DUNCAN *et al.*, 2014).

#### 4 Plasticidade fenotípica em táxons de plantas e animais

A distribuição assimétrica da plasticidade fenotípica entre os táxons de plantas e animais reflete também as facilidades e adequação que organismos

bem estudados geneticamente, como *Drosophila* (LIN *et al.*, 2016) e espécies de répteis (NOBLE *et al.*, 2018), possam oferecer, além da preferência dos pesquisadores por determinados táxons de estudo. Merilä & Hendry (2014) apresentaram 11 revisões discutindo o papel relativo da plasticidade fenotípica e da evolução da mudança genética em resposta às alterações climáticas (ou seja, temperatura). Essa revisão inclui peixes, pássaros, mamíferos, anfíbios e répteis, animais e plantas marinhos, invertebrados terrestres, invertebrados de água doce, plantas terrestres e fitoplâncton marinho. Os autores concluem que a plasticidade fenotípica contribui fortemente para as tendências de variações dos fenótipos ligadas às mudanças climáticas contemporâneas.

Uma revisão recente da plasticidade fenotípica em animais e plantas marinhos mostrou que a literatura disponível é tendenciosa para gastrópodes, crustáceos, cnidários e macroalgas (REUSCH, 2014). Cerca de metade das evidências publicadas trata apenas de tolerâncias às temperaturas situadas na extremidade superior da faixa de temperaturas, enquanto a outra metade aborda tanto a tolerância quanto a seleção para aprimoramento das características (REUSCH, 2014).

Abaixo está nosso breve levantamento sobre a plasticidade fenotípica em táxons de organismos.

## 5 Plasticidade fenotípica em invertebrados

Espera-se que a plasticidade fenotípica fisiológica e morfológica em invertebrados (Tabela 2) seja mais comum do que em vertebrados. Por outro lado,

deve-se esperar que a plasticidade comportamental seja mais comum em vertebrados do que em invertebrados. Em relação à plasticidade comportamental, provavelmente os vertebrados devam ser mais flexíveis do que os invertebrados. A possível razão para essa maior flexibilidade em vertebrados pode ser a maior complexidade de seus cérebros em comparação ao dos invertebrados. No entanto, até onde sabemos, não há estudo algum explorando essa hipótese.

**Tabela 2.** Manifestações de plasticidade fenotípica em táxons de microorganismos e invertebrados.

<b>Táxon</b>	<b>Manifestação de plasticidade fenotípica</b>	<b>Autor</b>
<b>Microorganismos</b> (bactérias, vírus, protozoários e fungos)	Apesar de suas respostas genéticas e morfofisiológicas rápidas às mudanças ambientais, eles também podem apresentar plasticidade fenotípica substancial	Young (2006)
<b>Vermes</b> (incluindo Annelida)	Especialmente em parasitas com ciclos de vida complexos	Auld & Tinsley (2015)
<b>Gastropoda</b>	Para espécies de água doce e marinhas, as respostas plásticas ao predador parecem ser o fator ecológico mais importante para a evolução da plasticidade fenotípica	Bourdeau <i>et al.</i> (2015)
<b>Cnidaria</b>	Apesar da carência de estudos, a plasticidade fenotípica tem sido relatada como de fundamental importância na evolução de corais	Calixto-Botía & Sánchez (2017)
<b>Arthropoda</b>	Existem muitos estudos sobre plasticidade fenotípica em Arthropoda, principalmente em insetos	Whitman & Agrawal (2009)
<b>Aranhas e opiliões</b>	Muito plástica em resposta a uma variedade de fatores fisiológicos e ambientais	Hesselberg (2014) Naya <i>et al.</i> (2017)
<b>Insetos</b>	É comum e altamente adaptativa	Whitman & Agrawal (2009)

Independentemente das respostas genéticas e morfofisiológicas rápidas dos microrganismos às mudanças ambientais, seria esperado que eles também pudessem apresentar plasticidade fenotípica substancial. A ampla gama de formas e tamanhos das bactérias significa diferentes modos de lidar com as variações ambientais (YOUNG, 2006). As bactérias interagem com plantas e animais em diferentes tipos de associação e participam de diversos processos biológicos.

Uma importante questão que diz respeito não apenas aos microrganismos, mas também a todos os organismos em geral, é: quanto da adaptabilidade em tamanho e forma é uma adaptação genética ou uma adaptação plástica? Apesar da ampla abordagem da revisão de Young (2006) sobre tamanho e forma de bactérias, ele não forneceu, por exemplo, uma resposta a essa questão, que é importante tanto para entender a ecologia evolutiva quanto para auxiliar os estudos médicos e aplicações tecnológicas de bactérias.

### 5.1 Vermes (incluindo Annelida)

Os nematoides são modelos para investigar a plasticidade fenotípica em vermes, especialmente devido à plasticidade fenotípica ter sido bastante difundida nesses organismos (VINEY & DIAZ, 2012). Espera-se que vermes parasitas (*e.g.* platelmintos) com ciclos de vida complexos apresentem um alto grau de plasticidade fenotípica. A seleção deve favorecer um aumento na complexidade do ciclo de vida apenas quando os hospedeiros intermediários forem mais abundantes do que o hospedeiro definitivo; a sobrevivência do parasita no hos-

pedeiro intermediário é alta e a transmissão do hospedeiro intermediário para o hospedeiro definitivo é comum (AULD & TINSLEY, 2015).

