

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Da teoria sintética da evolução à síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica

CINTIA GRAZIELA SANTOS

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO / SP
2015

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Da teoria sintética da evolução à síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica

CINTIA GRAZIELA SANTOS

ORIENTADORA: PROF. DRA. LILIAN AL-CHUEYR PEREIRA MARTINS

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO / SP
2015

Autorizo a reprodução total ou parcial deste trabalho para fins de estudo, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica

Santos, Cintia Graziela

Da teoria sintética da evolução à síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica

p.161: Il.; 30 cm

Tese de Doutorado apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP.

Área de concentração: Biologia Comparada

Orientadora: Lilian Al-Chueyr Pereira Martins

1. História da Evolução 2. História da Genética 3. Síntese moderna 4. Síntese estendida 5. Plasticidade fenotípica

FOLHA DE APROVAÇÃO

Nome: **Cintia Graziela Santos**

Título: **Da teoria sintética da evolução à síntese estendida: o papel da plasticidade fenotípica**

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área: Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____

Instituição: _____ Assinatura: _____

*Dedico aos meus pais,
Dalva e Francisco.*

Mudam-se os tempos, mudam-se as vontades

Mudam-se os tempos, mudam-se as vontades,
Muda-se o ser, muda-se a confiança;
Todo o Mundo é composto de mudança,
Tomando sempre novas qualidades.

Continuamente vemos novidades,
Diferentes em tudo da esperança;
Do mal ficam as mágoas na lembrança,
E do bem, se algum houve, as saudades.

O tempo cobre o chão de verde manto,
Que já coberto foi de neve fria,
E em mim converte em choro o doce canto.

E, afora este mudar-se cada dia,
Outra mudança faz de mor espanto:
Que não se muda já como soía.

Luís Vaz de Camões

AGRADECIMENTOS

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP), em especial ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, por todos os recursos disponibilizados para a realização de todas as etapas do doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado.

À Prof. Dra. Lilian Al-Chueyr Pereira Martins por abrir as portas de seu laboratório em um momento delicado da minha vida. Obrigada pela orientação, confiança, apoio, motivação e amizade. Por estar sempre presente, seja mostrando respostas ou indicando onde consegui-las.

À Professora Fernanda Brando, pela oportunidade de compartilhar momentos de amizade e de discussões interessantes.

Ao Luis Toledo pela ajuda com a tradução do alemão para o português de um artigo importante para esta tese.

Às amigas de laboratório, Giselle e Pedrita, que sempre estiveram presentes, nos momentos alegres e nos tristes. Com quem passei horas muito agradáveis. Vocês foram minha válvula de escape, com quem compartilhei não só conhecimentos científicos, mas também de vida.

Às amigas Márcia, Aline e Analuê, por estarem sempre presentes, mesmo longe e seguindo caminhos divergentes. Vocês são companheiras de longa data.

Aos meus pais Dalva e Francisco e ao meu irmão Tiago, pelo incentivo e pelo apoio durante toda a minha formação acadêmica e também por terem me proporcionado condições para que eu seguisse em frente.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. O meu muito *Obrigada!*

RESUMO

O objetivo desta pesquisa histórica é inicialmente descrever um importante evento (A Síntese moderna) que ocorreu na biologia no período entre guerras. Os biólogos evolutivos chegaram a um acordo sob vários aspectos tais como: o gradualismo do processo evolutivo, o conceito de população e fatores ecológicos, dentre outros. Em segundo lugar, introduzir a chamada Síntese expandida analisando um de seus pressupostos – a plasticidade fenotípica – e seus antecedentes históricos. Procurará elucidar se algumas ideias relacionadas à plasticidade fenotípica já estavam presentes no início do século XX como alegam alguns autores. Além disso, se essas ideias estavam presentes em trabalhos publicados durante o período da Síntese. Esta tese compreende uma Introdução e seis capítulos. A Introdução apresenta o escopo, metodologia e objetivos da pesquisa. O Capítulo 1 apresenta a Síntese evolutiva e suas relações com a Síntese expandida, introduzindo a plasticidade fenotípica. O Capítulo 2 discute os antecedentes históricos da plasticidade fenotípica. O Capítulo 3 descreve alguns experimentos relacionados à plasticidade fenotípica realizados no início do século XX, focalizando as contribuições de Richard Woltereck. O Capítulo 4 analisa as pesquisas relacionadas ao assunto, desenvolvidas nas décadas de 1940 e 1950 por Ivan I. Schmalhausen e Conrad Waddington. O Capítulo 5 lida principalmente com as pesquisas voltadas à plasticidade fenotípica desenvolvidas na década de 1960 por Anthony D. Bradshaw. O Capítulo 6 esboça um panorama das pesquisas relacionadas ao assunto desenvolvidas após a década de 1960. O Capítulo 7 apresenta algumas considerações sobre o que foi discutido nesta tese. Esta pesquisa leva à conclusão de que algumas ideias que podem ser relacionadas à concepção de plasticidade fenotípica já estavam presentes no final do século XIX. A partir daí, houve mudanças em relação à sua abrangência e terminologia. Concepções relacionadas à plasticidade fenotípica também podem ser encontradas durante o período da Síntese em alguns autores como Schmalhausen, por exemplo. Talvez devido a razões de ordem política elas não foram propagadas. Além disso, é possível que não tenham sido compreendidas completamente pela comunidade científica da época.

