



UMA BREVE REVISÃO SOBRE OS AVANÇOS CONSTITUCIONAIS NA BIOLOGIA EVOLUTIVA: PARTE II¹

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

Nesta parte II do trabalho, descrevo na Tabela 1 os respectivos construtos contidos em cada uma das sínteses, ressaltando e discutindo aqueles construtos que alguns autores propõem como parte da ampliação do arcabouço teórico da biologia evolutiva. Desse modo, pretendo mostrar que essas propostas de adições estruturais ao arcabouço teórico da biologia evolutiva ainda são incipientes para reivindicar novas sínteses, como tem sido defendido por alguns biólogos evolutivos citados nesse trabalho. Finalmente, em seu presente estado de conhecimento, a Síntese Moderna parece-me satisfatória como estrutura teórica da biologia para o entendimento dos padrões e processos que promovem a evolução biológica. Todavia, como o progresso científico na biologia evolutiva é cumulativo e a elaboração de novos conceitos é necessária para ampliar o conhecimento, os conceitos contidos na Síntese Ampliada e na Síntese Integrada têm o potencial futuro de serem integrados ao arcabouço teórico da biologia evolutiva, à medida que novos estudos os consolidem como fundamentais adições ao conhecimento da biologia evolutiva.

Abstract

In this part II of the work, I describe in Table 1 the respective constructs contained in each of the syntheses, highlighting and discussing those constructs that some authors propose as part of the expansion of the theoretical framework of evolutionary biology. In this way, I intend to show that these proposals for constructive additions to the theoretical framework of evolutionary biology are still incipient to claim new syntheses, as has been defended by some evolutionary biologists cited in this work. Finally, in its present state of knowledge, Modern Synthesis seems to me to be satisfactory as a theoretical framework in biology for understanding the patterns and processes that promote biological evolution. However, as scientific progress in evolutionary biology is cumulative and the development of new concepts is necessary to expand knowledge, the concepts contained in the Expanded Synthesis and the Integrated Synthesis have the future potential to be integrated into the theoretical framework of evolutionary biology, as that new studies consolidate them as fundamental additions to the knowledge of evolutionary biology.

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.

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

Keywords: Research Program. Evolutionary Biology. Constitutional Structure. Modern Synthesis. Expanded 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 Revisão crítica dos construtos evolutivos incluídos nas quatro sínteses – continuação

Além de ter uma estrutura científica complexa, a biologia evolutiva é uma ciência histórica e, portanto, narrativa por natureza, não obstante a modelagem matemática (um tipo de narrativa formal) a que foi submetida, especialmente a partir das sínteses de 1930-1950 (QUELLER, 2016). A multiplicidade de construtos embutidos na biologia evolutiva é ao mesmo tempo uma necessidade e uma causa de confusão (RUSE, 2008). Além disso, mal-entendidos sobre o significado conceituais entre pesquisadores de diferentes correntes, como mendelistas e biometricistas, foram e ainda são responsáveis pelo atraso do desenvolvimento da biologia evolutiva (ver MAYR & PROVINE, 1998). Até mesmo a própria concepção da ideia de evolução sofreu vários obstáculos em seus mais de 2.000 anos de história, seja por definições de conceitos bizarros, crenças metafísicas, ou entendimento parcial da evolução como processo (OSBORNE, 1913). Por exemplo, embora seja de uso comum e um construto importante na

biologia evolutiva, a interpretação da aptidão e o papel que desempenha na biologia evolutiva não são totalmente compreendidos (SOBER, 1994; ORR, 2009). Outro exemplo são os construtos de variação e variabilidade, comumente considerados na literatura como sinônimos, são distintos, ainda que relacionados. O construto 'variação' significa a existência de diferenças entre indivíduos em uma população ou entre espécies do mesmo clado, que podem ser diretamente observadas e medidas. 'Variabilidade', por outro lado, significa a capacidade potencial de variar (WAGNER & ALTENBERG, 1996; ver também MONTÉVIL *et al.*, 2016 para uma abordagem das implicações do construto variação para o entendimento da organização e complexidade dos objetos biológicos). A variabilidade se refere à maneira como uma característica fenotípica pode mudar em resposta à ação de fatores genéticos e ecológicos. Portanto, a variação é uma expressão observável da capacidade de variar de uma maneira específica.

Como os construtos básicos do darwinismo e da Síntese Moderna (SM) (Tabela 1) já foram amplamente discutidos por biólogos evolucionistas e filósofos da biologia no status teórico e nomológico da disciplina (por exemplo, LLOYD, 1988; KELLER & LLOYD, 1994; MAHNER & BUNGE 1997; SOBER, 1994; RUSE, 2008; SCHEINER, 2010; PIEVANI, 2010), apenas as inclusões propostas pela Síntese Evolucionária Ampliada (SEA) e Síntese Integrada (SI) (Tabela 1, inclusões em negrito), que supostamente não estão devidamente incluídas no referencial teórico do darwinismo e da (SM) (Tabela 1), serão aqui discutidos, nomeadamente: evo-devo, genômica, teoria de redes, epigenética, teoria da complexidade, plasticidade e acomodação, teoria da seleção multinível,

construção de nicho, evolucionabilidade e modularidade, ecologia, princípio da relatividade biológica e teoria do replicador.

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 à 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 listadas no título da Tabela 1.

Construtos evolutivos	Darwinismo	Síntese Moderna (SM)	Síntese Ampliada (SEA)	Síntese Integrada (SI)
Mutação		X	X	X
Variação	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

O progresso dos estudos atuais sobre o papel do desenvolvimento na evolução fenotípica é inegável, mas a base sólida para a compreensão está na SM (ver HALL, 2003 para uma breve história). Pigliucci (2009), entretanto, enfatiza que o progresso atual não é abordado de forma adequada pelos adeptos da SM, por isso deve ser integrado por sua SEA (EES em inglês). Contudo, o progresso da evo-devo é evidente e não parece particularmente necessário incluí-lo atualmente como parte da SEA de Pigliucci (2007; 2009) ou da SI de Noble (2015). O progresso da pesquisa sobre desenvolvimento e evolução (*e.g.*, MÜLLER, 2017 e referências nele; MOCZEC *et al.*, 2015), credita evo-devo para uma possível inclusão na SM, o que pode acontecer em um futuro próximo.