### 5.2 *Mollusca (Gastropoda)*

Bourdeau *et al.* (2015) revisaram a plasticidade fenotípica em gastrópodes aquáticos. Eles encontraram 96 estudos que mostraram que as respostas plásticas para espessura da concha, formato da concha, crescimento e fecundidade em espécies de água doce são três vezes mais numerosas do que em espécies marinhas. Tanto para espécies dulcícolas quanto marinhas, as respostas plásticas aos predadores parecem ser o fator ecológico mais importante para a evolução da plasticidade fenotípica.

### 5.3 *Crustacea e Cnidaria*

As cracas são comumente epibiontes em várias espécies marinhas. A plasticidade fenotípica foi detectada em uma espécie de craca epibionte em carapaça de tartaruga (CHEANG *et al.*, 2013). No entanto, faltam dados sobre a plasticidade fenotípica em Crustaceae. Por outro lado, a plasticidade fenotípica tem sido relatada como de fundamental importância na evolução de corais (CALIXTO-BOTÍA & SÁNCHEZ, 2017).

#### 5.4 *Arthropoda*

Há muitos estudos sobre plasticidade fenotípica em *Arthropoda*, particularmente em insetos (WHITMAN & AGRAWAL, 2009). A Figura 1 mostrou a diversidade impressionante das estruturas quitinosas em insetos, provavelmente resultante da evolução da plasticidade fenotípica, principalmente por seleção sexual ou competição.

#### 5.5 *Aranhas e opiliões*

O comportamento de construção da teia em aranhas de teias orbitais é muito plástico em resposta à variedade de fatores fisiológicos e ambientais, como a restrição de espaço (HESSELBERG, 2014). Opiliões mostram plasticidade fenotípica em características fisiológicas e de história de vida, tanto em campo quanto em laboratório, em resposta à qualidade da dieta (NAYA *et al.*, 2017).

#### 5.6 *Insetos*

A plasticidade fenotípica contribui para a diversificação dos organismos em uma variedade de níveis de organização biológica, facilitando assim a evolução de novas características, novas espécies e ciclos de vida complexos (MOCZEK, 2010). Com base nas descobertas de Moczek (2010), é provável que grupos

de insetos ricos em espécies e amplamente distribuídos devam ser mais plásticos do que aqueles com menos espécies.

A comparação das características morfológicas entre *Drosophila melanogaster* e *D. simulans* (Diptera: Drosophilidae) mostrou variação clinal no tamanho do corpo e em outras características. A plasticidade fenotípica contínua (isto é, norma de reação) foi investigada como uma função da temperatura de crescimento, sugerindo que a seleção natural na plasticidade é adaptativamente importante para a variação de temperatura (GIBERT *et al.*, 2004).

### 5.7 Vertebrados

Polimorfismos tróficos são frequentes em vertebrados (Tabela 3), especialmente em peixes lacustres. Existem poucas informações sobre a contribuição relativa da genética e do ambiente para os polimorfismos tróficos. No entanto, os dados disponíveis mostram que a plasticidade pode ser responsável apenas pelas diferenças entre os morfotipos na maioria dos casos.

**Tabela 3.** Manifestações de plasticidade fenotípica em táxons de vertebrados.

Táxon	Manifestação de plasticidade fenotípica	Autor
Peixes	Mostra alta plasticidade fenotípica em várias características da história de vida	Karjanailen <i>et al.</i> (2016)
Amphibia	Ela tem um papel ubíquo na produção de mudanças plásticas adaptativas e não-adaptativas sob variação de temperatura	Urban <i>et al.</i> (2014)

<b>Reptilia</b>	Ela tem um papel ubíquo na produção de mudanças plásticas adaptativas e não-adaptativas sob variação de temperatura	Urban <i>et al.</i> (2014) Noble <i>et al.</i> (2018)
<b>Aves</b>	Como as cores da plumagem são usadas para atrair aves fêmeas para acasalar, as mudanças nos padrões da plumagem podem ser impulsionadas pela plasticidade fenotípica	Price (2006)
<b>Mamíferos</b>	Há algumas evidências de que as respostas à variação climática são fenotipicamente plásticas adaptativas	Boutin & Lane (2013)
<b>Humanos</b>	Responde a diferentes fatores, como exercício, altitude, nutrição, temperatura, espaço e viagens	Geurts <i>et al.</i> (2006) Asea & DeMaio (2007) Radakovic <i>et al.</i> (2007)

### 5.8 Peixes

Os peixes apresentam alta plasticidade fenotípica em várias características da história de vida em relação às variações ambientais abióticas e bióticas (KARJANAILEN *et al.*, 2016). Um exemplo notável são os peixes anfíbios. Este grupo que engloba mais de 200 espécies, em 17 ordens de peixes, apresenta plasticidade fenotípica fisiológica adaptativa para viver tanto em ambientes aquáticos como terrestres.