Palavras-chave: História da Evolução; História da Genética; Síntese moderna; Síntese estendida; Plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

The aim of this historical research is firstly to describe an important event (The Modern synthesis) that took place in biology in the inter-war-years. The evolutionary biologists reached agreement to several respects such as the gradualism of the evolutionary process, the concept of population and ecological factors, among others. Secondly, to introduce the so-called extended synthesis analyzing one of its features - the phenotypic plasticity - and its historical antecedents. It will try to elucidate whether some ideas that could be related to phenotypic plasticity were already present in the beginning of the 20th century as it was claimed by some authors. Besides that, whether such ideas were not present in the works published during the Synthesis period. This thesis comprises an Introduction and six chapters. The Introduction presents the scope of the research, the research method and the aim of the research. Chapter 1 presents the Evolutionary synthesis and its relationship with the Extended synthesis, introducing the phenotypic plasticity. Chapter 2 discusses the historical antecedents of the phenotypic plasticity. Chapter 3 describes some experiments related to phenotypic plasticity performed in the beginning of the 20th century, focusing Richard Woltereck contributions. Chapter 4 analyzes the researches related to the subject performed in the 1940's and 1950's by Ivan I. Schmalhausen and Conrad Waddington. Chapter 5 mainly focuses the inquiries related to phenotypic plasticity made by Anthony D. Bradshaw during the 1960's. Chapter 6 presents an outlook of the researches concerning the subject performed after 1960's. Chapter 7 presents the final remarks concerning the subject of this thesis. This research leads to the conclusion that some ideas that could be related to the conception of phenotypic plasticity were already present in the end of 19th century. From this time onwards there were been made changes mainly related to its scope and terminology. Conceptions related to phenotypic plasticity can also be found during the Synthesis period in some authors such as Schmalhausen. In this case, perhaps due to political reasons they were not propagated. Besides that, it is possibly that they were not completely understood by the scientific community of that time.

Key-words: History of Evolution; History of Genetics; Modern synthesis; Extended synthesis; Phenotypic plasticity.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Altenberg 16.....	31
Figura 2. Exemplo de plasticidade fenotípica.	34
Figura 3. Exemplo de normas de reação genotípicas.	37
Figura 4. Friedrich Leopold August Weismann.	42
Figura 5. Wilhelm Johannsen.	48
Figura 6. Richard Woltereck.	55
Figura 7. Visão lateral de <i>Hyalodaphnia cucullata</i> (Fig. 1) e <i>Daphnia longispina</i> (Fig. 2)...	58
Figura 8. Curvas fenotípicas para fêmeas de três linhagens puras.	59
Figura 9. Norma de reação da dependência do número de facetas do olho de fêmeas de <i>Drosophila melanogaster</i>	64
Figura 10. Ivan I. Schmalhausen.	68
Figura 11. Conrad Hal Waddington.	82
Figura 12. Parte de uma paisagem epigenética.	84
Figura 13. Asa da esquerda, fenótipo crossveinless. Asa da direita, fenótipo selvagem.	88
Figura 14. Progresso da seleção para e contra a formação da fenocópia crossveinless.	89
Figura 15. Quatro asas crossveinless: <i>a</i> série 4, <i>b</i> série 3, <i>c</i> série 2, <i>d</i> série 1.....	90
Figura 16. Mosca esquerda – fenótipo normal. Mosca direita – fenótipo <i>bithorax</i>	92
Figura 17. Conrad Hal Waddington.	96
Figura 18. Anthony David Bradshaw.....	101
Figura 19. Imagem ilustrativa de <i>Agrostis tenuis</i>	102
Figura 20. Imagem ilustrativa de <i>Anthoxanthum odoratum</i>	103
Figura 21. Índice do artigo de Bradshaw sobre a plasticidade fenotípica em plantas.....	106

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
CAPÍTULO 1 - DA SÍNTESE EVOLUTIVA À SÍNTESE ESTENDIDA: UMA VISÃO GERAL	17
1.1 ALGUNS ANTECEDENTES DA SÍNTESE	18
1.2 A SÍNTESE EVOLUTIVA	23
1.3 CRÍTICAS À SÍNTESE	26
1.4 A SÍNTESE ESTENDIDA	29
1.5 PLASTICIDADE FENOTÍPICA	34
CAPÍTULO 2 - ANTECEDENTES HISTÓRICOS DA PLASTICIDADE FENOTÍPICA	39
2.1 AS CONTRIBUIÇÕES DE WEISMANN	40
2.2 AS CONTRIBUIÇÕES DE JOHANNSEN	46
CAPÍTULO 3 - AS CONTRIBUIÇÕES DE RICHARD WOLTERECK	53
3.1 OS EXPERIMENTOS DE WOLTERECK	56
3.2 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	62
3.3 ALGUNS DESDOBRAMENTOS	63
CAPÍTULO 4 - A SÍNTESE MODERNA E A PLASTICIDADE FENOTÍPICA: AS CONTRIBUIÇÕES DE SCHMALHAUSEN E WADDINGTON	65
4.1 AS CONTRIBUIÇÕES DE SCHMALHAUSEN NA DÉCADA DE 1940	66
4.1.1 <i>Factors of evolution: Theory of stabilizing selection</i>	69
4.1.2 A recepção da tradução inglesa na ocasião de sua publicação	74
4.1.3 Impressões recentes sobre o livro de Schmalhausen	78
4.1.4 Algumas considerações	80
4.2 AS CONTRIBUIÇÕES DE CONRAD H. WADDINGTON	81
4.2.1 A assimilação genética	83
4.2.2 Algumas considerações	97
CAPÍTULO 5 - AS CONTRIBUIÇÕES DE ANTHONY BRADSHAW	99
5.1 AS INVESTIGAÇÕES SOBRE PLASTICIDADE NA DÉCADA DE 1960	104

