



UMA BREVE REVISÃO SOBRE OS AVANÇOS CONSTITUCIONAIS NA BIOLOGIA EVOLUTIVA: PARTE I¹

Rogério Parentoni Martins

Doutor em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas (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

Resumo

Construtos (estruturas que formam a estrutura de uma teoria, *e.g.*, conceitos, definições, fatos, modelos, hipóteses) em qualquer ciência evoluem à medida que evidências teóricas e empíricas se sucedem no tempo. Nessa breve revisão, eu abordo a evolução da estrutura construtural ou constitutiva atual da biologia evolutiva, focalizando os avanços conceituais mais importantes sobre os quais se acumularam evidências teóricas e empíricas que ampliaram o entendimento da estrutura científica da biologia evolutiva. Esses avanços se deram por meio da evolução de construtos cunhados no passado, mas que adquiriram papel de relevância para a estrutura da biologia evolutiva atual, por exemplo, epigenética, canalização e assimilação. Outros cunhados mais recentemente, como teoria de redes e genômica, ainda necessitam integrar de forma efetiva a estrutura da biologia evolutiva. O objetivo da parte I desse trabalho é o de apresentar sumariamente os principais eventos e autores responsáveis pela introdução da ideia de evolução na biologia; evidenciar as diferenças entre os modelos kuhniiano de revolução científica e lakatosiano de progresso cien-

Abstract

Constructs (structures that form the framework of a theory, *e.g.*, concepts, definitions, facts, models, hypotheses) in any science evolve as theoretical and empirical evidence succeed over time. In this brief overview, I address the evolution of the current construtural structure of evolutionary biology by focusing on the most important conceptual advances on which theoretical and empirical evidence has accumulated that broadened the understanding of the scientific structure of evolutionary biology. These advances took place through the evolution of constructs coined in the past, but which acquired a role of relevance to the structure of current evolutionary biology, for example epigenetics, canalization and assimilation. Other more recently coined, for example, network theory and genomics, still need to effectively integrate the framewok of evolutionary biology. The purpose of part I of this work is to briefly present the main events and authors responsible for introducing the idea of evolution in biology; to evidence the differences between the Kuhnian models of scientific revolution and the Lakatosian model of cumulative scientific

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 pelo autor.

tífico cumulativo, concluindo que em biologia evolutiva o progresso conceitual segue o modelo lakatosiano, muito embora o modelo kuhniano tenha tido maior aceitação entre os historiadores de ciência e filósofos da biologia. Finalmente, discuto os avanços conceituais em biologia evolutiva, comparando as quatro sínteses elaboradas a partir de 1930 até os dias atuais.

Palavras-chave: Programa de Pesquisa. Biologia Evolutiva. Estrutura Constitutiva. Síntese Moderna. Síntese Evolutiva Ampliada. Síntese Integrada.

progress, concluding that in evolutionary biology the conceptual progress follows the Lakatosian model, even though the Kuhnian model has had greater acceptance among science historians and biology philosophers. Finally, I discuss conceptual advances in evolutionary biology, comparing the four syntheses developed from 1930 to the present day.

Keywords: Research program. Evolutionary biology. Constructural structure. Modern Synthesis. Extended Evolutionary Synthesis. Integrated Synthesis.

“[...] Conceitos tendem a evoluir com o tempo e, portanto, confusão e controvérsias inúteis podem ser evitadas olhando para suas linhagens”
(JACKSON, 2009)

1 Introdução

A origem ocidental da ideia de evolução é atribuída a Anaximandro, o primeiro a conceber uma teoria de evolução semelhante à de Darwin (TREVISANATO, 2016). Anaximandro influenciou Aristóteles, este considerado o maior filósofo e naturalista de todos os tempos (ROMANES, 1891; OSBORNE, 1913). Por sua vez, Aristóteles criou uma “taxonomia” baseada na perfeição, organizando os animais em inferiores e superiores e produziu também, dessa maneira, uma teoria evolutiva (DUNN, 2006). No entanto, embora tenha sido reconhecido por Aristóteles, o princípio de seleção natural foi pouco compreendido por ele (DARWIN, 1990). Apesar disso, a influência científica de Aristóteles na

biologia foi mantida até a ocorrência da chamada “revolução Darwiniana” (MAYR & PROVINE, 1998 e referências citadas no livro).

Embora na concepção de alguns biólogos evolutivos a teoria darwiniana representasse mudança de paradigma na biologia evolutiva no sentido kuhnia-no (*e.g.*, MAYR, 1972; GHISELIN, 1998; PIGLIUCCI 2007; 2009; AVISE, 2014), a partir de filósofos gregos antigos e biólogos evolutivos (*e.g.*, Anaximandro, Aristóteles, de Vries, Bateson, Morgan, Lamarck e Darwin), o desenvolvimento de teorias da evolução e a criação de novos construtos relacionados a elas ocorreram de uma forma gradual, contínua e sob muita controvérsia (ver OSBORNE, 1913 para uma análise detalhada sobre os principais idealizadores da ideia de evolução durante o período pré-Darwiniano; MAYR & PROVINE, 1998 e referências citadas no livro, para análises detalhadas do impacto do darwinismo até a síntese moderna (SM) e as controvérsias sobre aceitação da seleção natural como mecanismo promotor da evolução).

Somente após Darwin e Mendel, iniciou-se o desenvolvimento de um arcabouço teórico e um programa de pesquisas, que foi adquirindo consistência empírica, baseado na expansão do significado de construtos, elaboração de novos construtos, formulação de modelos matemáticos, aplicação de estatística, experimentos e produção de um grande número de evidências empíricas a favor do gradualismo darwiniano até a consolidação da chamada síntese evolutiva (ver MAYR & PROVINE, 1998 e referências citadas no livro). No entanto, o arcabouço da síntese evolutiva ou síntese moderna (SM), baseado em uma abordagem genecêntrica, começou recentemente a ser criticado por supostamente

não incluir ou considerar seriamente os construtos julgados necessários para expandir seu arcabouço (*e.g.*, PIGLIUCCI 2007; 2009; NOBLE, 2015), como será discutido mais a frente.

Vários filósofos da biologia discutiram sobre a estrutura teórica da teoria evolutiva (*e.g.*, TUOMI, 1981; LLOYD, 1988 e referências citadas no livro; PIGLIUCCI & KAPLAN, 2006). No entanto, a maioria deles discute o status científico da biologia evolutiva, se há ou não leis na biologia, além de justificação e confirmação da teoria. Lloyd (1988), por exemplo, compara vários modelos epistemológicos sobre a estrutura teórica da evolução, advogando a favor do uso do modelo de “visão semântica da estrutura da teoria” para compreender a estrutura da teoria evolutiva. Porém, do ponto de vista da compreensão sobre a operação da teoria na prática da pesquisa científica, o conteúdo do livro é inacessível à maioria dos biólogos interessados em evolução, mesmo para aqueles que possuem conhecimento elementar de filosofia da ciência. Além disso, parece que a discussão de certos filósofos e evolucionistas sobre a evolução constitutiva, significado e restrições da aplicação dos vários construtos, que suportam a estrutura teórica da biologia evolutiva, está em segundo plano, exceto para alguns considerados construtos-chave, *e.g.*, seleção e adaptação (HULL, 1980; MAYR, 1982; PIGLIUCCI & KAPLAN, 2006) e aptidão (SOBER, 1994; ARIEW & LEWONTIM, 2004; ABRAMS, 2009; ORR, 2009; RAMSEY & PENCE, 2013).

Minha abordagem neste trabalho examina brevemente os avanços da evolução constitucional da biologia evolutiva de modo acessível a biólogos em geral, especialmente evolucionistas, interessados em entender a mencionada

importância dos construtos para interpretação inambígua das evidências empíricas. Antes, porém, abordarei brevemente dois modelos epistemológicos bem conhecidos pelos filósofos da ciência, talvez nem tão conhecidos por biólogos evolutivos, mas opostos em seu objetivo comum de descrever o modo como a biologia evolutiva progride teórica e empiricamente.