### 5.9 Amphibia

A plasticidade fenotípica tem um papel ubíquo na geração de mudanças plásticas adaptativas e não-adaptativas sob variação de temperatura em Amp-

hibia. No entanto, a mudança plástica adaptativa muitas vezes contribui para suavizar os efeitos de variações climáticas (URBAN *et al.*, 2014).

### 5.10 Reptilia

Como frequentemente ocorre com os anfíbios, Reptilia também apresenta variação de plasticidade fenotípica ubíqua sob variação climática. Por exemplo, dados de 175 espécies de répteis mostraram que a temperatura afeta a plasticidade fenotípica nesses organismos (NOBLE *et al.*, 2018). A plasticidade fenotípica tem um papel ubíquo na geração de mudanças plásticas adaptativas e não-adaptativas em Reptilia sob variação climática. No entanto, a mudança plástica adaptativa muitas vezes contribui para suavizar a variação climática para espécies de Reptilia (URBAN *et al.*, 2014; NOBLE *et al.*, 2018).

### 5.11 Aves

Price (2006) revisou a plasticidade fenotípica em cores de plumagem de aves. As cores da plumagem são utilizadas na sinalização social, atraindo as aves fêmeas para o acasalamento. Assim, as cores da plumagem estão sujeitas a uma forte seleção sexual direcional. A plasticidade fenotípica é uma das maneiras pela qual a mudança genética nos padrões de plumagem (e outras características) pode ser conduzida (PRICE, 2006). Em 47 anos de estudos sobre adaptabilidade comportamental climática do chapim-real no Reino Unido, Charman-

tier *et al.* (2008) detectaram uma rápida resposta fenotípica plástica adaptativa: os pássaros não variavam em suas respostas comportamentais às variações ambientais. Possivelmente, a resposta comportamental pode ser fixada na população.

### 5.12 Mamíferos

Dados sobre a evolução da plasticidade fenotípica em mamíferos são escassos. No entanto, há algumas evidências de que as respostas às variações climáticas são fenotipicamente plásticas adaptativas (BOUTIN & LANE, 2013). Estima-se que 62% das mudanças na data de parto em uma população de esquilos vermelhos *Tamiasciurus hudsonicus* (Rodentia: Sciuridae) foram devidas à plasticidade (MERILÄ & HENDRY, 2014).

### 5.13 Humanos

A plasticidade fenotípica no desempenho humano em resposta ao exercício, altitude, nutrição, temperatura, viagens espaciais é um tema de grande interesse (GEURTS *et al.*, 2006; ASEA & DeMAIO, 2007; RADAKOVIC *et al.*, 2007). A plasticidade fenotípica influencia a disparidade racial encontrada na determinação do QI observada em estudos populacionais realizados nos EUA (PIGLIUCCI, 2001).

## 5.14 Plantas

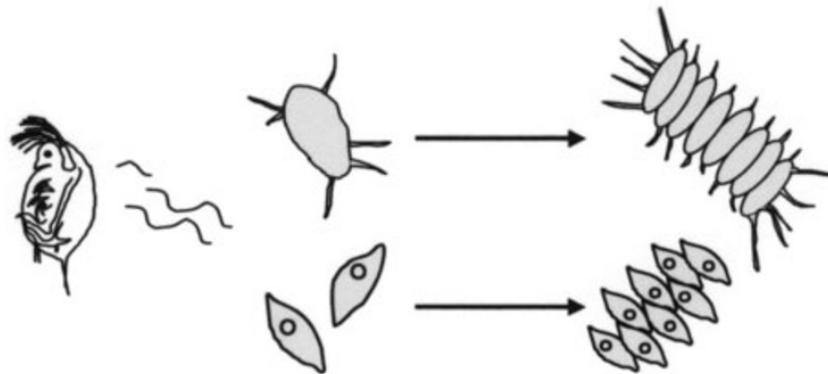
Existe uma considerável plasticidade fenotípica em plantas (Tabela 4). Por exemplo, Gratani (2014) listou 60 espécies de angiospermas e gimnospermas para as quais a plasticidade fenotípica evoluiu sob a influência de fatores climáticos.

**Tabela 4.** Manifestações de plasticidade fenotípica em táxons de plantas, moneras, protistas e fungi.

<b>Táxon</b>	<b>Manifestação de plasticidade fenotípica</b>	<b>Autor</b>
<b>Algas</b>	Algas coralinhas amplamente distribuídas são mais propensas a apresentar plasticidade fenotípica	Ragazzola <i>et al.</i> (2013)
<b>Fungos</b>	Eles são considerados bons modelos para investigar a natureza adaptativa da plasticidade fenotípica devido a várias razões	Slepecky & Starmer (2009)
<b>Líquens</b>	Supõe-se ser seletivamente vantajosa, uma vez que são organismos de crescimento lento	Sojo <i>et al.</i> (1997)
<b>Musgos</b>	Experimentos de transplante mostraram variação nas características da história de vida, tanto pela plasticidade genética quanto pela fenotípica	Hassel <i>et al.</i> (2005) Hedderson & Longton (2008)
<b>Samambaias</b>	Mais frequente em gradientes altitudinais	Scheneller & Liebsty (2007)
<b>Gimnospermas e angiospermas</b>	Exibem mais variação genética do que plasticidade fenotípica	Reich <i>et al.</i> (2003)