5.2 BRADSHAW REVISITA A PLASTICIDADE	111
5.3 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	113
CAPÍTULO 6 - A PLASTICIDADE FENOTÍPICA APÓS BRADSHAW	116
6.1 PUBLICAÇÕES DA DÉCADA DE 1970	118
6.2 PUBLICAÇÕES DAS DÉCADAS DE 1980 E 1990	120
6.3 A CONTROVÉRSIA	123
6.3.1 Os estudos iniciais de Via e Lande	123
6.3.2 A controvérsia propriamente dita	125
6.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES	129
CAPÍTULO 7 - CONSIDERAÇÕES FINAIS	131
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	137

INTRODUÇÃO

A presente pesquisa se refere à História da Biologia, particularmente, à História da Genética e Evolução. Trata de um importante movimento, que ocorreu na biologia durante o século XX, no período entre guerras, a “teoria sintética da evolução” ou “síntese moderna” e seus desdobramentos, descritos por alguns autores como síntese estendida ou síntese expandida. Aborda principalmente um dos aspectos introduzidos na síntese estendida, a plasticidade fenotípica. O período analisado vai do final do século XIX até a década de 1960.

Este é um trabalho dentro da linha de pesquisa História, Teoria e Ensino de Biologia Comparada, estando voltado para a História e Teoria da Biologia. Seu objetivo não é desenvolver novos conhecimentos científicos, e sim investigar a origem e fundamentação de conhecimentos aceitos atualmente, bem como propostas antigas que foram rejeitadas e esquecidas. Estudos históricos e epistemológicos deste tipo contribuem para a compreensão da natureza e processo de construção da ciência e para o próprio esclarecimento conceitual das bases da Biologia. Não cabe aqui, é claro, discutir a validade e importância da história e filosofia da ciência, que não são colocadas em dúvida.

O interesse sobre o assunto surgiu durante a realização do meu Mestrado, quando trabalhei com a parte experimental relacionada à plasticidade fenotípica, mais especificamente com espécies de *Drosophila* e sua interação com os cactos hospedeiros. Este estudo em conjunto com o conhecimento adquirido a partir da literatura disponível sobre a chamada síntese estendida suscitou meu interesse em conhecer a história da plasticidade e o papel que ela desempenhou nesse movimento.

Inicialmente procurou-se oferecer uma descrição sucinta do que consistiu a síntese evolutiva. A seguir, apresentar a síntese estendida, apontando quais foram as mudanças ocorridas na passagem de uma para a outra. Na sequência, analisar mais detalhadamente um dos pressupostos introduzidos pela síntese estendida: a plasticidade fenotípica e seus antecedentes históricos. Para isso escolhemos algumas contribuições que consideramos representativas dentro do período abordado (desde o início do século XX até a década de 1960). Apesar de a presente análise estar focada nesse período, optou-se por apresentar também um capítulo tratando brevemente das contribuições sobre o assunto após a década de 1960.

Pode-se dizer que o tema escolhido ainda tem aspectos a serem explorados. Isso é mostrado por meio de um levantamento realizado a partir dos volumes anuais da *Current bibliography* da revista *Isis*. Essa bibliografia apresenta os trabalhos históricos publicados em cada ano, em centenas de revistas especializadas de todo o mundo. Embora existam diversos trabalhos que discutem a síntese evolutiva e alguns mais recentes tratando da síntese

estendida, assim como do desenvolvimento do estudo da plasticidade fenotípica (West-Eberhard, 2003; Brigandt & Love, 2010; Folguera & Lombardi, 2012; Jablonka & Lamb, 2005, 2008; Pigliucci, 2007; Pigliucci & Müller, 2010), não encontramos nenhum que discuta de forma aprofundada, sob o ponto de vista histórico, a plasticidade fenotípica, levando em conta a passagem de uma para a outra. Nesse sentido acreditamos que nossa pesquisa possa contribuir para a historiografia da história da genética e evolução no que se refere ao tema estudado.

A metodologia empregada nesta pesquisa envolve, por um lado, uma abordagem histórica e, por outro lado, análises metodológica e extra-científica¹.