“Genômica é um campo interdisciplinar da ciência com foco na estrutura, função, evolução, mapeamento e edição de genomas. Um genoma é o conjunto completo de DNA de um organismo, incluindo todos os seus genes” (Wikipedia <https://en.wikipedia.org/wiki/Genomics>). O que interessa no contexto desse estudo é se a genômica está ou não incluída no escopo da SM e, em caso afirmativo, se a SM seria capaz de explicar de forma satisfatória sua evolução. Um estudo recente sobre herdabilidade genômica (DE LOS CAMPOS *et al.*, 2015 e referências nele) mostrou coerência na inclusão da genômica dentro da

SM, refutando a hipótese de Noble (2015) de que a evolução genômica não estaria incluída no programa de pesquisa da SM. Além de Noble, que propôs a SI, Koonin (2010), a partir dos inquestionáveis avanços da genômica, já enxerga a possibilidade de uma síntese pós-genômica, que deixará a SM para trás: “para não medir palavras, a Síntese Moderna se foi”. Talvez revelando muito entusiasmo que generalizações apressadas podem atrair, Koonin afirma que todos os conceitos do darwinismo e da SM se aplicam apenas a eucariotos multicelulares, particularmente animais (KONIN, 2010). Dito isso, a maioria dos estudos sobre seleção natural em plantas, realizados sob os auspícios da SM (por exemplo, KULPA & LEGER, 2013; ANTEN & VERMEULEN, 2016), estariam à deriva na visão de Koonin (2010).

Quando se fala em acomodação, deve-se distinguir entre acomodação fenotípica e acomodação genética, embora elas estejam relacionadas. O primeiro construto é parte do efeito Baldwin e se refere a mudanças fenotípicas não herdadas que surgem por meio de estímulos ambientais. Essas alterações aumentam a probabilidade de sobrevivência do organismo no local específico onde ocorrem, promovendo a adaptação local. Isso também significa que, se um organismo colonizar um novo ambiente, essa mudança não herdada pode ocorrer (CRISPO, 2007). A acomodação fenotípica pode ser definida como um “ajuste mútuo adaptativo, sem mudança genética, entre aspectos variáveis do fenótipo, seguindo um *input* novo ou incomum [genético ou ambiental] durante o desenvolvimento” (WEST-EBERHARD, 2005). A acomodação genética difere da acomodação fenotípica ao adicionar herdabilidade ao fenótipo induzido pelo ambi-

ente. Uma vez que a plasticidade fenotípica ocorre, ela pode ser selecionada e herdada; em outras palavras, geneticamente acomodada no genoma. Ao falar sobre acomodação, deve-se também considerar a assimilação genética; um termo introduzido na literatura evolutiva por Waddington (1953). A assimilação genética é um tipo particular de acomodação genética (CRISPO, 2007); um processo que resulta em canalização genética (Samuel Scheiner, comunicação pessoal). Crispo (2007 e referências nele) esclarece a relação entre assimilação e acomodação por meio de efeitos no fenótipo. Para Crispo, o termo assimilação genética deve ser usado para os casos em que é observada uma diminuição adaptativa da plasticidade. O uso do termo acomodação genética, então, deve ser restrito aos casos em que for demonstrada a ocorrência de uma mudança na norma de reação (gradiente de respostas plásticas fenotípicas à variação de fatores ambientais). Deve-se reconhecer a importância do trabalho de Crispo (2007), não só por esclarecer conceitualmente dois construtos importantes da biologia evolutiva, mas também por destacar que plasticidade e acomodação são estudadas dentro do programa de pesquisa da SM.

Simulações evolutivas baseadas no chamado “modelo cooperativo” evidenciaram o mecanismo em nível molecular que resulta em assimilação genética por meio de modificações no epigenoma e por meio de seleção natural. Modificações epigenéticas causadas por alterações na cromatina por meio de metilação do DNA e modificação de histonas podem ser substituídas por meio de poucas mutações genéticas pela ação da seleção natural. Desse modo, alterações epigenéticas e por meio de seleção, embora sejam independentes entre si, po-

dem ser consideradas equivalentes quanto a seu efeito sobre o fenótipo (NIKSHAWA & KINO, 2018).

O gene como unidade de seleção é o fundamento básico da teoria do replicador e o papel do organismo (interagente) é o de interagir com o ambiente (interações ecológicas). Como resultado dessas interações, os fenótipos se adaptam ao ambiente, mas o organismo interagente morre e o gene que configurou o fenótipo sobrevive nas gerações posteriores. Embora a aptidão seja medida pela sobrevivência e reprodução do fenótipo, o que conta é a sobrevivência transgeracional dos genes (PIEVANI, 2010). No entanto, a teoria do replicador está incluída na teoria da seleção multinível; dessa forma, seria redundante chamar a atenção para a primeira separadamente ou considerar que há pouca evidência para a seleção multinível. Goodnight (2015) discute a literatura e conceitos negligenciados ou mal-entendidos sobre a seleção multinível. Esse autor argumenta que a literatura sobre o assunto traz importantes informações experimentais, por exemplo, sobre a eficácia da seleção de grupos. Obviamente, Pigliucci (2009) não considerou esse trabalho, que, apenas sete anos após sua publicação da SEA, forneceu evidências teóricas suficientes para apoiar a teoria da seleção multinível. Dessa forma, a afirmação em sua SEA de que há pouca evidência empírica para apoiar a teoria foi refutada. Da mesma forma, Noble (2015, Figura 2) falha em reconhecer em sua SI que a seleção multinível está incluída na abordagem da SM.

Por outro lado, Pigliucci (2009) menciona a teoria da complexidade ligada à auto-organização, embora não argumente porque ela estaria ausente da

SM. Mas o que é a teoria da complexidade? Se seguirmos a definição de Morrison (2002), essa teoria da complexidade é “uma teoria da sobrevivência, evolução, desenvolvimento e adaptação. Ela se preocupa com ambientes, organizações ou sistemas que são complexos no sentido de que um grande número de elementos constituintes ou agentes estão conectados e interagindo uns com os outros de muitas maneiras diferentes”. É claro que a SM trata da teoria da complexidade, como mostrado por Bonner (1988) e, mais recentemente, Melo & Marroig (2015), que enfatizam o papel da natural seleção na evolução da complexidade.

Em uma opinião totalmente oposta aos autores citados acima, Lynch (2007b) afirma que não há evidências teóricas e empíricas convincentes de que a modularidade, complexidade e rede genética são promovidas apenas pela seleção natural. Para Lynch, é improvável que a evolução de redes genéticas, modularidade e complexidade possa ser compreendida sem incluir os fatores causais não adaptativos que operam no nível do DNA e das populações: mutação, recombinação e deriva genética, respectivamente. No entanto, é claro que a evolução da complexidade está incluída no domínio da SM.