### 5.15 Algas

Algas coralinas amplamente distribuídas são mais propensas a apresentar plasticidade fenotípica. É o caso de experimentos de transplante de algas coralinas que apresentaram respostas de plasticidade ao CO<sub>2</sub> ambiental (RAGAZZOLA *et al.*, 2013). Lürling (2003) mostrou que nenhuma espécie de alga verde, com ou sem prolongamentos espinhosos, muda sua morfologia na presença de *Daphnia* (Figura 4).



**Figura 4.** Transformação de colônia unicelular induzida por *Daphnia* em *Desmodesmus subspicatus* (desenhado após Hessen & Van Donk (1993)) e *Scenedesmus obliquus*. Figura de Lürling (2003, p. 88).

### 5.16 Fungos

Várias espécies de fungos são fenotipicamente plásticas (SLEPECKY & STARMER, 2009, e referências contidas nele). *Candida albicans* (Saccharomyceta-

les: Saccharomycetaceae), por exemplo, apresentou plasticidade fenotípica epigenética, que promoveu adaptação dentro do hospedeiro.

#### 5.17 Líquens

A plasticidade fenotípica é considerada seletivamente vantajosa para os líquens porque são organismos de crescimento lento (SOJO *et al.*, 1997). No entanto, a plasticidade fenotípica nesses organismos era pouco conhecida até um artigo de 1997 explorando sua ocorrência em uma espécie de líquen (PINTADO *et al.*, 1997). Atualmente, estudos sobre plasticidade em líquens ainda são escassos na literatura.

#### 5.18 Musgos

Experimentos de transplante com uma espécie de musgo apontaram que a adaptação e a expansão da distribuição podem ocorrer por brotos, cujo crescimento é plástico (HASSEL *et al.*, 2005). Além disso, experimentos de transplante recíproco em três espécies de musgos mostraram variação nas características da história de vida, tanto pela plasticidade genética quanto pela fenotípica (HEDDERSON & LONGTON, 2008).

### 5.19 *Samambaias*

Um estudo genético com populações de samambaias, em gradiente altitudinal nos Alpes Suíços, mostrou a presença de plasticidade fenotípica, uma vez que não houve correlação substancial entre variações genética e fenotípica. No entanto, em comparação com uma população italiana com distribuição altitudinal, duas populações espanholas de samambaias e várias espécies herbáceas apresentaram uma correlação significativa entre plasticidades genética e fenotípica (SCHENELLER & LIEBSTY, 2007, e referências). Em estudos semelhantes com populações de gimnospermas e angiospermas, Reich *et al.* (2003, e referências contidas nele) mostraram que havia mais variação genética do que plasticidade fenotípica.

### 5.20 *Gimnospermas e angiospermas*

A grande revisão sobre plasticidade fenotípica em gimnospermas e angiospermas trouxe uma lista de 60 espécies, sendo a maioria (56) espécies de angiospermas (GRATANI, 2014).

### 5.21 *Algumas consequências ecológicas e evolutivas da plasticidade fenotípica para animais e plantas*

Além da importância de compreender a ecologia e evolução da plasticidade fenotípica, também é importante compreender o seu papel nas interações

ecológicas e na evolução (AGRAWAL, 2001; MINELLI & FUSCO, 2010; MOCZEK, 2015).

Uma vez que os requisitos essenciais para a manutenção da vida são profundamente afetados pela temperatura, os animais e as plantas evoluíram pela plasticidade e evolução genética morfofisiológica e de mecanismos comportamentais para manter a temperatura corporal estável. O interesse nas consequências das mudanças climáticas globais para a biodiversidade em seus múltiplos aspectos é de fundamental importância devido ao impacto drástico previsto sobre animais e plantas. O destino de indivíduos, populações e interações de espécies em comunidades e ecossistemas pode ser profundamente afetado pela mudança de temperatura global.

A variação da temperatura é, portanto, um fator importante na ecologia evolutiva da plasticidade fenotípica. Um levantamento sobre estudos experimentais em 12 espécies de plantas sugeriu que o aumento da plasticidade conduz a adaptação ao crescimento da variação climática na natureza (MOCZEK, 2015). Esses resultados são promissores devido aos efeitos previstos do aumento do aquecimento global. Assim, fortes evidências sugerem que a plasticidade fenotípica é essencial para a adaptação às mudanças climáticas e ao aumento da variabilidade climática. Além disso, a evolução da plasticidade fenotípica sob variação de temperatura afeta da aptidão individual à estrutura e funções dos ecossistemas (ver Vásquez *et al.* (2015) e referências contidas nele).