A “abordagem histórica” consiste na análise de obras originais dos estudiosos (fontes primárias) e do contexto histórico de sua época. Além das fontes primárias, foram estudadas fontes secundárias, isto é, artigos e livros de historiadores e filósofos da ciência, que tratam dos assuntos, problemas ou período em questão. Esse estudo conduziu a uma compreensão tão próxima quanto possível da linguagem, problemática, pressupostos, métodos e conhecimentos gerais da época abordada, de forma a adquirir uma visão semelhante à dos próprios pesquisadores dessa mesma época. Apenas dessa maneira pode-se evitar uma interpretação totalmente deturpada dos textos antigos. Devem-se evitar particularmente os anacronismos, como confundir os conceitos antigos com os atuais (mesmo se forem representados pelas mesmas palavras) e confundir a fundamentação apresentada na época com a aceita atualmente. É muito importante evitar o erro historiográfico que consiste em procurar e valorizar no passado apenas aquilo que se aceita atualmente, desprezando aquilo que é rejeitado pela ciência atual (historiografia “Whig”). É impossível eliminar totalmente a influência de nossas concepções atuais, mas deve-se evitar, tanto quanto possível, olhar o passado com os olhos do presente.

Como fontes primárias, utilizamos principalmente as publicações a partir de 1909. Por exemplo: Johannsen, 1911; Woltereck, 1909; Schmalhausen, 1949; Waddington, 1942, 1953, 1956; Bradshaw, 1965. Como fontes secundárias utilizamos diversos livros como, por exemplo, *The growth of biological thought* de autoria de Ernst Mayr; *Unifying biology*, de V. Betty Smocovitis; *Evolution. The extended synthesis* de Massimo Pigliucci e Gerd B. Müller e diversos artigos que constam na bibliografia final.

¹ O termo “extra-científico” (com ou sem hífen) é bastante comum em obras de língua inglesa sobre história da ciência. Robert Merton, por exemplo, empregou esta expressão para se referir às relações entre ciência e doutrinas religiosas, ou utilidade econômica ou adequação política (Ver Merton, Robert K. Science and the social order. *Philosophy of Science* 5 (3): 321-337, 1938, especialmente página 328). Pode ser também usado o termo não epistêmico.

O uso da “análise metodológica” significa que o estudo não se restringiu à mera descrição do passado, mas procurou discutir aquela ciência com os recursos filosóficos e metodológicos adequados. Procuramos responder a questões do tipo: se a teoria estava claramente formulada, se era coerente, se estava bem fundamentada em observações e/ou experimentos, se era testável, se dispunha de bons argumentos, se havia alternativas viáveis, etc.

A “análise extra-científica” ou “não epistêmica” abrangeu um conjunto de abordagens. Em primeiro lugar, um “enfoque sociológico”, que envolveu uma avaliação das forças sociais que influenciaram nas decisões e crenças dos cientistas. Por meio desta abordagem podemos tentar responder a questão: Por que motivo uma proposta foi aceita ou recusada? Nesse sentido, foram examinados os contextos político, religioso e a *Weltanschauung*² dos grupos considerados. Uma teoria bem fundamentada pode não ser aceita, enquanto uma teoria com fraca fundamentação pode ser aceita. Não é apenas a boa ou a má fundamentação que pode explicar a aceitação ou rejeição de uma teoria, embora seja (como já foi dito) um dos fatores que influenciam a reação da comunidade científica. Além disso, costuma-se verificar se os principais personagens deste estudo estavam vinculados ou podiam ser identificados como pertencendo a um determinado grupo social sob o ponto de vista religioso, filosófico, político, profissional e familiar, se tinham aderido a um programa de pesquisa, etc., e como esses fatores sociais poderiam influenciar suas atitudes em relação à teoria que propuseram.

Nesse sentido, a presente pesquisa procurou responder às seguintes questões:

- a) No que consistiu a síntese evolutiva? Quais foram seus principais pressupostos? Qual foi o contexto científico, social, político e econômico que ela se desenvolveu? As críticas que surgiram na década de 1980 são procedentes?
- b) No que consiste a síntese estendida ou expandida? Quais são seus principais pressupostos?
- c) O que mudou da síntese evolutiva para a síntese estendida? Qual é o contexto dessa mudança?
- d) Por que nem todos os biólogos atuais concordam em que se está diante de uma síntese estendida em andamento?
- e) É procedente a descrição feita por alguns autores de que a ideia da plasticidade fenotípica já estava presente em publicações de vários autores desde o início do século

² Visão de mundo.

XX? Como ela aparece (ou não) nos trabalhos mencionados?

f) Considerando os principais trabalhos dos chamados “arquitetos da síntese evolutiva” (Dobzhansky, Mayr, Huxley, por exemplo), é procedente a afirmação de que a plasticidade fenotípica realmente não estava presente na síntese evolutiva?

A presente tese está dividida em sete capítulos. O Capítulo 1 trata da passagem da síntese moderna para a síntese estendida, introduzindo a plasticidade fenotípica. O Capítulo 2 discute os antecedentes históricos da plasticidade fenotípica. O Capítulo 3 descreve os experimentos sobre a plasticidade fenotípica desenvolvidos no início do século XX, focalizando as contribuições de Richard Woltereck. O Capítulo 4 analisa as contribuições das décadas de 1940 e 1950, particularmente as pesquisas de Ivan I. Schamlhausen e Conrad H. Waddington, relacionadas ao assunto. O Capítulo 5 focaliza as investigações sobre a plasticidade que ocorreram na década de 1960, especialmente as desenvolvidas por Anthony D. Bradshaw. O Capítulo 6 esboça um panorama das contribuições sobre o tema, que ocorreram após a década de 1960. O Capítulo 7 apresenta algumas considerações sobre o que foi discutido nos capítulos anteriores.