2 Revolução conceitual kuhniana ou desenvolvimento constitutivo programático lakatosiano da biologia evolutiva?

Construtos são os alicerces sobre os quais hipóteses e teorias científicas são edificadas para construir uma estrutura preditiva que mantenha o *modus operandi* de um “paradigma” ou “programa de pesquisa”. O *modus operandi* de um paradigma é a “ciência normal” (KUNH, 1962). “Ciência normal” é o conjunto de hipóteses, teorias, evidências empíricas e métodos científicos produzidos sob os auspícios do paradigma atual; entretanto, assim que esse paradigma for rompido, outro o substituirá. A ruptura não ocorre simplesmente devido à existência de “anomalias” (evidências que aparentemente não se enquadram no paradigma). Após longos períodos com inúmeras tentativas fracassadas de resolver tais “anomalias”, surge uma sensação de crise, indicando que talvez o “paradigma” esteja errado. Entretanto, um “paradigma” não será removido se não houver um “paradigma” melhor para substituí-lo. Assim, a substituição de um “paradigma” (revolução científica) não é trivial e pode levar muito tempo de operação da “ciência normal” até que o novo “paradigma” seja amplamente

aceito pela comunidade científica, seguido por outro período de operação da “ciência normal” orientada pelo novo “paradigma”. Um exemplo de tal revolução científica na astronomia foi a substituição do sistema cosmológico ou de Ptolomeu pelo sistema cosmológico de Copérnico (KUNH, 1962).

O outro modelo epistemológico bem conhecido sobre a estrutura e funcionamento da pesquisa científica é o “programa de pesquisa” com sua “metodologia do programa de pesquisa científica” (LAKATOS, 1983). Dentro da estrutura do “programa de pesquisa” de Lakatos, várias teorias testáveis são produzidas, cada uma das quais contém um “núcleo duro”, irrefutável, que compreende proposições convencionalmente aceitas pelos membros da comunidade científica. Em torno desse núcleo, “giram” hipóteses auxiliares que funcionam como um “cinturão” de proteção para o “núcleo” irrefutável. Quando uma teoria é refutada, apenas as proposições de seu “núcleo duro” permanecem válidas. Críticas feitas por cientistas que participam de um programa de pesquisa são direcionadas às hipóteses auxiliares, que podem ser modificadas ou substituídas. No entanto, essas modificações são guiadas por princípios heurísticos contidos nas proposições do “núcleo duro”. O progresso teórico de um programa de pesquisa ocorrerá se a nova teoria puder resolver quaisquer anomalias que a teoria que ela substituiu não conseguiu (MUSGRAVE & PIDGEN, 2016). A próxima etapa é a de testar de forma independente as previsões extraídas das novas hipóteses (testar as previsões da teoria, para Lakatos). Porém, uma teoria é um arcabouço de constituição linguística verbal e/ou matemática, com sintaxe e semântica específicas para um determinado domínio do conhecimento. Dessa for-

ma, ela não pode ser testada a menos que seja por meio de metodologias linguísticas para avaliar sua consistência e coerência. O que pode ser testado empiricamente são as previsões tiradas de hipóteses (afirmações de conteúdo empírico) consistentes com o quadro teórico. Por fim, o progresso empírico de um programa de pesquisa ocorre por meio da confirmação de pelo menos uma das previsões. Este é o *modus operandi* do programa de pesquisa lakatosiano. No estudo de caso da “revolução” copernicana, defendida por Kuhn, Lakatos & Zahar (1976) discutem como a “metodologia do programa de pesquisa científica” pode explicar a substituição do sistema cosmológico ptolomaico geocêntrico pelo sistema cosmológico heliocêntrico de Copérnico (detalhes em MUSGRAVE & PIDGEN, 2016). Segundo Lakatos, ao contrário de uma revolução científica kuhniana, que se baseia em argumentos histórico-psicológicos, a substituição do programa de pesquisa de Ptolomeu pelo programa de pesquisa de Copérnico ocorreu devido a um processo racional. No entanto, o modelo epistemológico “revolução científica”, e sua proposta de mudança de paradigma, foi o mais aceito em várias áreas do conhecimento científico, inclusive por pesquisadores da biologia evolutiva (e.g., MAYR, 1972; GHISELIN, 1998; PIGLIUCCI, 2007; 2009; KOONIN & WOLF, 2012; AVISE, 2014).

Finalmente, pretendo mostrar que o progresso da evolução constitutiva em biologia evolutiva ocorreu e ocorre de acordo com o modelo lakatosiano. Eu mostrarei como a revisão e o estabelecimento de novos construtos acontecem sucessivamente à medida que o “programa de pesquisas” se amplia por meio do acréscimo de novas evidências empíricas experimentais e teóricas. Eu come-

çarei apresentando a estrutura constitutiva básica do darwinismo comparando-a com as estruturas constitutivas das quatro sínteses até então propostas para a biologia evolutiva. Em seguida mostrarei a relação de continuidade e expansão dos significados dos principais construtos que as integram no arcabouço atual da biologia evolutiva. No entanto, a estrutura atual da biologia evolutiva é complexa, contém vários tipos de interações entre construtos correlatos, que dentro do escopo desse estudo seria quase impossível abordá-la em todos os detalhes. Por isso, minha opção foi considerar principalmente os construtos mais importantes tratados pelo darwinismo, síntese moderna (SM), síntese evolucionária ampliada (SEA) e síntese integrada (SI) (Tabela 1).

Tabela 1. Descrição dos construtos que fazem parte da estrutura científica da biologia evolutiva. Em negrito, estão os construtos discutidos na SEA e na SI que supostamente não estão adequadamente integrados ao darwinismo e a SM e porque deveriam fazer parte da SEA e da SI. Veja o texto para uma discussão crítica sobre a participação dos construtos em cada uma das abordagens do programa de pesquisa em biologia evolutiva.

Construtos evolutivos	Darwinismo	Síntese Moderna (SM)	Síntese Ampliada (SEA)	Síntese Integrada (SI)
Mutação		X	X	X
Varição	X	X	X	X
Variabilidade	X	X	X	X
Seleção	X	X	X	X
Paleontologia	X	X	X	
Deriva genética		X	X	X
Contingência	X	X	X	X
Microevolução	X	X	X	X
Macroevolução	X	X	X	
Genética Quantitativa		X	X	
Especiação	X	X	X	

Variação geográfica	X	X	X	
Evo-Devo		X	X	X
Evolução genômica		X	X	X
Teoria de redes		X	X	
Epigenética		X	X	X
Teoria da complexidade		X	X	
Plasticidade e acomodação		X	X	X
Teoria da seleção multi-nível		X	X	X
Construção de nicho	X	X	X	X
Evolucionabilidade & Modularidade		X	X	X
Ecologia	X	X	X	X
Princípio da Relatividade Biológica		X		X
Teoria do Replicador		X	X	X

3 O programa de pesquisa darwiniano e as quatro sínteses constitutivas da biologia evolutiva

Além do programa de pesquisas darwiniano foram propostas mais quatro sínteses: a síntese moderna, que devido a diferentes ênfases durante seu período de consolidação, pode ser dividida em duas sínteses distintas (1930-1937; 1937-1950); a SEA e a SI.

O programa de pesquisa darwiniano compreende oito proposições principais, retiradas de "A origem das espécies" (KUTCHERA & NIKLAS, 2004):

1. Os atos sobrenaturais do Criador são incompatíveis com os fatos empíricos da natureza;
2. Toda a vida evoluiu de um ou alguns tipos simples de organismos;
3. As espécies evoluem a partir de variedades pré-existentes por meio da seleção natural;
4. O nascimento de uma espécie é gradual e de longa duração;
5. Táxons superiores (gêneros, famílias etc.) evoluem pelos mesmos mecanismos responsáveis pela origem das espécies;
6. Quanto maiores as semelhanças entre os táxons, mais intimamente eles estão evolutivamente relacionados e menor o tempo de divergência a partir de seu último ancestral comum;
7. A extinção é principalmente o resultado da competição interespecífica;
8. O registro geológico está incompleto: a ausência de formas de transição entre espécies e táxons superiores se deve a lacunas em nosso conhecimento atual.

A primeira proposição darwiniana está fora do domínio científico e, portanto, não pode ser considerada hipótese de conteúdo empírico da qual é possível extrair previsões empiricamente testáveis.

Até o momento, não houve previsões de hipóteses alternativas que tenham sido testadas cientificamente sobre a evolução da diversidade que não sejam de origem monofilética (no entanto, ver RAUP & VALENTINE, 1983); portanto, a proposição darwiniana parece permanecer irrefutável.

A seleção natural também permanece o principal processo que resulta em mudança evolutiva, embora outros eventos (por exemplo, deriva genética e

contingência) também possam causar mudança evolutiva. No entanto, o escopo empírico da seleção como um processo causal é mais importante do que os outros processos (*e.g.*, ENDLER, 1988).