## 6 Conclusões

Salientamos a seguinte conclusão de Whitman & Agrawal (2009, p. 22) sobre a importância de reconhecer e estudar a plasticidade fenotípica na biologia evolutiva:

A plasticidade fenotípica é importante porque expande a teoria evolutiva 'genocêntrica' existente, produzindo um paradigma abrangente para explicar a vida na Terra. A plasticidade já foi considerada 'ruído', mas agora é amplamente reconhecida como potencialmente adaptativa em uma ampla gama de circunstâncias. Como acontece com qualquer grande mudança no pensamento científico, a plasticidade fenotípica engendra novas ideias, levando-nos a fazer novas perguntas e testar hipóteses que de outra forma não seriam examinadas, conduzindo-nos a novas e produtivas percepções científicas.

Mais especificamente, a plasticidade fenotípica foi generalizada, possuindo também implicações importantes para a medicina, agricultura, pecuária e para o manejo e conservação da vida selvagem.

O momento parece propício para pensarmos em algumas questões relevantes quanto à ecologia e evolução da plasticidade, como: 1) Existe correlação entre a complexidade cerebral e a plasticidade comportamental?; 2) Os organismos com ciclos de vida complexos são mais plásticos do que os organismos com ciclos de vida simples?; 3) Os organismos que vivem em ambientes instáveis são mais plásticos do que aqueles que vivem em ambientes estáveis?; 4) A adaptação a novos ambientes é mais rápida pela plasticidade fenotípica do que pela

evolução genética?; e 5) Os animais e plantas marinhos são mais plásticos do que os terrestres?

Apesar do atual interesse de biólogos evolucionistas sobre a plasticidade fenotípica, ainda há controvérsias e divergências entre os pesquisadores sobre como detectá-la, debates sobre questões teóricas e empíricas sobre os mecanismos genéticos subjacentes e como a seleção natural pode afetá-la em ambientes variáveis (ver VIA *et al.* (1995) para uma revisão). Esses autores apontaram três questões principais potencialmente capazes de resolver o debate: (1) a influência dos pressupostos teóricos e da estrutura do modelo na compreensão da plasticidade fenotípica; (2) as questões genéticas subjacentes à expressão da plasticidade fenotípica em ambientes variáveis; e (3) a ação da seleção natural na plasticidade fenotípica nos ambientes.

Embora haja enormes esforços teóricos e empíricos despendidos por ecólogos evolucionistas, questões fundamentais sobre a natureza evolutiva da plasticidade fenotípica estão longe de serem resolvidas. Em vez disso, elas revelam como a busca para entender como a plasticidade fenotípica em ambientes cambiantes está evoluindo.

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao organizador Maxwell Moraes de Lima Filho pelo convite e oportunidade de participar deste número de *Helius*. O primeiro autor é grato a Sam Scheiner pelos esclarecimentos conceituais. O Conselho Nacional de De-

envolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) forneceu uma bolsa de pesquisador visitante a RPM. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) forneceu uma bolsa de pós-doutorado a RLM. Este artigo é uma contribuição ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará (UFC).

## Referências

AGRAWAL, A. A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, v. 294, n. 5541, p. 321-26, 2001. DOI: 10.1126/science.1060701.

ASEA, A. A. A. & De MAIO, A. *Heat-shock Proteins: Potent Mediators of Inflammation and Immunity*. First ed. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2007.

AULD, S. K. J. R.; & TINSLEY, M. C. The evolutionary ecology of complex life-cycle parasites: linking phenomena with mechanisms. *Heredity*, v. 114, n. 2, p. 125-32, 2015. DOI: 10.1038/hdy.2014.84.

BORGES, R. M. Plasticity comparisons between plants and animals: Concepts and mechanisms. *Plant Signaling & Behavior*, v. 3, n. 6, p. 367-75, 2008. DOI: 10.4161/psb.3.6.5823.

BOURDEAU, P. E.; BUTLIN, R. K.; BRÖNMARK, C.; EDGEL, T. C.; HOVERMAN, J. T. & HOLLANDER, J. What can aquatic gastropods tell us about phenotypic plasticity? A review and meta-analysis. *Heredity (Edinb.)*, v. 115, n. 4, p. 312-21, 2015. DOI: 10.1038/hdy.2015.58.

BOUTIN, S.; & LANE, J. E. Climate change and mammals: evolutionary versus plastic responses. *Evolutionary Applications*, v. 7, n. 1, p. 29-41, 2013. DOI: 10.1111/eva.12121.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *Advances in Genetics*, v. 13, p. 115-53, 1965. DOI: 10.1016/S0065-2660(08)60048-6.

CALIXTO-BOTÍA, I. & SÁNCHEZ, J. A. A case of modular phenotypic plasticity in the depth gradient for the gorgonian coral *Antillologorgia bipinnata* (Cnidaria: Octocorallia). *BMC Evolutionary Biology*, v. 17, n. 55, p. 55-63, 2017. DOI: 10.1186/s12862-017-0900-8.