CAPÍTULO 1

DA SÍNTESE EVOLUTIVA À SÍNTESE ESTENDIDA: UMA VISÃO GERAL

1.1 ALGUNS ANTECEDENTES DA SÍNTESE

De acordo com Ernst Mayr (1904-2005), a biologia evolutiva pode ser dividida em três períodos. O primeiro (de 1859 a 1895), corresponde à proposta de Darwin e outras propostas que admitiam a descendência comum. O segundo (de 1895 a 1936) é marcado pelo início da síntese evolutiva. Neste período discutiam-se aspectos como: qual seria o principal modo de evolução (gradual/saltacional); ocorria herança de caracteres adquiridos (*soft inheritance*) ou não; a mudança genética se devia à pressão da mutação ou da seleção natural. O terceiro (de 1936 até a década de 1947), é caracterizado pelo domínio da síntese evolutiva (Mayr, 1982, p. 571).

Com a publicação da *Origin of species* em 1859, Charles Darwin (1809-1882) propôs a teoria da descendência comum. Ele alegou que as espécies vivas (incluindo os seres humanos) não surgiram como se apresentam hoje em dia, mas descenderam de espécies extintas e de ancestrais comuns que foram modificados por causas naturais. Essa visão se opunha ao que era normalmente aceito pelos estudiosos da época que admitiam que as espécies eram fixas e foram criadas já adaptadas ao ambiente em que viviam.

Darwin apresentou uma série de argumentos que corroboravam a ideia de que a evolução ocorria principalmente por meio de um processo lento e gradual, sendo que a seleção natural era o principal, mas não exclusivo, meio de modificação das espécies. A seleção natural agiria sobre pequenas modificações preservando as que fossem úteis para o indivíduo e que seriam transmitidas aos seus descendentes, consistindo em um processo semelhante ao da seleção artificial utilizada pelos criadores de animais ou plantas. Como nem todo indivíduo que nasce é capaz de sobreviver e deixar descendentes ocorre uma luta pela sobrevivência e os indivíduos que apresentam algumas vantagens sobre seus companheiros teriam uma possibilidade maior de sobreviver e deixar descendentes. Além da seleção natural, Darwin também sugeriu outros meios que podiam modificar as espécies, tais como: ação direta do meio, seleção sexual e herança de caracteres adquiridos pelo uso e desuso. Ele propôs um mecanismo para transmissão das características – a hipótese da pangênese. Embora admitisse a existência de variações bruscas (*sports*) que podiam ser transmitidas aos descendentes, Darwin não as considerou importantes para o processo evolutivo (Martins, 2006, pp. 263-264).

No entanto, Darwin não apresentou uma proposta fechada. Ele sugeriu diversos tipos de estudos que poderiam contribuir para esclarecer a origem das espécies: estudo com animais

domesticados e plantas cultivadas, as afinidades mútuas entre os seres orgânicos, as relações embriológicas, distribuição geográfica e sucessão geológica. O livro teve um grande impacto. Contudo, mesmo os que se consideravam seguidores de Darwin e se autodenominavam darwinistas como Alfred Russel Wallace (1823-1913), por exemplo, não aceitavam/seguiram todos os pressupostos de sua teoria (Martins, 2006, p. 264). Assim, a teoria de Darwin, na época de sua proposta, encontrou algumas objeções mesmo na Grã-Bretanha (Beatty, 1980, p. 397).

Nos anos seguintes à publicação do *Origin of species*, havia grande diversidade de opiniões entre os biólogos, sendo que cada ramo da biologia e até mesmo cada país tinham sua própria tradição e pesquisa. Em alguns países como a Alemanha e Inglaterra, a evolução por descendência com modificação era aceita de um modo geral. Na França, porém, a resistência à contribuição de Darwin foi maior do que em qualquer outro país do ocidente e as ideias evolutivas começaram a ser difundidas somente em 1870, sendo que em 1880 e 1890 a evolução foi aceita, mas na forma de neolamarckismo. No entanto, a seleção natural foi rejeitada e aceita apenas por uma minoria, tanto na Alemanha, Estados Unidos, Inglaterra e França. Por outro lado, na Rússia, a seleção natural teve uma maior aceitação (Mayr, 1982, p. 535).

Durante as décadas que se seguiram à publicação de *Origin of species*, vários evolucionistas procuraram seguir as linhas de investigação sugeridas por Darwin, como por exemplo, a escola de Frank Balfour (1851-1882) em Cambridge, Inglaterra, que procurava reconstruir a filogenia utilizando as relações morfológicas. Dessa escola faziam parte William Bateson (1861-1926), Adam Sedgwick (1785-1873), Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) e Ray Lankester (1847-1929), dentre outros. Contudo, a morte prematura de Balfour e a insatisfação com o método morfológico fez com que essa escola se dispersasse e seus seguidores passaram a se dedicar a outras linhas de investigação. Bateson, por exemplo, após estudar as relações filogenéticas em *Balanoglossus*, começou a investigar a relação entre as variações dos animais e as condições em que eles viviam nos lagos salgados, para ver se essas variações eram contínuas. Nesse caso, o papel da seleção natural no processo evolutivo ficaria fortalecido. Depois coletou fatos sobre o que chamou de variações descontínuas e publicou um livro catalogando-as. A partir do final do século XIX, passou a trabalhar com cruzamentos experimentais, dentro de uma linha de pesquisa bastante adotada na época da publicação do *Origin of species* (1859). Tomando conhecimento do artigo de Mendel, dedicou-se a partir de 1900 até o fim de sua vida ao programa de pesquisa mendeliano. Juntamente com seus colaboradores, Reginald Crundall Punnett e Edith R. Saunders testou a aplicação dos princípios de Mendel em organismos animais e vegetais, procurando também os desvios e propondo novas leis (Martins, 1999, pp. 69-70).