A microevolução em nível individual, além de ser considerada o principal resultado da modificação fenotípica, ainda é considerada a principal causa de especiação (ORR & SMITH, 1998); mas a cladogênese por meio da seleção de espécies também é possível ao longo do tempo geológico (GOULD & ELDREDGE, 1977; no entanto, ver PENNELL *et al.*, 2014 e LIEBERMAN & ELDREDGE, 2014 para uma resposta a PENNELL *et al.*, 2014).

Darwin propôs uma ligação entre micro e macroevolução ao combinar seu “princípio de divergência” com a extinção, ligação que faz sentido de acordo com resultados de pesquisas atuais (REZNICK & RICKLEFS, 2009). Por meio da convergência evolutiva, equivalentes ecológicos (espécies fenotipicamente semelhantes, que não são relacionadas filogeneticamente, mas que evoluíram em ambientes ecologicamente semelhantes) apresentam alto grau de similaridade fenotípica, como certos mamíferos encontrados em florestas tropicais equatoriais africanas (Congo) e brasileira (Amazônia) (MEGGERS *et al.*, 1973).

Embora a competição interespecífica seja um mecanismo que pode resultar em extinção e divergência de populações de espécies (*e.g.*, BENGTSSON, 1989), predação (*e.g.*, DOHERTY *et al.*, 2016) e parasitismo (*e.g.*, KOOP *et al.*, 2016) também podem resultar no mesmo efeito, retendo assim o argumento darwiniano sobre o papel das interações, especialmente a competição, na promoção da divergência e extinção (REZNICK & RICKLEFS, 2009). No entanto, a

ação dessas interações é muito mais frequente em níveis locais. Extinções em escalas geográficas ocorrem por meio de desastres ambientais e/ou amplas mudanças climáticas (*e.g.*, ERWIN, 2001).

A primeira parte da oitava proposição darwiniana ainda se mantém, mas não é verdade que a ausência de formas transicionais se deve a uma falta de conhecimento; mas podem ser devido à cladogênese e, em alguns casos, à falta de condições ambientais apropriadas para que ocorra a fossilização.

Finalmente, por meio de uma abordagem abrangente e detalhada, Kutchera & Niklas (2004) mostraram que, mesmo com o considerável progresso constitutivo e empírico da evolução devido à síntese moderna (SM), os princípios fundamentais apresentados por Darwin em “A Origem das Espécies” permanecem válidos. Esse é um bom exemplo da ‘resistência’ teórica do programa de pesquisa darwiniano. Como Ruse (2011) apropriadamente reconhece e conclui: “O darwinismo já ultrapassou o prazo de validade? Ainda não!”

Apesar da proposição de Mayr (1982), sobre o status de teoria para seleção natural, a seleção natural não deve ser considerada uma teoria porque é mais bem identificada como um processo (um conjunto de eventos que produzem um resultado). A seleção natural é, portanto, a ocorrência de eventos externos interconectados que atuam sobre fenótipos afetando diferencialmente suas probabilidades de sobrevivência e/ou reprodução, em contextos populacionais e intergeracionais. Descendência com modificação, microevolução, macroevolução e especiação são os resultados (ou produtos) do processo de seleção natural, e também não devem ser consideradas teorias. As cinco teorias de Mayr tam-

bém não são conceitos. Além disso, apesar da afirmação de Kutchera & Niklas (2004), a seleção natural não é um conceito, sendo mais bem descrita como um processo que resulta em mudanças evolutivas que serão discutidas a seguir.

Com as duas primeiras sínteses (1930-1950), que constituíram a SM, o “cinturão protetor” do programa de pesquisa darwiniano passou por importantes acréscimos. O primeiro, de 1930 a 1937, foi influenciado principalmente pelos estudos de Fisher, Haldane e Wright, que integraram as genéticas quantitativa e teórica e a seleção natural. O segundo, de 1937 a 1950, foi influenciado por Dobzhansky, Goldsmith, Huxley, Simpson, Schmalhausen e Stebbins, que abordaram controvérsias envolvendo especiação, variação geográfica e expansão de modelos de genética quantitativa (MAYR & PROVINE, 1998; ARNOLD, 2014).

Pigliucci (2007; 2009) descreveu brevemente a história conceitual do darwinismo, a SM e sua SEA. Este autor afirmava que uma mudança de paradigma na biologia evolutiva nunca ocorreu, exceto quando a teologia natural foi substituída pelas ciências empíricas em meados do século XIX. No entanto, ao contrário da afirmação de Pigliucci, uma mudança de paradigma nunca ocorreu na biologia porque o progresso científico na biologia evolutiva é mais bem caracterizado como um “programa de pesquisa” Lakatosiano do que como um “paradigma” kuhniano. Dessa forma, ao contrário da afirmação de Mayr (1993), endossada por Pigliucci (2007), a SM não é e não deve ser caracterizada como um “paradigma”, uma vez que se encaixa melhor no modelo de “programa de pesquisa” (LAKATOS, 1983).

Em seu livro sobre a história da genética e da biologia evolutiva entre 1859 e 2010, Avise (2014) relata o que considera as 70 mudanças de “paradigma” com base no modelo de revolução científica de Kuhn (1962). Sua análise de mudança de paradigma inclui um índice de impacto que cada mudança de paradigma teve na genética evolutiva, com pontuações de 1 a 10 indicando o estágio de mudança em que um paradigma está (onde 1 indica um impacto limitado à genética evolutiva, envolvendo apenas o código genético e 10 indica um impacto fundamental na genética evolutiva, envolvendo uma mudança total de paradigma, apenas material genético).

A pontuação 1, atribuída ao código genético, se deve ao fato de apenas duas evidências apresentarem alterações no código genético universal (o DNA mitocondrial em mamíferos apresentando várias diferenças moleculares e a descoberta de adições no genoma mitocondrial de vários táxons). A pontuação 10, atribuída ao material genético, se deve ao fato de que o DNA, em vez das proteínas, ter sido completamente reconhecido como portador da informação hereditária. Essa descoberta teve um impacto profundo na genética evolutiva.

Embora reconheça que nem todos os paradigmas que relata se ajustam perfeitamente ao modelo kuhniano de revolução científica, Avise afirma que todos eles representaram um impacto distinto no progresso da genética evolutiva. No entanto, os dois exemplos acima podem ser interpretados não como uma mudança de paradigma, mas como uma mudança, em parte, da estrutura do programa de pesquisa evolutiva; ambos fazem parte do “cinturão” de proteção das premissas fundamentais básicas da SM. Assim, o que Avise (2014) descreve

muito bem são principalmente mudanças no “cinturão de proteção” do “núcleo irrefutável” das teorias da biologia evolutiva, em vez de mudanças de paradigma. Finalmente, considerando que a análise de todas as 70 mudanças de paradigma propostas no livro de Avise está além do escopo do presente estudo, apenas duas foram selecionadas arbitrariamente para análise: especiação adaptativa e deriva continental.

De fato, foi importante ampliar o conhecimento sobre a especiação adaptativa para além da especiação alopátrica clássica, reconhecendo que o processo também pode ocorrer em simpatria, por meio de mecanismos ecológicos e comportamentais, como várias evidências têm mostrado desde 2005. No entanto, dado o curto tempo que a especiação simpátrica vem sendo considerada um mecanismo válido de especiação, resta determinar o quão comum é essa modalidade de especiação e qual é sua base genética (WOLINSKY, 2010). Atribuindo uma pontuação de 2 a esse modo de especiação, Avise reconhece que a mudança de paradigma ainda está em sua fase inicial. No entanto, a transição dessa fase inicial para as futuras fases empíricas, experimentais, teóricas e conceituais adicionais se ajustaria melhor ao modelo epistemológico lakatosiano do que ao kuhniano.

A teoria da deriva continental lida com a evolução geofísica da crosta terrestre com base no movimento das placas tectônicas que separam os continentes (MARTIN, 1961). Foi incorporada à biologia evolutiva *ad hoc* como um “modo de translação” (PICKETT *et al.*, 2007), uma vez que se percebeu sua importância tanto na explicação da evolução da diferenciação dos organismos por isolamen-

to geográfico quanto na convergência evolutiva entre táxons não relacionados (equivalentes ecológicos), como discutido acima. Entretanto, Avise considera corretamente que a teoria tem um baixo impacto na genética evolutiva (pontuação 2), exceto por ajudar a compreender a ampla distribuição geográfica de grupos de organismos. No entanto, essa teoria também possui uma importância específica para a ecologia evolutiva e o fenômeno da convergência evolutiva. Curiosamente, além das identidades geológicas semelhantes entre os continentes, a convergência evolutiva foi uma das evidências de que a massa continental monolítica original teorizada, chamada Pangeia, foi clivada e separada por meio de movimentos da crosta terrestre. Na verdade, este é um caso que não se ajusta totalmente ao conceito de mudança de paradigma, como Avise alertou. Nesse caso, a deriva dos continentes (em sua versão de tectônica de placas) como uma teoria auxiliar (ou “modo de translação”, PICKETT *et al.*, 2007) da evolução orgânica em grande escala poderia ser considerada uma mudança de paradigma na área das ciências geofísicas (MARX & BORNMANN, 2013).