Noble (2015) assume que a teoria de redes está fora da SM e, portanto, deve ser considerada em sua SI.

Rede é qualquer coleção de unidades interagindo potencialmente como um sistema. No caso mais simples, uma rede pode ser representada por um conjunto de nós uniformes conectados por bordas não direcionadas. Os nós podem representar unidades na maioria dos níveis da hierarquia biológica, de genes e proteínas para neurônios e órgãos e membros, e de indivíduos em uma população para espécies em uma comunidade (PROULX *et al.*, 2005).

A aplicação da teoria de redes na biologia evolutiva é baseada, por exemplo, na evolução de elos estáveis de unidades que têm a ver com a sobrevivência do organismo. Por exemplo, “a maioria das proteínas altamente conectadas na rede de interação de proteínas eram três vezes mais prováveis de serem essenciais para a sobrevivência do que proteínas fracamente conectadas. Proteínas mais altamente conectadas também são mais pleiotrópicas, evoluem mais lentamente e são menos propensas a se perderem no tempo evolutivo” (PROULX *et al.*, 2005 e referências citadas). Por meio desse exemplo, também fica claro que a teoria de redes também está incluída no escopo da SM, conforme indicado no parágrafo anterior.

De todos os construtos que Pigliucci (2009) e Noble (2015) apontam como negligenciados pela SM, a epigenética é a que apresenta o maior potencial para integrar a teoria da evolução molecular como um mecanismo induzido ambientalmente, capaz de alterar sequências de DNA e produzir mudanças fenotípicas que se tornem sujeitas ao processo de seleção natural. Essa é a proposta de Skinner (2015, Figura 1) para uma teoria unificada da evolução molecular. Além disso, mesmo alguns cientistas que tradicionalmente trabalham com os pressupostos do programa de pesquisa da SM admitem que, pelo menos em parte, a epigenética pode ser importante como causa da mudança evolutiva. É o caso de Michael J. Wade, que estuda a evolução do “efeito materno” e admite que parte do efeito materno pode ser epigenético (Michael J. Wade, comunicação pessoal). Avise (2014) também reconhece a importância potencial da integração da epigenética à SM, mas argumenta que a “revolução” da epigenética ainda está em

um estágio imaturo, atribuindo a ela nota 6. Novamente, epigenética, além de outros construtos, deve ser considerada como parte do “cinturão de proteção” da teoria da evolução. Além disso, como discutido acima, evo-devo é outro construto que atualmente exhibe progresso e também credita seu potencial para inclusão na SM. No entanto, semelhante à epigenética, a evo-devo ainda não atingiu um estágio de maturidade para se integrar de forma consistente com a biologia evolutiva.

Como evolucionabilidade e modularidade são consideradas em conjunto na SEA, deve-se encontrar argumentos lógicos que justifiquem seu tratamento em conjunto. Aqui, a definição de evolucionabilidade começa como a capacidade potencial de uma população de evoluir. No entanto, essa é uma definição muito geral e não muito informativa. Uma definição que inclua mecanismos que podem influenciar a evolução da evolucionabilidade seria mais informativa, como é o caso de Wagner & Altenberg (1996), que definem a evolucionabilidade genética como: “A evolucionabilidade é a capacidade do genoma de produzir variantes adaptativas quando acionadas pelo sistema genético”. Mas como essa capacidade pode ser efetivamente realizada? A literatura sobre evolucionabilidade é numerosa e vários princípios foram atribuídos à capacidade de evolução dos sistemas vivos. O mais importante deles é a modularidade (HANSEN, 2003 e referências nele), então logicamente esses dois construtos evolucionários devem ser discutidos juntos e integrados ao programa de pesquisa da SM.

Para se ter uma definição operacional de modularidade é necessário entender o que deve ser considerado um módulo em biologia do desenvolvimento. Existem três critérios principais para identificar um módulo (BOLKER, 2015 e referências nele):

(1) um módulo é uma entidade biológica (uma estrutura, um processo ou um caminho) caracterizada por uma integração mais interna do que externa; (2) módulos são indivíduos biológicos que podem ser delineados de seu entorno ou contexto, e cujo comportamento ou função reflete a integração de suas partes, não simplesmente a soma aritmética; e (3) um módulo pode ser delineado a partir de outras entidades com as quais interage de alguma forma. Uma célula ou um campo morfogenético dentro de um embrião é um módulo; o próprio embrião, embora um indivíduo, não é.

Dessa forma, embora a modularidade possa ser uma forma eficaz de atingir a evolucionabilidade, ela não seria necessariamente a base biológica para a capacidade de evoluir (HANSEN, 2003 e referências nele). Assim, é de interesse saber qual seria a base biológica da evolucionabilidade. Esse autor sugere que a variação dos efeitos pleiotrópicos entre os genes é um aspecto importante que pode facilitar a evolucionabilidade. Essa discussão da relação entre os dois construtos também mostra que ambos estão incluídos na abordagem da genética quantitativa da SM.

Construção de nicho e ecologia devem ser abordadas em conjunto, pois há uma relação clara entre esses dois construtos. O primeiro refere-se ao efeito do comportamento dos organismos na modificação de características do ambiente seletivo (OSTACHUK, 2013), influenciando assim sua própria evolução e a evolução de outros organismos sintópicos. A construção de nicho é um aspecto

puro da interação entre organismos, portanto, refere-se diretamente à ecologia. A ecologia, por sua vez, pode ser entendida como o processo de seleção natural que influencia a evolução fenotípica transgeracionalmente. Obviamente, ambos os construtos foram tratados desde Darwin e refinados por meio de interpretações de resultados importantes obtidos dentro dos programas de pesquisa da SM, especialmente em ecologia comportamental (evolutiva) (WESTNEAT & FOX, 2010).

Por fim, Noble propôs que o “princípio da relatividade biológica” (NOBLE, 2012) não é contemplado pela SM. Noble apresenta duas questões norteadoras para desenvolver seu argumento: “Chegamos aos limites de aplicabilidade do princípio da relatividade? E será que ele tem relevância para a biologia?” O autor define o construto relatividade biológica, no contexto de suas duas indagações, como: “Refiro-me a nos distanciar em nossas teorias de pontos de vista absolutos específicos para os quais não pode haver justificativa *a priori*”. Aqui está claro que um dos critérios de justificação de “verdades” científicas é o de que os resultados das observações podem ser repetidos independentemente nas mesmas condições em que as observações originais foram feitas. Isso resulta em consistência empírica de suporte para teorias. O que Noble (2012) caracteriza como um princípio da relatividade biológica é uma atitude comportamental dos cientistas para evitar aceitar pontos de vista absolutos que não sejam *a priori* bem fundamentados. Não é assim que se espera que os cientistas interpretem os resultados de suas pesquisas? Dessa forma, esse princípio é aqui considerado uma parte da estrutura da SM, o que de certo modo invalida a alegação de No-

ble de que esse princípio estaria fora do escopo do programa de pesquisa da SM.