Outro integrante da escola de Frank Balfour, Weldon, obteve uma posição acadêmica relevante no *University College* (1890-1899) em Londres. Nesse período conviveu com o matemático e estatístico Karl Pearson (1857-1936), aprofundando seus conhecimentos em matemática, e também com Francis Galton (1822-1911) que liderou a escola biometricista da qual ele e Pearson foram seguidores. Os biometricistas que se consideravam seguidores de Darwin, empregavam conhecimentos estatísticos à biologia, estudando caracteres contínuos como peso e altura. Analisavam populações naturais usando técnicas adaptadas à análise das variações contínuas e acreditavam que a seleção natural desempenhava papel importante nesses casos (Martins, 2007, p. 172, 175).

Na segunda metade da década de 1890 ocorreu a ascensão da escola biometricista. Seus adeptos estudavam variações contínuas e aceitavam a ideia de herança com mistura (Martins, 2007, p. 175). Nessa época havia várias possibilidades em termos de ideias evolutivas. Os naturalistas de campo enfatizavam o papel dos fatores geográficos na evolução e muitos deles aceitavam a herança de caracteres adquiridos. Dentre os paleontólogos, vários acreditavam que a evolução era dirigida por uma força (ortogênese). Alguns aceitavam a evolução gradual e outros a evolução saltacional. Enfim, ocorria a mais variada gama de combinações.

De acordo com Mayr, as divergências entre os biólogos evolucionistas iniciaram-se no final da década de 1890. Muitas das novas áreas específicas da biologia que surgiram, como embriologia, citologia, genética, biologia do comportamento, ecologia, entre outras, eram experimentais e isso resultou em um distanciamento entre esses biólogos – os experimentalistas, de um lado, e aqueles que se apresentavam como naturalistas (zoólogos, botânicos e paleontólogos) de outro. Eles adotavam enfoques diferentes em sua pesquisa e enfatizavam diferentes aspectos em relação à evolução. Dentre os experimentalistas, ele incluiu William Bateson; Hugo de Vries (1848-1935); Wilhelm Ludvig Johannsen (1857-1927), Thomas Hunt Morgan (1866-1945), que iniciaram suas carreiras científicas como embriologistas e, posteriormente, se dedicaram à genética. Eles estavam interessados no estudo das causas próximas relacionadas principalmente aos fatores genéticos e sua origem. Por outro lado, os naturalistas, que procuravam investigar os fenômenos evolutivos na natureza, estavam interessados na biodiversidade e estudavam as causas últimas. Esses dois grupos utilizavam linguagens diferentes e isso são os principais pontos de divergência entre eles. Nessa época, estavam em discussão questões como:

- Só é herdado o que estiver no núcleo dos gametas (*hard inheritance*) ou existe herança de caracteres adquiridos (*soft inheritance*)?

- O que guia a evolução: mutação, seleção, indução pelo meio ambiente ou tendências intrínsecas?
- A evolução é gradual ou saltacional? (Mayr, 1982, pp. 540-541)

Em 1900 ocorreu o que Julian Huxley (1887-1975) chamou de “eclipse do Darwinismo”, que coincidiu com a ascensão da genética mendeliana. Nessa época a seleção natural atingiu os mais baixos índices de popularidade. August Weismann (1834-1914) foi um de seus poucos defensores, mas exagerou o papel da seleção natural no processo evolutivo, acreditando que ela explicava tudo, o que nem o próprio Darwin fez (Martins, 2003).

No início do século XX foi publicada a tradução inglesa da obra do botânico holandês Hugo de Vries (1848-1935), *The mutation theory* (“A teoria da mutação”) em dois volumes (Mayr, 1982, p. 546). Nela, a partir dos resultados encontrados nos estudos com a planta *Oenothera*, ele defendeu que a evolução ocorria principalmente de maneira brusca, que as espécies se formavam em um único passo e que, por isso, as variações descontínuas eram as mais relevantes para o processo evolutivo. Isso se opunha ao pensamento de Darwin que priorizava as variações contínuas. Entretanto, a seleção natural podia agir sobre as diversas formas que haviam sofrido “mutação”. A teoria da “mutação” foi bem aceita pela comunidade científica da época, principalmente na primeira metade do século XX. Estudos posteriores mostraram que muitos casos considerados por de Vries como sendo mutações, eram resultado dos complicados arranjos genéticos de *Oenothera*. Um dos seus mais fortes entusiastas, nesse período, foi o norte americano Thomas Hunt Morgan (1866-1945).