Até agora, as estruturas científicas do darwinismo e da MS foram apresentadas. A terceira e quarta sínteses – SEA (PIGLIUCCI 2007; 2009) e SI (NOBLE, 2015) – embora possuam mérito no que diz respeito a inclusão de alguns construtos na estrutura conceitual da MS, que têm sido empiricamente comprovados com maiores detalhes na atualidade, são propostas ainda incipientes. Como tal, carecem de consistência, como demonstram as duas sínteses anteriores, indispensável para serem aceitas pela maioria dos membros da comunidade da biologia evolutiva como ampliações necessárias da SM.

Pigliucci discute os construtos da biologia evolutiva que, para ele, não foram considerados seriamente na SM. Evo-devo, genômica, teoria de redes, herança epigenética, teoria da complexidade, contingência, construção de nicho, evolucionabilidade e modularidade e ecologia estão entre as abordagens que atualmente têm se desenvolvido teórica e empiricamente, devendo, portanto, ser consideradas na SEA como uma ampliação da SM (detalhes em PIGLIUCCI 2007; 2009, Figura 1, Tabela 1; consulte também JABLONKA, 2017 para uma forte defesa da herança epigenética e sua inclusão na SM).

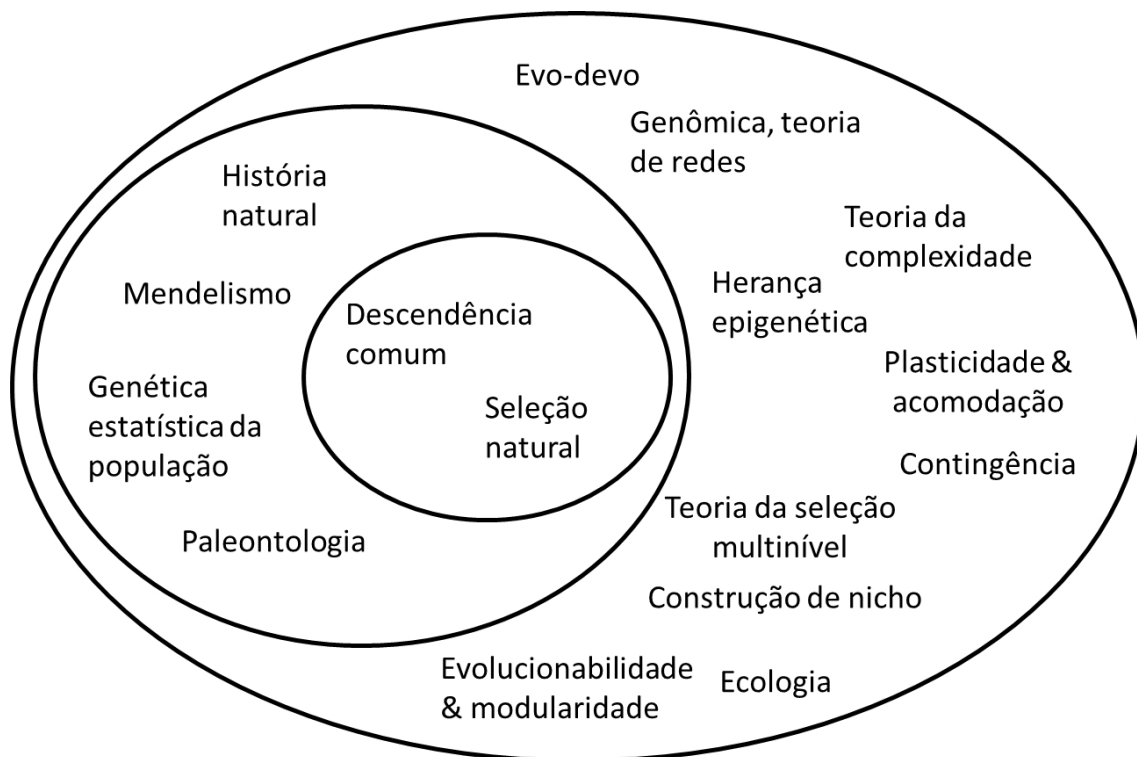


Figura 1: Representação conceitual da expansão contínua da teoria evolutiva em termos de ideias, fenômenos estudados e campos de investigação. A menor elipse representa o darwinismo original, a elipse intermediária representa a SM e a maior elipse representa a SEA (de PIGLIUCCI, 2009).

Há uma visão mais radical na quarta síntese (SI) que propõe a substituição do que se denomina “paradigma genecêntrico” (NOBLE, 2015). Noble considera que a herança epigenética, o princípio da realidade biológica, a seleção multinível e a evolução genômica supostamente não se enquadram no arcabouço construtivo da SM. Com base nisso, uma alternativa seria substituir o arcabouço construtivo da SM por sua “Síntese Integrada” (SI) (NOBLE, 2015, Figura 2, Tabela 1). No entanto, a SI compartilha com a SEA propostas de inclusão dos construtos da teoria evo-devo, plasticidade e acomodação, herança epigenética, seleção multinível, evolução genômica, construção de nicho e evolucionabilidade. As únicas duas construções diferentes incluídas na SI são o princípio da relatividade biológica e a teoria do replicador. Portanto, a SI de Noble não é suficientemente diferente da SEA para reivindicar uma síntese integrada separada, nem para supostamente substituir a SM. Finalmente, como será discutido a seguir, as reivindicações tanto da SEA (ampliação) quanto da SI (substituição) não parecem convincentes. A pesquisa feita no âmbito do programa de pesquisa da SM aborda todos os construtos que estão supostamente ausentes em seu arcabouço.

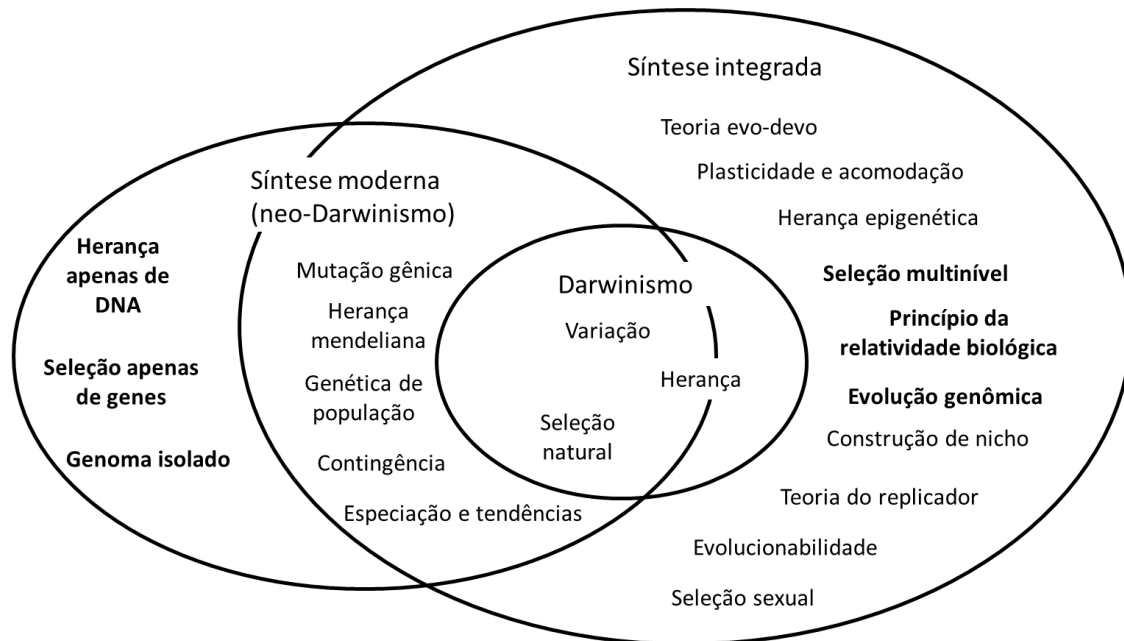


Figura 2: Diagrama ilustrando as definições de darwinismo, a síntese moderna (neodarwinismo): e a síntese integrada (de NOBLE, 2015). O diagrama é derivado da apresentação de Pigliucci & Müller (2010) de uma síntese ampliada. Todos os elementos também estão presentes em seu diagrama. As diferenças são: (1) os elementos que são incompatíveis com a Síntese Moderna são mostrados em negrito à direita; (2) as razões da incompatibilidade são apresentadas nos três elementos em negrito correspondentes à esquerda. Essas três suposições da síntese moderna estão além do alcance do que é necessário para estender ou substituir a síntese moderna; (3) como consequência, a síntese moderna é mostrada como uma oval que se estende para fora do intervalo da síntese ampliada, que, portanto, se torna uma substituição em vez de uma ampliação. Figura de Noble (2015).