O “núcleo duro” do programa de pesquisa em biologia evolutiva é integrado principalmente por mutações, variação, variabilidade e seleção natural (Tabela 1), essa última como um processo quase universal de mudança fenotípica evolutiva. O processo atua intergeracionalmente na variação fenotípica causada pela mutação. A seleção age por meio de interações ecológicas que podem alterar características do ambiente seletivo e influenciar a mudança evolutiva nos organismos em interação. No entanto, as interações ecológicas também fazem parte do “núcleo duro” do programa. Microevolução, macroevolução e especiação, juntas, integram o “cinturão protetor” do “núcleo duro”, como produtos da seleção natural, que também ocorre em vários níveis de organização. A especiação por anagênese ou cladogênese é uma questão de frequência (PIEVANI, 2016), mas como mecanismos alternativos de evolução de populações e espécies e outros táxons superiores, eles também estão integrados no “cinturão protetor”.

Entre os construtos discutidos pelos proponentes da SEA e SI, a epigenética e a evo-devo, conforme já mencionado, apresentam grande potencial de integração ao “cinturão protetor” do programa de pesquisa em biologia evolutiva. Os outros construtos (Tabela 1 em negrito) ou já estão integrados ao “cinturão protetor” da SM ou ainda estão sem consistência para serem considerados ampliações importantes da SM, como discutido anteriormente. Pievani (2016) discute em detalhes os argumentos dos defensores da SM e da SEA, e conclui que a

estrutura científica da SEA ainda carece de uma estrutura coerente e integração teórica entre os construtos que enfatiza. Em sua proposta de repensar a biologia evolutiva, Pievani propõe que o "núcleo duro" do darwinismo e da SM ("múltiplas fontes de variação, vários tipos de processos seletivos, deriva genética e outras amostragens não seletivas de variação, fluxo gênico e fatores macroevolutivos etc.") deve permanecer inalterado, mas o "cinturão protetor" foi aumentado pela adição de padrões regulares repetíveis no espaço e no tempo. Portanto, para ele, o avanço do programa de pesquisa seria devido ao acréscimo de padrões. A macroevolução, por exemplo, revelou uma série de padrões, como pulsos de troca de espécies, radiações adaptativas e extinções em massa. No entanto, esses padrões ainda carecem de integração teórica suficiente dentro da MS para unificar a biologia evolutiva em uma estrutura teórica consistente e robusta.

2 Continuidade, ampliação e introdução de construtos no programa de pesquisas da biologia evolutiva

Desde os tempos em que foram primeiramente definidos, os significados de todos os construtos da Tabela 1 sofreram modificações maiores ou menores à medida que a maturidade científica do darwinismo teve continuidade, resultando na SM e nas propostas atuais SEA e SI. Portanto, seguindo a ordem de disposição dos construtos da Tabela 1, será brevemente apresentado o que se sucedeu

a esses construtos em termos de continuidade, modificações e, se for o caso, reconsideração à luz de novas evidências empíricas, experimentais e teóricas. Para isso, procurei preferencialmente utilizar revisões recentes que salientam esses avanços.

No início do caminho para consolidação do programa de pesquisas da biologia evolutiva que resultou na SM, houve a controvérsia sobre o papel da mutação como causa da evolução. Os saltacionistas (*e.g.*, de Vries) negavam que a evolução se desse por pequenas mudanças ao acaso no material hereditário sobre as quais a seleção atuaria, como foi proposto por Darwin. No entanto, essa controvérsia durou até que os geneticistas de populações nos anos 1930 fizeram prevalecer a concepção darwiniana da seleção natural atuando sobre variações genéticas originárias por mutações (MAYR & PROVINE 1998). Desde aquele tempo o que há de novidade, relacionado à mutação, foi o progresso da biologia molecular aumentando o conhecimento sobre a estrutura e funcionalidade do material genético e a especialmente complexa interação entre genes na produção de características fenotípicas (PHILIPS, 2008). O próprio construto suíte adaptativa (LOVEJOY, 2009) é resultado em parte desse conhecimento. Houve também a intensificação dos estudos evolutivos experimentais utilizando bactérias como modelos especialmente dos anos 1950 a 1980 (O'MALLEY & PARKE, 2018). Esses estudos ampliaram o âmbito da MS, como, por exemplo, mostrando os efeitos da seleção em produzir adaptações e do acaso na evolução de populações experimentais de *Escherichia coli* (KAWECKI *et al.*, 2012). A teoria atual de mutação também integra o núcleo duro do programa lakatosiano, por-

tanto é irrefutável, mas algumas hipóteses auxiliares sobre a origem, estrutura e seu papel na evolução foram refutadas e atualmente vem sendo discutido à luz de novos dados sobre arquitetura genômica e estrutura dos genes que mutação é uma importante força não adaptativa que conduz a mudanças evolutivas (ver LYNCH, 2007a para uma melhor compreensão).

A ideia de Darwin sobre variação individual foi determinada como base de sua teoria e pertence ao núcleo duro do programa de pesquisa lakatosiano. O que difere de Darwin neste aspecto é que, após o mendelismo, a variação individual foi baseada na concepção de gene e, tal qual ocorreu com mutação, foi ampliada com o desenvolvimento das pesquisas em biologia molecular por meio da identificação de genes e proteínas específicas que estão na base das adaptações, mas também que podem ser subprodutos de forças evolutivas não adaptativas. A hipótese de evolução molecular neutra tornou-se importante para entendimento do papel da estocasticidade na evolução molecular e deste modo permanece irrefutável atualmente (ver LYNCH, 2007a). Diferente do significado de variação, o construto variabilidade foi definido por Wagner & Altenberg (1996) como a capacidade potencial em variar. Essa capacidade de resposta plástica que resulta em variação, a meu ver é uma das propriedades básicas das mudanças evolutivas que ocorrem em animais e plantas, seja por meio de mecanismos genéticos, por eventos ao acaso ou por meio da influência direta do ambiente sobre o desenvolvimento promovendo a plasticidade fenotípica.