CHARMANTIER, A.; McCLEERY, R. H.; COLE, L. R.; PERRINS, C.; KRUK, L. E. B. & SHELDON, B. C. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, v. 320, n. 5877, p. 800-3, 2008. DOI: 10.1126/science.1157174.

CHEANG, C. C.; TSANG, L. M.; CHU, K. H.; CHENG, I. & CHAN, B. K. K. Host-Specific Phenotypic Plasticity of the Turtle Barnacle *Chelonibia testudinaria*: A Widespread Generalist Rather than a Specialist. *Plos One*, v. 8, n. 3, p. 1-12, 2013. DOI:10.1371/journal.pone.0057592.

CHEVIN, L. M. & HOFFMANN, A. A. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 372, n. 1723, 20160138, 2017. DOI: 10.1098/rstb.2016.0138.

CRISPO, E.; DiBATTISTA, J. D.; CORREA, C.; THIBERT-PLANTE, X.; MCKELLAR, A. E.; SCHWARTZ, A. K.; BERNER, D.; De LEÓN, L. F. & HENDRY, A. P. The evolution of phenotypic plasticity in response to anthropogenic disturbance. *Evolutionary Ecology Research*, v. 12, n. 1, p. 47-66, 2010.

DeLONG, J. P.; FORBES, V. E.; GALIC, N.; GILBERT, J. P.; LAPORTE, R. G.; PHILIPS, J. S. & VAVRA, J. M. How fast is fast? Ecoevolutionary dynamics and rates of change in populations and phenotypes. *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 2, p. 573-81, 2016. DOI: 10.1002/ece3.1899.

DUNCAN, E. J.; GLUCKMAN, P. D. & DEARDEN, P. K. Epigenetics, plasticity, and evolution: how do we link epigenetic change to phenotype? *Journal of Ex-*

*perimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, v. 322, n. 4, p. 208-20, 2014. DOI: 10.1002/jez.b.22571.

EMLLEN, D. J. The evolution of Animal Weapons. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 39, n. 1, p. 387-413, 2008. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173502.

FIERST, J. L. A history of phenotypic plasticity accelerates adaptation to a new environment. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 24, n. 9, p. 1992-2001, 2011. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2011.02333.x.

FITZPATRICK, B. M. Underappreciated consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. *International Journal of Ecology*, v. 2012, n. 256017, p. 1-12, 2012. DOI: 10.1155/2012/256017.

FLATT, T. The evolutionary genetics of canalization. *Quartely Review of Biology*, v. 80, n. 3, p. 287-316, 2005. DOI: 10.1086/432265.

FORDAYCE, J. A. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, v. 209 (Pt 12), p. 2377-83, 2016. DOI: 10.1242/jeb.02271.

FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations, and species. *Heredity*, v. 115, n. 4, p. 276-84, 2014. DOI:10.1038/hdy.2014.92.

FUSCO, G. & MINELLI, A. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, v. 365, n. 1540, p. 547-56, 2010. DOI: 10.1098/rstb.2009.0267.

GABRIEL, W. & LYNCH, M. The selective advantage of reaction norm for environmental tolerance. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 5, n. 1, p. 41-9, 1992. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1992.5010041.x.

GARLAND, T. Jr. & KELLY, S. A. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology*, v. 209 (Pt 12), p. 2344-61, 2006. DOI: 10.1242/jeb.02244.

GEURTS, A. M.; COLLIER, L. S.; GEURTS, J. L.; OSETH, L. L.; BELL, M. L.; MU, D.; LUCITO, R.; GODBOUT, S. A.; GREEN, L. E.; LOWE, S. W.; HIRSCH, B. A.; LEINWAND, L. A. & LARGAESPADA, D. A. Gene mutations *and* genomic rearrangements *in the mouse as a result of transposon mobilization from chromosomal concatemers*. *Plos Genetics*, v. 2, n. 9, p. 1413-23, 2006. DOI: 10.1371/journal.pgen.0020156.

GIBERT, P.; CAPY, P.; IMASHEVA, A.; MORETEAU, B.; MORIN, J. P.; PÉTAVY, G. & DAVID, J. R. Comparative analysis of morphological traits among *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*: genetic variability, clines and phenotypic plasticity. *Genetica*, v. 120, 1-3, p. 165-79, 2004. DOI: 10.1023/B:GENE.0000017639.62427.8b.

GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, v. 2014, 208747, p. 1-17, 2014. DOI: 10.1155/2014/208747.

GRENIER, S.; BARRE, P. & LITRICO, I. Phenotypic plasticity and selection: nonexclusive mechanisms of adaptation. *Scientifica*, v. 2016, 7021701, p. 1-9, 2016. DOI: 10.1155/2016/7021701.

HASSEL, C.; PEDERSEN, B. & SÖDERSTRÖM, L. Changes in life-history traits in an expanding moss species: phenotypic plasticity or genetic differentiation? A reciprocal transplantation experiment with *Pogonatum dentatum*. *Ecography*, v. 28, n. 1, p. 71-80, 2005. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.03910.x.