Como um marco importante na discussão sobre a estrutura constitutiva da SM, vale a pena discutir o debate estimulado pela revista *Nature* entre os defensores da SE e os defensores da SM (LALAND *et al.*, 2014; WRAY *et al.*, 2014, ver também PIEVANI, 2016).

O principal argumento de Laland *et al.* (2014) é que os organismos são construídos durante o desenvolvimento e que esse desenvolvimento não é apenas programado por genes. Fortes evidências empíricas vêm de disciplinas e ci-

ências relacionadas à biologia do desenvolvimento, genômica, epigenética, ecologia e ciências sociais. O que os autores consideram ser uma falha da SM é a falta de reconhecimento de como o desenvolvimento físico influencia a origem da variação; como o ambiente influencia diretamente os personagens (plasticidade fenotípica); como os organismos modificam o ambiente e influenciam sua própria evolução e a de outros organismos (construção de nicho); e a ocorrência da transmissão citoplasmática intergeracional de características fenotípicas (herança extra-genética ou epigenética; consulte a revisão de Pisco *et al.* (2016) para uma abordagem histórica e para a unificação conceitual das epigenéticas de Waddington e molecular). Enquanto os darwinistas da SM consideram tudo isso como resultados evolutivos, os “estensionistas” consideram tudo isso também como a causa da evolução.

Os principais argumentos dos neodarwinistas da SM são que gerações de biólogos evolutivos têm contribuído para a ampliação da SM, portanto, a ampliação proposta pelos ‘estensionistas’ não é necessária. Em outras palavras: “toda ciência é uma ampliação de alguma forma do que existia anteriormente, ou você não está fazendo progresso. Mas eu vejo tudo isso como adição de nuances e detalhes, ao invés de derrubá-la de qualquer forma fundamental” (SAMUEL SCHEINER, comunicação pessoal), nomeadamente a identificação do DNA como matéria-prima para a variação das características fenotípicas e para a transmissão hereditária das características e, principalmente, a discussão sobre o gene como unidade de seleção e seleção de parentesco, ou seja, a ocorrência de seleção de características que afetam parentes.

As três principais razões apontadas por Wray *et al.* (2014) que demonstram a não necessidade de ampliação da SM são: (1) os biólogos evolutivos vêm estudando a construção de nichos há um século, ou seja, o *feedback* entre organismos e ambiente; (2) a plasticidade fenotípica também foi estudada por biólogos evolutivos que documentaram muitos casos de variação fenotípica causada pelo ambiente; e (3) estudos sobre biologia do desenvolvimento.

Arnold (2014) também não considerou a SEA em seu recente artigo sobre evolução – “Evolução fenotípica: síntese em andamento”. Talvez Arnold considere irrelevante ampliar a SM conforme proposto por Pigliucci (2007; 2009), e concorde com os argumentos de Samuel Scheiner.

Embora seja verdade que os proponentes da SM estejam certos em afirmar que os biólogos evolutivos também abordam plasticidade fenotípica, biologia do desenvolvimento e construção de nicho, seu principal foco de interesse ainda é predominantemente “centrado no gene”, enquanto esses outros aspectos são secundários em termos de interesse (LALAND *et al.*, 2014). Portanto, apesar do status científico da ampliação da SEA (e da SI), com a abrangência de termos ainda em sua infância, o movimento de chamar a atenção para esses fenômenos como resultados e causas da mudança evolutiva se justifica, dadas as evidências empíricas que se acumulam.

Um resultado positivo dessas discussões pode, em um futuro próximo, ser uma maior compreensão das causas mais importantes da SM, por isso não é cientificamente saudável ignorar ou simplesmente tentar desacreditar propostas

que não se enquadram no programa científico vigente. Além disso, essas discussões mostram a vitalidade científica da biologia evolutiva.

No entanto, há detalhes que merecem comentários circunstanciais, como é o caso da seleção sexual discutida na SI. Conforme observado por Samuel Scheiner (comunicação pessoal), a seleção sexual está obviamente incluída na SM, ao contrário de Noble, que a colocou fora de sua SI. O caso é diferente, no entanto, para a seleção multinível, que é considerada por Noble como incompatível com a SM, mas que também foi tratada do ponto de vista da SM (*e.g.*, GOODNIGHT, 2013; 2015). Além disso, alguns adeptos da SM, embora entendam que o “efeito materno” (WOLF & WADE, 2009) evolui por meio da herança genética, admitem que pelo menos parte do “efeito materno” pode ser atribuível à herança epigenética (Michael J. Wade, comunicação pessoal). Esses e outros construtos serão discutidos em detalhes a seguir.

Ao ampliar o “domínio” de um programa de pesquisa (*sensu* PICKETT *et al.*, 2007) torna-se necessário revisar as bases estruturais (construtos) que mantêm a coesão interna (consistência lógica) e a consistência empírica das teorias e hipóteses que ele compreende. No entanto, pode haver também a necessidade de elaboração de novos construtos ou reintegração de pré-existentes (por exemplo, assimilação, acomodação, canalização e epigenética; WADDINGTON, 1953; 1959) que, no momento de sua elaboração, não encontraram espaço construtivo significativo dentro do escopo do programa da SM (ver LALAND *et al.*, 2015). É curioso que o construto de canalização não tenha encontrado espaço suficiente na biologia do desenvolvimento da SM, embora Waddington o tenha cunhado

para descrever a tendência do processo de desenvolvimento de produzir tecidos e órgãos claramente distintos. No entanto, sua importância foi grande para o desenvolvimento da genética quantitativa (WAGNER & ALTENBERG, 1996).

4 Revisão crítica dos construtos evolutivos incluídos nas quatro sínteses

Samuel Scheiner (comunicação pessoal) acredita que a seleção natural é, ao mesmo tempo, um princípio, um processo, um mecanismo, uma teoria, um conceito, um modelo e uma lei, dependendo do contexto e da forma como se quer usá-la. Além disso, processo e mecanismo são sinônimos para ele. No entanto, a não distinção entre esses atributos constitutivos pode causar dúvidas e confusão sobre a natureza e o funcionamento do programa de pesquisa em biologia evolutiva.

Pode ser útil, portanto, esclarecer as diferenças nas definições dos construtos acima, a fim de não causar confusão entre os leitores. Princípio, como o próprio nome indica, é o começo de algo. O início do universo foi o *Big Bang*. Desde o *Big Bang*, vários processos e mecanismos físico-químicos ocorreram a partir de combinações de elementos químicos elementares, que formaram a base inorgânica na qual a vida se originou e evoluiu. A origem da vida foi o surgimento da diversidade orgânica como consequência da diferenciação de processos, mecanismos e seus produtos inorgânicos (ver MOROWITZ, 2000). A partir dessa constituição orgânica, ao longo da história evolutiva, o processo de

seleção natural e a ocorrência de eventos aleatórios deram origem à diversificação e complexidade da diversidade biológica. Vários mecanismos intra (*e.g.*, mutações e desenvolvimento) e extra (*e.g.*, eventos climáticos e interações físico-químicas) do organismo participaram juntos como causas dessa diversificação evolutiva.

Considerando que o processo pode abranger vários mecanismos, a concepção filosófica cartesiana (mecanicismo) de que a natureza funcionaria como uma máquina e, portanto, a estrutura e o funcionamento dos organismos poderiam ser descritos dessa forma, era infundada, uma vez que os organismos não são projetados e concebidos como uma máquina de acordo com um determinado propósito, mas em vez disso resultam da evolução por meio da seleção natural, que não tem propósito algum. Nesse sentido, é importante lembrar que Darwin encontrou dificuldades em usar a metáfora da “seleção artificial” para caracterizar a seleção ocorrendo na natureza porque ela deixou espaço para críticas justamente sobre o propósito implícito na designação “seleção artificial”. Além disso, nesse contexto de uso de metáforas, faz todo o sentido lembrar a advertência de Jacob (1982): “a seleção natural não é engenheira”.