Seleção obviamente integra o núcleo duro do programa de pesquisas da SM. As mudanças nas hipóteses auxiliares de seleção são referentes a seu nível

de atuação e que seleção nem sempre facilita a evolução de adaptações. Neste aspecto, entretanto, o que se discute atualmente é supremacia da seleção em promover mudanças evolutivas. Seleção ocorre durante uma geração (e obviamente em gerações subsequentes) e determina aqueles fenótipos que sobrevivem e reproduzem e explica uma enorme variedade de mudanças evolutivas nos organismos. Por isso mesmo seleção é irrefutável como mecanismo que estabelece as condições para a promoção de adaptações. No entanto, a transmissão dessas características, para serem consideradas adaptativas, depende do que ocorre durante os processos de desenvolvimento, recombinação, deriva genética e contingência (ver LYNCH, 2007a).

Desde sua aplicação em modelos teóricos, deriva genética permanece no núcleo duro do programa de pesquisas da biologia evolutiva. Tal qual mutação, no entanto, o construto foi adquirindo diferentes interpretações quanto a seu papel não adaptativo em promover mudanças evolutivas. Alguns geneticistas acreditam que deriva genética tem pouca importância na promoção de mudanças evolutivas, enquanto outros acham o contrário (GALE, 1980). Há uma relação entre deriva genética e epistasia positiva. Ambas podem ter o mesmo efeito a longo prazo sobre a aptidão, isto é, ambas podem causar aumento na variação genética (DE VISSER & ELENA, 2007). Epistasia pode também modular o efeito da deriva genética (GROS & TENAILON, 2009). O papel da contingência na estrutura teórica da biologia evolutiva já foi descrito na Parte I de modo a atender o objetivo desse trabalho.

A integração entre genética e paleontologia no âmbito da biologia evolutiva teve como expoente Simpson (1984). Ele retirou a paleontologia da alçada quase exclusiva da zoologia e botânica, cujo interesse era reconstrução de filogenias por meio de evidências paleontológicas, e a trouxe para o âmbito da SM, considerando que os fenômenos macroevolutivos teriam como base a microevolução. Gould (1989) sintetiza a fase da paleontologia antes da influência de Simpson:

[...] paleontólogos escreveram copiosamente sobre 'evolução'; mas, no exercício da profissão, essa palavra se referia à documentação da história, especificamente ao estabelecimento da filogenia; não ao estudo processos e mecanismos.

No entanto, na sequência de evolução constitucional, o próprio Gould e colaboradores, como vimos acima, propuseram que a macroevolução seria explicada não por meio da seleção de indivíduos, mas pela seleção de espécies (o que ainda não tem consenso entre os geneticistas evolutivos, embora haja maior aceitação entre paleontólogos).

A importante ponte estabelecida por Simpson (1984) entre a paleontologia (macroevolução) e a genética evolutiva quantitativa (microevolução) se deu pela utilização da metáfora da paisagem adaptativa, utilizada primeiramente por Sewall-Wright para representar os efeitos da seleção e deriva genética. Diferente de Wright, que utilizou em suas representações bidimensionais da paisagem adaptativa frequências gênicas e genotípicas, Simpson criou uma paisagem adaptativa baseada em características fenotípicas que foram ilustradas pela evolução fenotípica do cavalo. No entanto, como mostra a evolução teórica atual do

construto paisagem adaptativa, a utilização da metáfora a partir de Wri^gth trouxe muita confusão para o entendimento claro da operação da seleção e deriva genética (ver PIGLIUCCI, 2014 para uma discussão detalhada sobre as deficiências referentes à evolução desse construto).

Para os objetivos desse estudo, microevolução e macroevolução já foram satisfatoriamente considerados anteriormente na Parte I. Portanto, semelhante ao papel da contingência, suas funções na estrutura da teoria evolutiva atual estão discriminadas satisfatoriamente. No caso da genética evolutiva quantitativa, é bem conhecida a enorme quantidade de informações sobre as interações conceituais e sua operação na biologia evolutiva, por exemplo, a interação entre deriva genética e epistasia na promoção de modificações evolutivas, discutida acima. No entanto, ainda cabe ressaltar a literatura recente que mostra a evolução conceitual dentro da disciplina (*e.g.*, FOX & JASON, 2006; ZHANG, 2010; AVISE, 2014; HANH, 2018).

Especiação e variação geográfica são dois dos construtos relacionados entre si mais complexos da biologia evolutiva, porque envolvem fenômenos de ocorrência espacial e temporal de restrita a ampla. A evolução teórica (proliferação de modelos) das pesquisas relacionadas a esses dois construtos é muito maior do que a evolução de evidências empíricas, especialmente as experimentais, obviamente muito mais difíceis de serem obtidas do que as simulações dos modelos *in silico*. Gravilets (2014) reviu o progresso da elaboração de modelos de especiação ocorrido nos últimos dez anos. Dentre os padrões produzidos pelos resultados de modelos matemáticos descrevendo a emergência de múltiplas

espécies, destacam-se os efeitos da dimensionalidade espacial, isto é, áreas geográficas que podem ser vistas de forma unidimensional (*e.g.*, rios), promovem mais especiação e tendem a manter maior riqueza em espécies do que áreas geográficas que podem ser vistas bidimensionalmente (*e.g.*, continentes). Além disso, há outros padrões a partir dos resultados de modelos de genética quantitativa multilocus. Todavia, apesar dos esforços para construir pontes entre microevolução e macroevolução, Gravilets considera ainda um enorme desafio teórico estabelecer ligações de processos microevolutivos com os padrões macroevolutivos observados por paleontólogos.

Além dos estudos clássicos de variação geográfica, especialmente em gradientes latitudinais, outras evidências são originárias de estudos comportamentais, ecológicos e filogenéticos de vários táxons animais e vegetais, em especial de espécies cujo padrão de distribuição é suficientemente conhecido (*e.g.*, KALIONTZOPOULOU *et al.*, 2010; CARDILLO & PRATT, 2013; FINE, 2015). Embora a determinação de certos padrões revele regularidades e previsibilidade quanto às variações climáticas em áreas continentais amplas [*e.g.*, zonas de vida de Holdridge (1947)], há virtualmente nenhuma evidência evolutiva detalhada sobre os processos geradores dessa variação.