Embora tenha suas raízes em episódios anteriores, entre 1902 e 1906, ocorreu na Inglaterra umas das mais acirradas controvérsias da história da Biologia (Martins, 2007): a controvérsia mendeliano-biometricista. Ela envolveu por um lado Bateson e os mendelianos e por outro Weldon, Pearson e os biometricistas. Contribuíram para ela tanto fatores não epistêmicos (luta pela autoridade no campo da hereditariedade e evolução; falta de empenho de ambas as partes em entender a terminologia e conceitos empregados pela outra) quanto epistêmicos (diferentes interpretações do processo evolutivo – ênfase nas variações contínuas ou descontínuas; concepções diferentes sobre herança – com ou sem mistura; diferentes terminologias; emprego de metodologias diferentes; falta de treino em matemática dos biólogos) (Martins, 2007).

Os biometricistas tinham ideias diferentes dos mendelianos em relação à hereditariedade e evolução e adotavam métodos diferentes em suas investigações. Os primeiros estudavam principalmente as variações contínuas (peso, altura) e utilizavam métodos estatísticos. Por outro lado, os mendelianos se dedicavam ao estudo de variações

descontínuas (coloração) e desenvolviam cruzamentos experimentais, acompanhando a herança de determinadas características por diversas gerações (Martins, 2007).

Os vencedores da controvérsia foram Bateson e os mendelianos. Segundo o historiador da ciência William Provine, esse resultado retardou drasticamente o desenvolvimento da genética das populações (Provine, 2001, pag. 64). Por outro lado, segundo Mayr, foi a escola biometricista que originou a “genética matemática de populações”, mais tarde desenvolvida por Ronald A. Fisher (1890-1962), Sewall Wright (1889-1988) e John B. Sanderson Haldane (1892-1964) (Mayr, 1982).

Durante as três primeiras décadas do século XX, ocorreu o desenvolvimento da teoria mendeliana cromossômica que considerava que os elementos responsáveis pela transmissão das características hereditárias (fatores, mais tarde chamados genes) eram entidades físicas localizadas ao longo dos cromossomos e que era possível estabelecer um paralelo entre o seu comportamento, durante a divisão celular, e os princípios de Mendel. Essa teoria envolvia estudos de cruzamentos experimentais com resultados macroscópicos (visíveis) e estudos citológicos do comportamento cromossômico com resultados microscópicos (o que chamamos meiose) (Martins, 1997, Introdução).

Inicialmente, vários cientistas não aceitaram a hipótese cromossômica porque ela apresentava vários problemas e faltavam evidências que a substanciava. Dentre eles, estava Thomas Hunt Morgan, que além de não aceitar essa hipótese, também não aceitava os princípios mendelianos. Porém, a partir de 1910-1911, com o trabalho experimental desenvolvido com a mosca das frutas *Drosophila melanogaster*, ele passou a aceitar essas duas propostas e em 1915, juntamente com seus colaboradores Sturtevant, Muller e Bridges, publicaram o livro *The mechanism of Mendelian heredity* (Allen, 1975; Martins, 1999).

De acordo com Peter Bowler (1983), Morgan, a partir de 1916, começou a admitir que uma nova característica formada pela mutação não seria capaz de se espalhar, exceto se fosse ajudada pela seleção, passando a aceitar a forma primitiva da teoria da seleção genética. As mutações prejudiciais seriam impedidas de se espalhar, enquanto que as benéficas iriam aos poucos tomando conta da população, porque se reproduziriam mais rápido do que o gene original.

Em 1918 R. A. Fisher publicou uma série de artigos com a análise matemática da distribuição dos genes nas populações. Na década de 1920 os novos conhecimentos foram aplicados às populações. Passou-se a acreditar que a seleção natural agiria sobre as frequências gênicas. As propostas iniciais ignoraram aspectos como isolamento geográfico, mas permitiram o ressurgimento da seleção natural. Os estudos feitos por R. A. Fisher, J. B. S. Haldane e S. Wright sugeriram que a frequência de alguns genes dentro da população aumentaria em detrimento de outros por causa da vantagem adaptativa da seleção (Mayr, 1982, p. 554).

Segundo Mayr, por volta de 1930, o distanciamento entre os geneticistas experimentalistas e naturalistas tinha aumentado e parecia difícil ocorrer um entendimento (Mayr, 1982, p. 566). A literatura do período mostra como os dois grupos empregavam terminologias diferentes, concepções diferentes e propunham questões diferentes.

Para romper esse impasse entre geneticistas e naturalistas, de acordo com Mayr, foi preciso que o grupo jovem dos geneticistas experimentalistas se interessasse pela diversidade e aspectos populacionais da evolução e que por sua vez, os naturalistas pudessem entender que a interpretação genética dessa segunda geração de geneticistas não se opunha ao gradualismo e à seleção natural. Segundo ele, nos anos compreendidos entre 1936 e 1947 houve uma mudança no panorama. Os biólogos evolucionistas concordaram com os seguintes pressupostos: 1º) A evolução é gradual e pode ser explicada por meio de pequenas mudanças nos genes e recombinação, sobre as quais age a seleção natural; 2º) O conceito de população, ou seja, as espécies são agregados populacionais; 3º) O efeito dos fatores ecológicos (nicho, competição etc.). Além disso, passaram a desconsiderar a herança de caracteres adquiridos (*soft inheritance*) (Mayr, 1982, pp. 566-567).