Embora o significado original de “orgânico” como um instrumento, atribuído a Aristóteles, tenha persistido até pelo menos a segunda metade do século XVIII, o termo passou a ser usado como uma qualificação para corpos ou organismos biológicos. Assim, era cada vez mais comum opor o orgânico ao mecânico, uma vez que o orgânico era considerado não redutível a uma máquina (FERRATER MORA, 2001). Mecanismo é geralmente definido como a união de

partes que combinadas dão movimento à engenhosidade ou à máquina. No entanto, mecanismo também pode ser definido como o conjunto de elementos que competem pela atividade de uma estrutura orgânica. Nesse caso, a seleção natural é um processo (ação contínua, realização contínua de alguma atividade promovida por meio de uma série de eventos), no qual participa um conjunto de funções físico-químicas e orgânicas, cujas interações resultam em mudança evolutiva fenotípica.

De forma muito simples, teoria poderia ser definida como “uma ideia que ainda não foi comprovada” (comunicação pessoal de João Luiz Bezerra, criança de seis anos). A seleção natural é uma construção teórica, incluída na estrutura do programa de pesquisa evolutiva, e é uma ideia com forte suporte empírico de mudança fenotípica produzida experimentalmente em laboratório e diretamente observada em campo em muitas espécies de organismos. O número de espécies de animais e plantas para as quais a seleção foi demonstrada é tão grande que poucos biólogos não deveriam acreditar que ela ocorre universalmente no mundo vivo. Essa universalidade “quase certa” do processo levou o evolucionista John Endler (1988) a afirmar que não é mais necessário demonstrar a ocorrência da seleção para que possamos ver sua importância, mas sim aprender porque a seleção ocorre mais frequentemente com certas características fenotípicas do que com outras.

No entanto, do ponto de vista dinâmico, a seleção é mais do que uma ideia que foi demonstrada empiricamente. A seleção é um processo complexo que produz padrões de mudança fenotípica recorrentes em todos os organis-

mos. Por esse motivo, o construto da seleção natural não deve ser usado como uma teoria, hipótese ou conceito simples ou complexo, mas como um processo que requer vários conceitos para ser descrito e compreendido. No entanto, embora eu tenha definido previamente a seleção de uma forma que considero satisfatória, a definição de Skinner (2015) me parece muito mais adequada e sucinta: “A seleção natural é um processo no qual fatores ambientais influenciam a sobrevivência ou o sucesso reprodutivo dos indivíduos que possuem diferentes fenótipos”. Raciocínio semelhante se aplica à consideração da seleção natural apenas como um modelo, porque sendo um processo sua dinâmica pode realmente ser caracterizada e compreendida também por meio de vários modelos adjuntos que representam partes do processo (*e.g.*, equação de melhoristas e um locus-dois alelos, Samuel Scheiner, comunicação pessoal).

Ainda não foi encontrada na biologia (se possível) uma lei que tenha amplitude universal, semelhante à lei da gravitação universal. Por exemplo, a chamada “lei metabólica”, embora revele um ajuste impressionante (0,75) da linha de declive de regressão simples entre o oxigênio metabólico consumido e a massa corporal de muitos animais e plantas (WEST *et al.*, 1997), também apresenta exceções [*e.g.*, preguiça significativamente menor do que o esperado – McNAB (1985); ariranha significativamente maior do que o esperado – IVERSEN (1972)]. Se considerarmos a definição estrita de lei – cujo estatuto é reconhecido por sua aplicação universal, sem exceções, como a lei da gravidade universal – a “lei metabólica” não pode ser considerada uma lei.

Contudo, se for considerada um padrão evolutivo (PIEVANI, 2016), embora não seja uma lei Newtoniana universal, pode ser geral o suficiente para ser considerada o que Pievani chama de uma configuração “semelhante a uma lei”: “é uma regularidade semelhante a uma lei observada (com diferentes graus de frequência) na história natural, compatível com outras”. No entanto, eu proponho que a iniciativa de busca de leis na biologia evolutiva seja abandonada, o progresso da qual segue, e seguirá, a descoberta de padrões gerais suficientes para perceber que a seleção natural resulta em padrões regulares de conjuntos distintos de mudanças fenotípicas no tempo e espaço.

A evolução também não deve ser considerada um sistema de teorias. De acordo com o Dicionário Internacional Webster: “Um sistema é uma agregação ou montagem de objetos unidos por alguma forma de interação regular ou interdependência”. Contudo, a filosofia básica dos sistemas é a de que nenhuma das unidades que constituem um sistema pode ser a base da qual as outras unidades são explicadas. De fato, seguindo essa definição, não é apropriado considerar a evolução como um sistema de teorias evolutivas. A seleção natural explica tanto a evolução (a própria mudança), a descendência com modificação, microevolução, macroevolução e especiação. Portanto, é a base a partir da qual essas outras unidades são explicadas. A esse respeito, a consideração de Lewis (1980) da evolução como um sistema de teorias também não se encaixa. Em contraste, Tuomi (1981) em seu “modelo dinâmico multiníveis” admite que a estrutura teórica da biologia evolutiva seja formada de diversos “programas de pesquisas” concorrentes, *sensu* lakatosiano. Esse modelo propõe que a estrutura

teórica da biologia evolutiva seja formada por quatro tipos de teorias: (1) a “metateoria” (seleção natural), que descreve apropriadamente seleção natural como um processo que vai do nível individual ao populacional; (2) as “teorias específicas”, que representam diferentes possibilidades lógicas de integrar o processo de seleção natural com outros fatores evolutivos (*e.g.*, a teoria genética da seleção combina seleção natural, genética Mendeliana e micromutações aleatórias); (3) os “modelos teóricos”, que são geradores de previsões e servem para testar logicamente as consequências de “teorias específicas” alternativas, definindo, por exemplo, quais resultados seriam produzidos por diferentes tipos de variação; e (4) as “subteorias”, que cobrem um domínio da realidade biológica, por exemplo, a paleontologia. Finalmente, o “modelo dinâmico multiníveis” assume que diversas etapas teóricas são necessárias para que o processo de seleção natural atinja o nível empírico. Embora esse modelo dinâmico seja compatível com a estrutura lakatosiana de “programa de pesquisas”, sua estrutura é tão complexa que dificilmente seria operacional na prática da pesquisa científica conduzida por biólogos evolutivos, mesmo por aqueles que tenham conhecimento elementar em filosofia da ciência, semelhante ao que ocorre com o modelo semântico advogado por Lloyd (1988), comentado acima.

O processo de seleção natural resulta em microevolução – modificação fenotípica gradual lenta ou rápida; a pressuposição de modificação fenotípica gradual lenta ou rápida contrasta com macroevolução (período de especiação abrupta por seleção de espécies), embora haja uma ligação conceitual entre as duas (ARNOLD *et al.*, 2001; REZNICK & RICKLEFS, 2009). Essa ligação concei-

tual pode ser fornecida pelo conceito de “paisagem adaptativa” de Simpson (ARNOLD *et al.*, 2001). Os modelos microevolutivos, que são preditivos da macroevolução, são aqueles que fornecem uma ligação entre essas duas perspectivas teóricas. As principais características desses modelos são a variância e covariância genéticas, o tamanho efetivo da população (N_{sub-e}) e a arquitetura da paisagem adaptativa (ARNOLD *et al.*, 2001). No entanto, a metáfora da “paisagem adaptativa” utilizada por Wrigth (genes e frequências genotípicas), e seguida por Simpson (características fenotípicas), trouxe bastante confusão a respeito do significado real da ação da seleção e deriva genética em promover evolução (ver PIGLIUCCI, 2014 para uma discussão sobre a evolução do entendimento sobre o significado da metáfora).

Embora a deriva genética aleatória tenha sido considerada um mecanismo evolutivo pelo qual modificações aleatórias nas frequências gênicas podem se manifestar fenotipicamente em populações com tamanho efetivo de população reduzido (N_{sub-e}) (HARE *et al.*, 2011), sua ocorrência é rara em comparação às mudanças direcionais causadas pela seleção. A raridade da ocorrência de deriva genética é supostamente devido ao 'amortecimento' do efeito das variações aleatórias nas frequências alélicas em grandes populações, o que torna seu efeito desprezível em comparação ao da seleção; ou seja, a probabilidade de fixar alelos por deriva genética em um curto período de tempo é considerada muito baixa para grandes populações. No entanto, com base em dados fósseis, Lande (1976) concluiu que a deriva genética aleatória pode desempenhar um papel importante na evolução fenotípica, mesmo em grandes populações.