HEDDERSON, T. A. & LONGTON, R. E. Local adaptation in moss life histories: population-level variation and a reciprocal transplant experiment. *Journal of Bryology*, v. 30, n. 1, p. 1-11, 2008. DOI: 10.1179/174328208X282175.

HENDRY, A. P. Key Questions on the Role of Phenotypic Plasticity in Eco-Evolutionary Dynamics. *Journal of Heredity*, v. 107, n. 1, p. 25-41, 2016. DOI: 10.1093/jhered/esv060.

HESSELBERG, T. The mechanism behind plasticity of web-building behavior in an orb spider facing spatial constraints. *Journal of Arachnology*, v. 42, n. 3, p. 311-4, 2014. DOI: 10.1636/J14-05.1.

HUEY, R. B.; CARLSON, M.; CROZIER, L.; FRAZIER, M.; HAMILTON, H.; HARLEY, C.; HOANG, A. & KINGSOLVER, J. R. Plants Versus animals: Do they deal with stress in different ways? *Integrative and Comparative Biology*, v. 42, n. 3, p. 415-23, 2002. DOI: 10.1093/icb/42.3.415.

KALISZ, S. & KRAMER, E. M. Variation and constraint in plant evolution and development. *Heredity*, v. 100, n. 2, p. 171-7, 2008. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800939.

KARJANAILEN, J.; URPANEN, O.; KESKINEN, T.; HUUSKONEN, H.; SARVALA, J.; VALKEAJÄRVI, P. & MARJOMÄKI, T. J. Phenotypic plasticity in growth and fecundity induced by strong population fluctuations affects reproductive traits of female fish. *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 3, p. 779-90, 2016. DOI: 10.1002/ece3.1936.

LIN, Y.; CHEN, Z. X.; OLIVER, B. & HARBINSON, S. T. Microenvironmental gene expression plasticity among individual *Drosophila melanogaster*. *G3 (Bethesda)*, v. 6, n. 12, p. 4197-210, 2016. DOI: 10.1534/g3.116.035444.

LÜRLING, M. Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive morphology. *Annales of Limnologie - International Journal of Limnology*, v. 39, n. 2, p. 85-101, 2003. DOI: 10.1051/limn/2003014..

MERILÄ, J. & HENDRY, A. P. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, v. 7, n. 1, p. 1-14, 2014. DOI: 10.1111/eva.12137.

MINELLI, A. & FUSCO, G. Developmental plasticity and the evolution of animal complex life cycles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 365, 1540, p. 631-40, 2010. DOI: 10.1098/rstb.2009.0268.

MOCZEK, A. P. Phenotypic plasticity and diversity in insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 365, 1540, p. 593-603, 2010. DOI: 10.1098/rstb.2009.0263.

MOCZEK, A. P. Developmental plasticity and evolution—quo vadis? *Heredity*, v. 115, n. 4, p. 302-5, 2015. DOI: 10.1038/hdy.2015.14.

NAYA, D. E.; LARDIES, M. A. & BOZINOVIC, F. Physiological and life-history plasticity in a harvestman species: Contrasting laboratory with field data. *Annales Zoologici Fennici*, v. 54, 5-6, p. 293-300, 2017. DOI: 10.5735/086.054.0502.

NETTLE, D. & BATESON, M. Adaptive developmental plasticity: what is it, how can we recognize it and when can it evolve? *Proceedings of the Royal Society B*, v. 282, 1812, 20151005, 2015. DOI: 10.1098/rspb.2015.1005.

NICOGLU, A. The evolution of phenotypic plasticity: Genealogy of a debate in genetics. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, v. 50, 2015, p. 67-76, 2015. DOI: 10.1016/j.shpsc.2015.01.003.

NOBLE, D. W. A.; STENHOUSE, V. & SCHWAMZ, L. E. Developmental temperatures and phenotypic plasticity in reptiles: a systematic review and meta-analysis. *Biological Review of Cambridge Biology Society*, v. 93, n. 1, p. 72-97, 2018. DOI: 10.1111/brv.12333.

PALACIO-LÓPEZ, K.; BECKAGE, B.; SCHEINER, S. & MOLOFSKY, J. The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: a synthesis. *Ecology and Evolution*, v. 5, n. 16, p. 3389-400, 2015. DOI:10.1002/ece3.1603.

PFENNIG, D. W.; WUND, M. A.; SNELL-ROOD, E. C.; TAMI CRUICKSHANK, T.; CARL, D.; SCHLICHTING, C. D. & MOCZEK, A. P. Phenotypic plasticity's

impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 25, n. 8, p. 459-67, 2010. DOI: 10.1016/j.tree.2010.05.006.

PIERSMA, T. & DRENT, J. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 18, n. 5, p. 228-33, 2003. DOI: 10.1016/S0169-5347(03)00036-3.

PIGLIUCCI, M. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends in Ecology and Evolution*, v. 11, n. 4, p. 168-73, 1996. DOI: 10.1016/0169-5347(96)10008-2.

PIGLIUCCI, M. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. 1<sup>st</sup> ed. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press, 2001, p. 328.

PIGLIUCCI, M.; MURREN, C. J. & SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, v. 209 (Pt 12), p. 2362-7, 2006. DOI: 10.1242/jeb.02070.