A Evo-Devo é importante para a evolução? Evo-Devo é um dos construtos negligenciados pela SM segundo alguns autores, como vimos acima. No entanto, qual é a real importância desse construto na evolução conceitual da biologia evolutiva? Evo-Devo traz evidências de que amplas modificações morfológicas fenotípicas são possíveis sem que necessariamente haja modificações no

genoma (KAMPOURAKIS & MINELLI, 2014). O sucesso desse construto deve-se ao próprio sucesso da biologia molecular na identificação detalhada da estrutura de genes e proteínas e pela comparação entre sequências gênicas e funções gênicas comparativas entre diversos táxons de organismos (MOCZEC *et al.*, 2015). Para esses autores, a Evo-Devo tem a capacidade de transformar e unificar vários aspectos da biologia, a saber 11 questões centrais de 11 subdisciplinas da biologia, que podem ser integradas em um único arcabouço. Essa é a revisão mais detalhada sobre a capacidade integrativa do Evo-Devo, com possibilidade real de ser incluída na estrutura teórica da biologia evolutiva (para uma abordagem sucinta sobre a história do desenvolvimento do Evo-Devo ver MORANGE, 2011). Além disso, especificamente na evolução morfológica, Evo-Devo tem um grande potencial de integração de estudos evolutivos do desenvolvimento com a genética evolutiva (CARROL, 2008).

O que significa teoria de redes e qual o seu papel na estrutura construtural da biologia evolutiva? A teoria de redes serve para representar vários sistemas biológicos, por exemplo, redes de teias alimentares e redes regulatórias de genes. Uma vez que é possível identificar esses sistemas como unidades independentes, também deve ser possível acessar como a evolução os origina, atua em sua manutenção e como sua manutenção influencia na evolução de outros sistemas e estruturas biológicas. Knigth & Pinney (2009) consideram como a evolução de redes influenciaria o conhecimento da biologia de sistemas, Evo-Devo e ecologia. Modelos de redes de biologia de sistemas podem promover *insights* sobre os processos evolutivos que os formaram, por exemplo, transferên-

cia horizontal de genes, dispensabilidade de enzimas e genomas minimizados. Algumas ideias em Evo-Devo têm sido desenvolvidas sobre a evolução de redes biológicas, por exemplo, com relação à homologia. Finalmente, estudos sobre evolução de teias alimentares têm sido realizados há mais tempo que os atuais, os quais ainda estão em estágio inicial com respeito às possibilidades de entendimento de processos evolutivos. O que deve ficar claro sobre estudos evolutivos de redes é o interesse que biólogos teriam sobre o tema, diferente dos cientistas que estudam a evolução de topologias de redes. Para biólogos evolutivos, interessa saber como a aptidão é influenciada pela evolução de redes por meio de seleção natural (ver WEITZ *et al.*, 2007). Um grande desafio é a integração entre teoria de redes e modelos de genética evolutiva.

Embora haja um número expressivo de artigos publicados mencionando epigenética (50.000 dos quais mais 19.000 publicados de 2013 a 2016, BURGREN, 2016), segundo esse autor, a ampla maioria desses artigos trata de mecanismos epigenéticos (*e.g.*, metilação do DNA e modificação das histonas), com pouco foco na atuação desses mecanismos em nível fenotípico, especialmente ao longo das gerações. Por isso, o papel desempenhado pela epigenética na seleção natural e evolução, embora tenha um potencial considerável, ainda é incipiente quando se trata da compreensão do processo de seleção natural fenotípica na dinâmica evolutiva. No entanto, outros dois estudos que tratam do papel da epigenética na estrutura da biologia evolutiva merecem atenção.

Lind & Spagopoluo (2018) abordam a herança epigenética fenotípica transgeracional sem focalizar os mecanismos citados. A preocupação dos auto-

res é com as forças evolutivas seletivas que resultam nessa herança (*e.g.*, todos os parâmetros que representam a variância fenotípica podem ser influenciados ou modificados pela herança epigenética, BANTA & RICHARDS, 2018). A herança epigenética pode ser adaptativa, negativa ou neutra, de modo semelhante à plasticidade fenotípica (ver MARTINS, 2019, para uma revisão sobre o papel da plasticidade fenotípica no arcabouço da biologia evolutiva). Lind & Spagopoluo (2018) discutem ainda os custos transgeracionais que o ambiente parental pode exercer sobre a descendência. Além da plasticidade fenotípica, o papel desempenhado pela acomodação na estruturação constitucional da biologia evolutiva foi também discutido recentemente (ver MARTINS, 2019) e discussão anterior. Por isso, não há necessidade de fazê-lo novamente nesse trabalho.

A respeito da teoria da complexidade, uma questão é de relevância do ponto de vista da estrutura construtural da biologia evolutiva: Qual a importância da teoria da complexidade para o conhecimento da biologia evolutiva? É fato que complexidade existe em todos os níveis de organização biológica; no entanto, para que uma teoria da complexidade seja efetiva, ela deve explicar por que há padrões de arranjos comuns a todos esses níveis. Se reconhecermos que a complexidade evolui por meio de seleção natural, então uma teoria de complexidade necessariamente inclui a ação do processo de seleção natural em todos esses níveis. Embora o processo de seleção tenha sido amplamente reconhecido como importante em gerar complexidade, recentemente têm surgido alternativas baseadas no papel do acaso na configuração de estruturas complexas. Aqui examinarei brevemente a Evolução Construtivista Neutra (ECN), uma

proposta que vem ganhando adeptos entre os que duvidam que a seleção natural teria um papel predominante em gerar complexidade biológica. Para eles, mutações ao acaso não seriam apenas matéria-prima sobre a qual a seleção atuaria, mas elas introduziriam novidades, incluindo a geração de complexidade independentemente da seleção (*e.g.*, LYNCH, 2007abc; STOLTZFUS, 2012; BRUNET & DOOLITE, 2018). Parece que a ECN revive a teoria dos mutacionistas (*e.g.*, de Vries, Bateson e Morgan), que se opunham à seleção natural como geradora de diversidade. No entanto, há quem veja inconsistência na ECN. Examinando as predições da ECN em nível de complexidade celular, Speijer (2011) vê os exemplos propostos pela teoria inconvincentes, considerando a ECN uma reação exagerada ao selecionismo, como o fizeram os mutacionistas que precederam a síntese moderna. Entre vários exemplos, a ECN não explica os padrões de edição do RNA. Embora Stoltzfus (2012) tenha citado Speijer (2011), suas argumentações são no sentido da importância da ECN para a evolução da complexidade, sem se ater em tentar refutar as objeções de Speijer (2011). Essa versão do mutacionismo pré-síntese moderna ainda deverá ser muito discutida à luz de novas evidências convincentes até que a ECN possa realmente ser uma alternativa (se possível for) ou quem sabe complementar a seleção natural como o principal processo gerador de complexidade.