Porém, a deriva genética não parece ser importante em populações subdivididas, nem mesmo em grandes populações. Um ano antes de sua morte, Provine (2014) publicou o livro “A falácia da deriva genética aleatória”, no qual criticava como o construto da deriva genética tornou-se indevidamente importante na genética de populações e na evolução. A descoberta mais eloquente de Provine foi que, começando com Fisher, todos os grandes nomes da genética de populações (*e.g.*, Wright, Haldane e Dobzhansky) usaram o construto para mostrar sua relevância para a genética evolutiva. A questão é que ninguém foi capaz de demonstrar a deriva genética. A principal razão é que todos que adotaram o construto como “carro-chefe” de seus experimentos seguiram o modelo do locus neutro “F” de Fisher. Assim como Fisher, os geneticistas que o sucederam reduziram a endogamia a um único locus com alelos neutros em um único cromossomo. No entanto, o efeito da endogamia resulta na perda de cromossomos e não de alelos em um locus neutro. Assim, os cromossomos foram ignorados em estudos de genética de populações, uma vez que o foco dos estudos passou a ser a aplicação do modelo do locus neutro “F” de Fisher. Consequentemente, também resultou no “banimento” dos cromossomos do desenvolvimento posterior da genética quantitativa. A depreciação da meiose como um mecanismo importante na produção de ampla variabilidade e endogamia em pequenas populações tem levado a genética de populações a uma espécie de “efeito gargalo”, reduzindo sua importância. De acordo com Provine (2014):

A genética de populações foi inventada por Fisher em 1922 e nunca foi alterada por geneticistas populacionais para refletir uma maior compreensão das causas reais da evolução, especialmente a meiose. Agora

sabemos muito sobre meiose. A genética de populações é irreal na biologia moderna.

Contudo, se for realmente verdade que a deriva genética não parece ser importante na genética de populações e na evolução, como Provine (2014) propôs em seu livro “A falácia da deriva genética aleatória”, o cerne da genética populacional evolutiva será fortemente abalado. Em nítido contraste, o geneticista populacional Michael Lynch, parafraseando o famoso aforismo de Dobzhansky, declarou: “Nada na evolução faz sentido, exceto à luz da genética de populações” (LYNCH, 2007). Esse contraste radical é de notável importância, mas está além do escopo desse estudo discuti-lo em profundidade. No entanto, o aforismo de Lynch parece um pouco exagerado, assim como o de Dobzhansky, porque é óbvio que há coisas que fazem sentido em biologia (por exemplo, em ecologia e fisiologia), independentemente da evolução e da genética de populações. Por outro lado, afirmar que a genética de populações é irreal contém uma dose excessiva de exagero. Em resposta à afirmação exagerada de Provine (2014), Samuel Scheiner (comunicação pessoal) afirma:

Will (Provine) funde a meiose, que é um processo que ocorre ao nível de uma única célula, com amostragem aleatória, um processo que ocorre no mínimo entre uma população de gametas. Ele confunde a simplificação matemática de um modelo de um locus com a complexidade da natureza. Nesse último caso, certamente existem modelos de deriva muito mais complicados que levam em consideração grupos de ligação e recombinação, embora não tenham sido feitos por Fisher, Wright ou Haldane. Eles são mais recentes. Will de alguma forma aceita a consanguinidade, mas não a deriva. O que está faltando é uma discussão clara de como os dois estão relacionados, mas não são idênticos. A consanguinidade pode resultar em deriva, mas você pode ter deriva sem consanguinidade e consanguinidade sem deriva, embora as condições para qualquer um sejam um pouco estreitas. [...] Nin-

guém contesta que a deriva pode acontecer. A única questão em disputa é o que é N-sub-e para a maioria das populações e, portanto, quão importante é o processo em populações naturais.

Outro construto muito discutido na biologia evolutiva que enfoca o acaso como importante, em certas circunstâncias, para causar mudança evolutiva, é a contingência. Contingência significa a influência de eventos fortuitos (não implica deriva genética) durante a história evolutiva, que pode mudar imprevisivelmente o curso da evolução: se fosse possível retroceder e repetir novamente a história da evolução orgânica – o experimento mental imaginado por Gould (1989) – a diversificação da diversidade biológica seria diferente do que podemos observar hoje. No entanto, ao contrário de Gould, existem aqueles que enfatizam a forte influência determinística da seleção natural no curso da história evolutiva. Aqueles que defendem a força da seleção natural (*e.g.*, CONWAY MORRIS, 2010) em superar os efeitos do acaso, argumentam que a seleção irá promover soluções idênticas em diferentes períodos da história evolutiva, independentemente dos eventos casuais. Ele destaca a evidência independente de convergência evolutiva que resultou em adaptações semelhantes, como as de certos mamíferos das florestas equatoriais africana (Congo) e brasileira (Amazônia) (MEGGERS *et al.*, 1973).

Blount (2017) acrescentou seu estudo experimental à sequência de estudos experimentais iniciados em 1988 por Richard Lenski sobre evolução experimental, para observações de milhares de gerações de *Escherichia coli*. No trabalho de Blount, o papel da contingência na evolução das adaptações torna-se evidente. No entanto, Conway Morris (2010) argumenta que a contingência seria

importante em uma escala de tempo geológica, enquanto a seleção natural seria importante em uma escala de tempo reduzida. Assim, a convergência evolutiva e a contingência operariam em escalas de tempo diferentes. No entanto, milhares de gerações somente, como no experimento de Blount (2017), não representariam uma escala de tempo geológica.

Agradecimentos: Agradeço a Maxwell Morais de Lima Filho, editor desse número especial, pelo convite; ao CNPq pela concessão da bolsa de pesquisador-visitante junto ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará (UFC).

Referências

ABRAMS, M. The unity of fitness. *Philosophy of Science*, v. 76, p. 750-61, 2009.

ARIEW, A. & LEWONTIN, R. C. The Confusions of Fitness. *British Journal for the Philosophy of Science*, v. 55, p. 347-63, 2004.

ARNOLD, S. J., PFENDER, M. E. & JONES, A. G. The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro and macroevolution. *Genetica*, 112-113, 9-32, 2001.

ARNOLD, S. J. Phenotypic evolution: The ongoing synthesis. *American Naturalist*, v. 183, p. 729-46, 2014.

AVISE, J. C. *Conceptual Breakthroughs in Evolutionary Genetics*. Academic Press, New York, 2014.

BENGTSSON, J. Interspecific competition increases local extinction rate in a metapopulation system. *Nature*, v. 340, p. 713-5, 1989.

BLOUNT, Z. D. Replaying evolution. *American Scientist*, v. 105, p. 156-65, 2017.

CONWAY MORRIS, S. Evolution: Like any other science, it is predictable. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 364, p. 133-45, 2010.

DARWIN, C. R. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Chicago: Encyclopedia Britannica, Inc., 1990.

DOHERTY, T. S.; GLEN, A. S.; NIMMO, D. G.; RITCHIE, E. G. & CHRIS R. DICKMAN, C. R. Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of National Academy of Science*, 2016. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1602480113.

DUNN, P. M. Aristotle (384–322 BC): philosopher and scientist of ancient Greece. *Arch Dis Child Fetal Neonatal*, v. 91, p. 75–7, 2006.

ENDLER, J. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press, 1988.

ERWIN, D. H. Lessons from the past: biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 98, p. 5399-403, 2001.

FERRATER MORA, J. *Dicionário de Filosofia*. São Paulo: Edições Loyola, 2001.

GHISELIN, M. T. The failure of morphology to assimilate Darwinism. *In: MAYR & PROVINE (eds.). The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1998, p. 180-93.

GOODNIGHT, C. J. On multilevel selection and kin selection: contextual analysis meets direct fitness. *Evolution*, v. 67, p. 1539-48, 2013.

GOODNIGHT, C. J. Multilevel selection theory and evidence: A critique of Gardner 2015. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 28, n. 9, p. 1734-46, 2015.

GOULD, S. J. & ELDREDGE, N. The tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, v. 3, p. 115-51, 1977.

GOULD, S. J. *Wonderful Life*. New York: Norton, 1989.

HARE, M. P.; NUNNEY, L.; SCHWARTZ, M. K.; RUZZANTE, D. E.; BURFORD, M.; WAPLES, R. S.; RUEGG, K. & PALSTRA, F. Understanding and estimating effective population size for practical application in marine species management. *Conservation Biology*, v. 25, p. 438-49, 2011.

HULL, D. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 311-32, 1980.

IVERSEN, J. A. Basal energy metabolism of mustelids. *Journal of Comparative Physiology*, 81, p. 341-4, 1972.