PINTADO, A.; VALLADARES, F. & SANCHO, L. G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in North- and South-facing populations. *Annals of Botany*, v. 80, n. 3, p. 345-53, 1997. DOI: 10.1006/anbo.1997.0453.

PRICE, T. D. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. *Journal Experimental Biology*, v. 209 (Pt 12), p. 2368-76, 2006. DOI: 10.1242/jeb.02183.

RADAKOVIC, S. S.; MARIC, J.; SUBARTOVICH, M. & RADJEN, S. Effects of Acclimation on Cognitive Performance in Soldiers during Exertional Heat Stress. *Military medicine*, v. 172, n. 2, p. 133-6, 2007. DOI: 10.7205/milmed.172.2.133.

RAGAZZOLA, F.; FOSTER, L. C.; FORM, A. U.; BÜSCHER, J.; HANSTEAN, T. H. & FIETZKE, J. Phenotypic plasticity of coralline algae in a high CO<sub>2</sub> world. *Ecology and Evolution*, v. 3, n. 10, p. 3436-46, 2013. DOI:10.1002/ece3.723.

REICH, P. B.; WRIGHT, I. J.; CAVENDER-BARES, J.; CRAINE, J. M.; OLEKSYN, J.; WESTOBY, K. M. & WALTERS, M. B. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Science*, v. 164 (S3), S143-S164, 2003. DOI: 10.186/374368.

REUSCH, T. B. H. Climate change in the oceans: evolutionary versus phenotypically plastic responses of marine animals and plants. *Evolutionary Applications*, v. 7, n. 1, p. 104-22, 2014. DOI: 10.1111/eva.12109.

SCHEINER, S. M. & LYMAN, R. F. The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 2, n. 2, p. 95-107, 1989. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1989.2020095.x.

SCHEINER, S. M.; BARFIELD, M. & HOLT, R. D. The genetics of phenotypic plasticity. XV. Genetic assimilation, the Baldwin effect, and evolutionary rescue. *Ecology and Evolution*, v. 7, n. 21, p. 1-16, 2017. DOI: 10.1002/ece3.3429.

SCHENELLER, J. & LIEBSTY, B. Patterns of variation of a common fern (*Athyrium filix-femina*; Woodsiaceae): population structure along and between altitudinal gradients. *American Journal of Botany*, 94(6), p. 965-71, 2007. DOI: 10.3732/ajb.94.6.965.

SLEPECKY, R. A. & STARMER, W. T. Phenotypic plasticity in fungi: a review with observations on *Aureobasidium pullulans*. *Mycologia*, v. 101, n. 6, p. 823-32, 2009. DOI: 10.3852/08-197.

SOJO, F.; VALLADARES, F. & SANCHO, L. G. Structural and physiological plasticity enables the lichen *Catillaria corymbosa* to colonize different microhabitats in Maritime Antarctica. *Bryologist*, v. 100, n. 2, p. 171-9, 1997. DOI: 10.2307/3244046.

SPRINGER, N. M. & SCHMITZ, R. J. Exploiting induced and natural epigenetic variation for crop improvement. *Nature Reviews Genetics*, v. 18, n. 9, p. 563-75, 2017. DOI: 10.1038/nrg.2017.45.

TREWAVAS, A. Plant Intelligence. *Naturwissenschaften*, v. 92, n. 9, p. 401-13, 2005. DOI: 10.1007/s00114-005-0014-9.

URBAN, M. C.; RICHARDSON, J. L. & FREIDENFELDS, N. A. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*, v. 7, n. 1, p. 88-103, 2014. DOI: 10.1111/eva.12114.

VÁSQUEZ, D. P.; GIANOLI, E.; MORRIS, W. F. & BOZINOVIC, F. Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, v. 92, n. 1, p. 22-42, 2015. DOI: 10.1111/brv.12216.

VIA, S.; GOMULKLEWICZ, R.; De JONG, G.; SCHEINER, S. M.; SCHLICHTING, C. D. & VAN TIENDEREN, P. H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 10, n. 5, p. 212-7, 1995. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)89061-8.

VINEY, D. & DIAZ, M. Phenotypic plasticity in nematodes: Evolutionary and ecological significance. *Worm*, v. 1, n. 1, p. 98-106, 2012. DOI: 10.4161/worm.21086.

WEST-EBERHARD, M. J. *Developmental plasticity and evolution*. 1<sup>st</sup> ed. New York, NY: Oxford University Press, 2003.

WHITMAN, D. W. & AGRAWAL, A. A. What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? In: WHITMAN, D. W. & ANANTHAKRISHNA, T. N. (Eds.). *Phenotypic plasticity of insects: Mechanisms and consequences*. USA: Science Publishers, 2009, p. 1-63.

YOUNG, K. V. The Selective Value of Bacterial Shape. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, v. 70, n. 3, p. 660-703, 2006. DOI: 10.1128/MMBR.00001-06.



Esta obra está licenciada sob a licença [Creative Commons Atribuição – Não Comercial 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).