Desenhando um panorama mais abrangente baseado em estudos genômicos de bactérias e vírus, que inclui a ECN como geradora de complexidade, Koonin & Wolf (2012) propuseram um tipo de extensão da SM. Tendo a SM como base de sua proposta extensão, esses autores acrescentam, na construção

de seu metafórico 'monumento evolutivo', a evolução de evolucionabilidade, teoria neutra da evolução molecular, modelos evolutivos neolamarckianos, filogenômica, transferência horizontal de genes (THG), teoria do gene egoísta e ECN (ver Figura 8 em KOONIN & WOLF, 2012).

Por mais que os estudos genômicos de microrganismos sejam promissores para ampliar a estrutura conceitual da biologia evolutiva, como outros construtos propostos pela SEA e SI, eles não mostram uma integração suficiente com a SM para convencer sobre a necessidade de extensão de sua arquitetura teórica.

Finalmente, Plasticidade e Acomodação, Teoria multinível, Construção de nicho, Ecologia, Princípio da Relatividade Biológica, Teoria do Replicador e Evolucionabilidade e Modularidade, para fins desse trabalho, já foram discutidos acima ou em outros estudos (*e.g.*, MARTINS, 2019 e referências nele). Por isso, não retomarei à discussão desses construtos.

3 Considerações finais

Mutação, seleção, variação, variabilidade e deriva genética são os principais construtos que integram o “núcleo duro” do programa de pesquisas em biologia evolutiva corrente. Os demais construtos fazem parte do “cinturão de proteção” do “núcleo duro” e evoluem à medida que evidências teóricas, experimentais e empíricas vão se sucedendo. Essa evolução da estrutura constitucional ocorre mais por meio de um processo racional de elaboração do que pela in-

termediação de fatores históricos e psicológicos, de acordo com o modelo lakatosiano de evolução do conhecimento na biologia evolutiva.

Tal qual a concepção darwiniana de evolução implica em continuidade filogenética vinculada a modificações por meio da descendência, a história evolutiva da ciência mostra que há uma relação de ‘parentesco’ entre teorias. Os arcabouços teóricos de quaisquer teorias foram construídos por meio do acúmulo de construtos relacionados entre si, formando uma rede construtural de suporte (arcabouço) para a interpretação e justificação da verossimilhança das evidências empíricas obtidas sobre fenômenos. Em todas as áreas do conhecimento, é possível identificar programas de pesquisas constituídos de construtos basilares (“núcleo duro”), que permanecem no arcabouço teórico, não obstante mudanças nas hipóteses auxiliares do programa que podem ocorrer ao longo do tempo.

Apesar de mesmas evidências científicas poderem ter diferentes interpretações, fatos são acrescentados continuamente ao arcabouço da biologia evolutiva, como também são as revisões construturais à luz de novos fatos, colocando em evidência inclusive construtos que no passado foram negligenciados. Todavia, a dinâmica dos avanços da biologia evolutiva não ocorre por radical substituição de paradigma, mas resulta do desenvolvimento de seu programa de pesquisas, ao qual são acrescentadas novas hipóteses auxiliares e descartadas as hipóteses insatisfatórias. Entretanto, o “núcleo duro” do programa de pesquisas é sempre preservado, apesar das tentativas de refutá-lo. Assim, o programa de pesquisas lakatosiano é o que melhor caracteriza os avanços do conhecimento em biologia

evolutiva, cuja arquitetura da SM continua suficiente e satisfatória como uma representação de sua estrutura construtural.

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

ANTEN, N. P. R. & VERMEULEN, P. J. Tragedies and Crops: Understanding Natural Selection to Improve Cropping Systems. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 31, p. 429-39, 2016.

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

BANTA, J. A. & RICHARDS, C. L. Quantitative epigenetics and evolution. *Heredity*, v. 121, p. 210-24, 2018.

BOLKER, J. A. Modularity in development and why it matters to evo-devo. *American Zoologist*, v. 40, p. 770-6, 2015.

BONNER, J. T. *The evolution of complexity*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988.

BRUNET, T. D. P. & DOOLITE, W. F. The generality of Constructive Neutral Evolution. *Biology and Philosophy*, v. 33, p. 1-25, 2018.

BURGGREN, W. Epigenetic Inheritance and Its Role in Evolutionary Biology: Re-Evaluation and New Perspectives. *Biology*, v. 5, p. 1-22, 2016.

CARDILLO, M. & PRATT, R. Evolution of a hotspot genus: geographic variation in speciation and extinction rates in *Banksia* (Proteaceae). *BMC Evolutionary Biology*, v. 13, n. 155, p. 1-11, 2013.

CARROL, S. B. Evo-Devo and an expanding evolutionary synthesis: A genetic theory of morphological evolution. *Cell*, v. 11, p. 25-36, 2008.

CRISPO, E. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, v. 61, p. 2469-79, 2007.

DE LOS CAMPOS, G.; SORENSEN, D. & GIANOLA, D. Genomic Heritability: What Is It? *PLoS Genetics*, v. 11, p. 1-21, 2015.

DE VISSER, J. A. G. M. & ELENA, S. F. The evolution of sex: empirical insights into the roles of epistasis and drift. *Nature Review Genetics*, v. 8, p. 139-49, 2007.

FINE, P. V. A. Ecological and evolutionary drivers of geographic variation in species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 46, p. 369-92, 2015.

FOX, C. W. & WOLF, J. B (eds.). *Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, 2006.

GALE J. S. What is the Role of Drift in Evolution? I. Morphological Characters. In: *Population Genetics*. Boston, MA: Springer, 1980, p. 72-86.

GOODNIGHT, C. J. Multilevel selection theory and evidence: A critique of Gardner 2015. *Journal of Evolutionary Biology*, 2015.

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

GAVRILETS, S. Models of speciation: Where are we now? *Journal of Heredity*, v. 105, p. 743-55, 2014.

GROSS, P-A & TENALION, O. Selection for Chaperone-Like Mediated Genetic Robustness at Low Mutation Rate: Impact of Drift, Epistasis and Complexity. *Genetics*, v. 182, p. 555-64, 2009.

HALL, B. K. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology*, 47, p. 491-5, 2003.

HAHN, M. W. *Molecular Population Genetics*. Oxford: Oxford University Press, 2018.