JABLONKA, E. The evolutionary implications of epigenetic inheritance. *Interface Focus*, v. 7, 2017: 20160135. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0135>

JACOB, F. *The Possible and the Actual*. Washington: University of Washington Press, 1982.

KOONIN, E. V. & WOLF, Y. I. Evolution of microbes and viruses: a paradigm shift in evolutionary biology? *Frontiers Cell Infection Microbiology*, 13 September 2012: <https://doi.org/10.3389/fcimb.2012.00119>.

KOPP, R. E.; KEMP, A. C.; BITTERMANN, K.; HORTON, B. P.; DONNELLY, J. P. W.; GEHRELS, R.; HAY, C. C.; MITROVICA, J. X.; MORROW, E. D. & RAHMSTORF, S. Temperature-driven global sea-level variability in the Common Era. *PNAS*, v. 113, n. 11, E1434-E1441, 2016.

KUNH, T. S. *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago: The University of Chicago Press, 1962.

KUTCHERA, U. & NIKLAS, K. J. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften*, v. 91, p. 255-76, 2004.

LAKATOS, I. *Philosophical Papers: Volume 1. The Methodology of Scientific Research Programmes*. Cambridge University Press, 1978.

LAKATOS, I. History of science and its rational reconstructions. In: HACKING, I. (org.). *Scientific Revolutions*. Hong-Kong: Oxford University, 1983.

LAKATOS, I & ZAHAR, E. Why Did Copernicus's Research Programme Supersede Ptolemy's? In: LAKATOS, I.; WORRALL, J. & CURRIE, G. (eds.). *The Methodology of Scientific Research Programmes: Philosophical Papers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1978, p. 168-92.

LALAND, K. N.; ULLER, T.; FELDMAN, M.W.; STERELNY, K.; MULLER, G. B; MOCZEK, A; JABLONKA, E & ODLING-SMEE, J. Does evolutionary theory needs a rethink? *Nature*, v. 514, p. 161-4, 2014.

LALAND, K. N.; ULLER, T.; FELDMAN, M.W.; STERELNY, K.; MULLER, G. B; MOCZEK, A; JABLONKA, E & ODLING-SMEE J. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society of London B*, v. 282, 2015: 20151019. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>.

LANDE, R. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution*, v. 30, p. 314-34, 1976.

LEWIS, R. S. Evolution as a system of theories. *Perspectives in Biology and Medicine*, v. 23, p. 551-72, 1980.

LIEBERMAN, B. S. & ELDREDGE, N. What is punctuated equilibrium? What is macroevolution? A response to Pennell *et al.* *Trends in Ecology and Evolution*, v. 29, p. 185-6, 2014.

LLOYD, E. *The Structure and Confirmation of Evolutionary Biology*. Westport, CT: Greenwood Press, 1988.

LYNCH, M. *Origins of Genome Architecture*. Sinauer Associates, Sunderland Mass, 2007.

MARTIN, H. The hypothesis of continental drift in the light of recent advances of geological knowledge in Brazil and Southwest Africa. *Geological Society of South Africa*, v. 7, p. 1-47, 1961.

MARX, W & BORNMANN, L. The emergence of plate tectonics and the Kuhnian model of paradigm shift: a bibliometric case study based on the Anna Karenina principle. *Scientometrics*, v. 94, p. 595-614, 2013.

MAYR, E. The nature of Darwinian revolution. *Science*, v. 176, p. 981-9, 1972.

MAYR, E. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard University Press, Cambridge, 1982.

MAYR, E. *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought*. Massachusetts: Harvard University Press, 1991.

MAYR, E. What was the evolutionary synthesis? *Trends in Ecology and Evolution*, v. 8, p. 31-3, 1993.

MAYR, E. & PROVINE, W. B. (eds.). *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, 1998.

McNAB, B. K. Energetics, population biology, and distribution of Xenarthrans, living and extinct. In: MONTGOMERY, G. G. (ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1985, p. 219-32.

MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S. & DUCKWORTH, W. D. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America*. Washington, D.C.: Smithsonian Institute, 1973.

MOROWITZ, H. L. *The Emergence of Everything: How the World Became Complex*. Oxford: Oxford University Press, 2000.

MUSGRAVE, A. & PIDGEN, C. Irme Lakatos. In: *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Stanford: Winter Edition, p. 1-67, 2016.

NOBLE, D. Evolution beyond neo-Darwinism: A new conceptual framework. *Journal of Experimental Biology*, v. 218, p. 7-13, 2015.

ORR, M. R. & SMITH, T. B. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 13, p. 502-6, 1998.

ORR, A. D. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Review Genetics*, v. 10, p. 531-9, 2009.

OSBORNE, H. F. *From the Greeks to Darwin: An Outline of the Development of the Evolution Idea*. Forgotten Books. London: MACMILLAN & CO., LTD, 1913.

PENNELL, M. W.; HARMON, L. J. & UYEDA, J. C. Is there room for punctuated equilibrium in macroevolution? *Trends in Ecology and Evolution*, v. 29, p. 23-32, 2014.

PICKETT, S. T. A.; JONES, C. G. & KOLASSA, J. *Ecological Understanding: The Nature of Theory and the Theory of Nature*. Academic Press, New York, 2007.

PIEVANI, T. How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns. *Evolutionary Biology*, v. 43, p. 446-55, 2016.

PIGLIUCCI, M. & KAPLAN, J. *Making sense of evolution: The conceptual foundations of evolutionary biology*. Chicago: University of Chicago Press, 2006.

PIGLIUCCI, M. Do we need a extended evolutionary theory? *Evolution*, v. 61, p. 2743-9, 2007.

PIGLIUCCI, M. The Year in Evolutionary Biology 2009. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 1168, p. 218–28, 2009.

PIGLIUCCI, M. Landscapes, surfaces, and morphospaces: What they are good for? In: SVENSSON, E. I. & CALSBEEK, R. (eds.). *The Adaptive Landscape in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press, 2014, p. 26-32.

PISCO, A. O; d'HÉROUËL, A. F. & HUANG, S. Conceptual confusion: the case of epigenetics. *bioRxiv*, 2016. DOI: 10.1101/123456.

PROVINE, W. B. The “Random Genetic Drift” Fallacy. *CreateSpace Independent Publishing Platform*, 2014.

RAMSEY, G. & PENCE, C. H. Fitness: Philosophical Problems. In: *Enciclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2013. DOI: 10.1002/9780470015902.a0003443.pub

RAUP, D. M. & VALENTINE, J. W. Multiple origins of life. *PNAS*, 80,10, 2981-4, 1983.

REZNICK, D. N. & RICKLEFS, R. E. Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, v. 457, p. 837–42, 2009.

ROMANES, G. J. Aristotle as a Naturalist. *The Contemporary Review*, v. LIX, 1891.

RUSE, M. Darwinism Past and Present: Is It Past Its “Sell-by” Date? *In: FASOLO, A. (ed.). The Theory of Evolution and its Impact.* Italia, Milan: Springer Verlag, 2011, p. 40-59.

SKINNER, M. K. Environmental Epigenetics and a Unified Theory of the Molecular Aspects of Evolution: A Neo-Lamarckian Concept that Facilitates Neo-Darwinian Evolution *Genome Biological. Evolution*, v. 7, p. 1296–1302, 2015.

SOBER, E. (ed.). *Conceptual Issues in Evolutionary Biology.* Massachusetts: A Bradford Book, MIT, 1994.

TREVISANATO, S. I. Reconstructing Anaximander’s biological model unveils a theory of evolution akin to Darwin’s, though centuries before the birth of science. *Acta Medica Historica Adriatica*, v. 14, p. 63-72, 2016.

TUOMI, J. Structure and dynamics of Darwinian Evolutionary Biology. *Systematic Zoology*, v. 30, p. 22-31, 1981.

WADDINGTON, C. H. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, v. 7, p. 118–26, 1953.

WADDINGTON, C. H. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature*, v. 183, p. 1654–5, 1959.

WAGNER, G. P. & ALTENBERG, L. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, v. 50, p. 967-76, 1996.

WEST, G. B.; BROWN, J. H. & ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, v. 276, 5309, p. 122–6, 1997.

WOLF, J. B. & WADE, M. J. What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 364, p. 1107–15, 2009.

WOLINSKY, H. The puzzle of sympatry. *EMBO Reports*, v. 11, p. 830-3, 2010.

WRAY, G. A.; HOEKSTRA, H. E.; FUTUYMA, D. J.; LENSKI, R. E.; MACKAY, T. F. C.; SCHLUTER, D. & STRASSMANN, J. E. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, v. 514, p. 161-4, 2014.



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