HANSEN, T. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *Biosystems*, v. 69, p. 83-94, 2003.

HOLDRIDGE, L. R. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, v. 105, p. 367-8, 1947.

JACKSON, S. T. Introduction: ecology and the Cosmos. In: JACKSON S. T. (ed.). Romanowski S, transl., Alexander von Humboldt & Aime Bonpland. 1807. *Essay on the geography of plants*. Chicago, IL, USA: Chicago University Press, 2009, p. 1-52.

KAMPOURAKIS, C. & MINELLI, A. Understanding evolution: Why Evo-Devo matters? *Bioscience*, v. 64, p. 381-2, 2014.

KAWECKI, T. J.; LENSKI, R. E.; EBERT, D.; HOLLIS, B.; OLIVIERI, I. & WHITLOCK, M. C. Experimental evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 27, n. 10, p. 547-60, 2012.

KELLER, E. F. & LLOYD, E. A. (eds.). *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, 1994.

KNIGHT, C. G. & PINNEY, J. W. Making the right connections: biological networks in the light of evolution. *BioEssays*, v. 31, p. 1089-90, 2009.

KOONIN, E. V. The Origin at 150: is a new evolutionary synthesis in sight? *Trends in Genetics*, 25, p. 473-5, 2009.

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

KULPA, S. M. & LEGER, E. A. Strong natural selection during plant restoration favors an unexpected suite of plant traits. *Evolutionary Applications*, v. 6, p. 510-23, 2013.

LIND, M. I., & SPAGOPOULOU F. Evolutionary consequences of epigenetic inheritance. *Heredity*, v. 121, p. 205-9, 2018.

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

LOVEJOY, O. Reexamining human origins in light of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, v. 326, 74e1-74e8, 2009.

LYNCH, M. *Origins of Genome Architecture*. Sunderland (Mass.): Sinauer Associates, 2007a.

LYNCH, M. The evolution of genetic networks by non-adaptive processes. *Nature Reviews Genetic*, v. 8, p. 803-13, 2007b.

LYNCH, D. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *PNAS*, v. 104, p. 8597-8604, 2007c.

MAHNER, M. & BUNGE, M. *Foundations of Biophilosophy*. Berlin: Springer-Verlag, 1997.

MARTINS, R. P. The conceptual structure of evolutionary biology: A framework from phenotypic plasticity. *European Journal of Ecology*, v. 4, 2019, in press, DOI: 10.2478/eje-2018-00xx.

MAYR, E. Prologue: Some thoughts on the history of evolutionary synthesis. In: MAYR, E. & PROVINE, W. B. (eds.). *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1998, p. 1-48.

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

MELO, D. & MARROIG, G. Directional selection can drive the evolution of modularity in complex traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 112, p. 470-5, 2015.

MOCZEK, A. P.; SEARS, K. E.; STOLLEWERK, A; WITTKOPP, P. J.; DIGGLE, P.; DWORKIN, I; LEDON-RETTIG, C.; MATUS, D. Q.; ROTH, S; ABOUHEIF, E; BROWN, F. D.; CHIU, C. H.; COHEN, C. S.; TOMASO, A. W.; GILBERT, S. F; HALL, B; LOVE, A. C; LYONS, D. C; SANGER, T. J.; SMITH, J.; SPECHT, C.; VALLEJO-MARIN, M. & EXTAVOUR, C. G. The significance and scope of evolutionary developmental biology: a vision for the 21st century. *Evolution & Development*, v. 17, p. 198-219, 2015.

MONTÉVIL, M.; MOSSIO, M. & POCHEVILLE, A., LONGO, G. Theoretical principles for biology: Variation. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, v. 122, p. 36-50, 2016.

MORANGE, M. Evolutionary developmental biology its roots and characteristics. *Developmental Biology*, v. 357, p. 13-6, 2011.

MORRISON, K. *School Leadership and Complexity Theory*. London and New York: Routledge/Falmer, 2002.

MÜLLER, G. B. Why an extended evolutionary synthesis is necessary? *Interface Focus*, v. 7, 20170015, 2017.

NIKISHAWA, K. & KINO, A. R. Mechanism of evolution by genetic assimilation. *Biophysical Review*, v. 10, p. 667-76, 2018.

NOBLE, D. A theory of biological relativity: no privileged level of causation. *Interface Focus*, v. 6, p. 55-64, 2012.

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

O'MALLEY, M. A. & PARKE, E. C. Microbes, mathematics, and models. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, v. 72, p. 1-10, 2018.

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*. London: MacMillan & Co. Ltd., 1913.

OSTACHUK, A. El Umwelt de Uexküll y Merleau-Ponty. *Ludus Vitalis*, v. 21, p. 45-65, 2013.

PHILLIPS, P. C. Epistasis – the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems. *Nature Reviews Genetics*, v. 9, p. 855-67, 2008.

PIEVANI, T. *Introdução à Filosofia da Biologia*. São Paulo: Edições Loyola, 2010.

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

PIGLIUCCI, M. Do we need an 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.

PROULX, S. R.; PROSMILOW, D. E. L. & PHILLIPS, P. C. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 20, p. 345-53, 2005.

QUELLER, D. C. Fundamental Theorems of Evolution. *American Naturalist*, 2016. www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/690937.

RUSE, M. (ed.). *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, 2008.

SCHEINER, S. M. The theory of biology. *Quarterly Review of Biology*, v. 83, p. 293-318, 2010.

SIMPSON, G. G. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press, 1984.

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. 1296-302, 2015.

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

SPEIJER, D. Does constructive neutral evolution play an important role in the origin of cellular complexity? *Bioessays*, v. 33, p. 344-9, 2011.

STOLTZFUS, A. Constructive neutral evolution: exploring evolutionary theory's curious disconnect. *Biology Direct*, v. 7, p. 1-13, 2012.

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

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

WEASTNEAT, D. & FOX, C. W. (eds.). *Evolutionary Behavioral Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2010.

WEITZ, J. S.; BENFEY, P. N. & WINGREEN, N. S. Evolution, interactions and biological networks. *Plos Biology*, v. 5, p. 10-2, 2007.

WEST-EBERHARD, M. J. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*, 304B, p. 610-8, 2005.

ZHANG, J. Evolutionary genetics: Progress and challenges. In: BELL, M. A.; FULTUYMA, D. J.; EANES, W. F. & LEVINTON, J. S. (eds.). *Evolution Since Darwin: The First 150 Years*. Sinauer, Sunderland, Mass., 2010, p. 87-118.



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