1.2 A SÍNTESE EVOLUTIVA

A convergência de diversas disciplinas biológicas e o consenso entre os experimentalistas e naturalistas, em relação a alguns pressupostos que mencionamos acima, caracterizou a “síntese moderna” do pensamento evolutivo. O termo foi introduzido por Julian Huxley no livro *Evolution: The modern synthesis* (1942) que a descreveu como um importante evento intelectual no período entre guerras. A síntese evolutiva foi o resultado dos desenvolvimentos da genética; da teoria da seleção natural (modelos matemáticos e experimentais do estudo da evolução); da aplicação de métodos experimentais quantitativos ao estudo da Biologia; da fusão da nova genética com a teoria da seleção natural e da necessidade do isolamento geográfico na fase inicial da especiação (Mayr, 1982, p. 567).

Nesta fase, de acordo com Mayr, foi preciso que ambas as partes (naturalistas e experimentalistas) que representavam, a seu ver, duas “tradições de pesquisa” muito diferentes, abandonassem alguns pressupostos que aceitavam antes e acatassem alguns da outra parte. Por exemplo, que os naturalistas abandonassem a crença na herança de caracteres adquiridos e os experimentalistas abandonassem o pensamento tipológico e incorporassem a

origem da diversidade. Ocorreu o declínio do conceito de “pressão de mutação”, o qual foi substituído pela seleção natural e a percepção da grande variação genética nas populações naturais (Mayr, 1982, p. 567).

Essa reconciliação entre naturalistas e experimentalistas foi obra de um grupo de evolucionistas, que ele chamou de “arquitetos da síntese”. A seu ver, eles foram capazes de fazer pontes entre os diferentes campos da biologia e remover os desentendimentos. Esses evolucionistas tinham que ir além de sua especialidade. Deviam estar a par dos conhecimentos de outras áreas da biologia e serem flexíveis, a ponto de abandonar algumas de suas antigas ideias e acatar as novas. (Mayr, 1982, pp. 567-568).

São considerados arquitetos da síntese: Theodosius Dobzhansky (1937); Ronald A. Fisher (1930); Sewall Wright (1931); John B. Sanderson Haldane (1932), Julian Huxley (1940); Ernst Mayr (1942); George G. Simpson (1944); Bernard Rensch (1947) e George L. Stebbins (1950), dentre outros. Dobzhansky, Huxley, Mayr, Simpson, Rensch e Stebbins perceberam a falta de comunicação entre as escolas evolucionistas e procuraram fazer uma ponte entre elas ao reconciliar o enfoque da frequência gênica de Morgan, Fisher e outros com o pensamento em termos de populações dos naturalistas (Mayr, 1982, p. 568).

O reconhecimento da síntese evolutiva aconteceu em um simpósio internacional em Princeton em 1947, quando foram feitas as concessões. Representantes dos mais diferentes campos e escolas endossaram o gradualismo da evolução; a relevância da seleção natural e o aspecto populacional da diversidade. No entanto, nem todos os biólogos se converteram completamente e um grande esforço foi feito por Fisher, Haldane, entre outros, durante o fim da década de 1940 e anos seguintes, para apresentar mais evidências favoráveis à universalidade da seleção natural (Mayr, 1982, p. 568).

Para Mayr, o livro de Dobzhansky, *Genetics and the origin of species* (1937) marcou o início e foi fundamental para a síntese, pois construiu ponte entre os campos experimentalista e naturalista. Relacionou os problemas evolutivos estudados pelos naturalistas com os estudos feitos nas últimas décadas pelos geneticistas experimentalistas. O seu livro lidou com a diversidade orgânica, a variação nas populações naturais, a seleção, mecanismos de isolamento e colocou as espécies como unidades naturais (Mayr, 1982, p. 568).

Segundo Mayr, a síntese evolutiva foi um evento decisivo na história da biologia evolutiva desde a publicação de *Origin of species* e silenciou velhos argumentos, abrindo caminho para o entendimento e discussão de novos problemas. No período de 1936 a 1947 ocorreu a síntese entre duas tradições de pesquisa que não conseguiam se comunicar entre si. Não houve a vitória de um paradigma sobre o outro, como na teoria das revoluções científicas de Kuhn, mas sim um

intercâmbio entre os componentes viáveis dos dois campos. Por isso, a síntese foi a aceitação por parte dos naturalistas dos novos achados da genética e em contrapartida a incorporação ao arcabouço conceitual dos geneticistas dos novos conceitos desenvolvidos pelos naturalistas como: pensamento de populações, multidimensionalidade das espécies politípicas, conceito biológico de espécie, papel do comportamento e da mudança de função no aparecimento de novidades evolutivas e toda a ênfase na evolução da diversidade (Mayr, 1982, p. 569)³.

Em curto prazo, a síntese refutou muitas concepções equivocadas que tinham tido impacto sobre a biologia evolutiva durante muito tempo, tais como: herança de caracteres adquiridos, saltacionismo e essencialismo. Por outro lado, confirmou a importância da seleção natural, do gradualismo, do papel da adaptação e da diversificação na estrutura populacional das espécies, no papel evolutivo das espécies e da *hard inheritance* (Mayr, 1982, p. 570).

De acordo com Reif, Junker & Hoßfeld, (2000, pp. 58-59) podem ser considerados componentes essenciais da Síntese moderna:

- Mutação⁴;
- Seleção (no nível do indivíduo) como a principal força que dirige a evolução;
- Recombinação em populações com reprodução sexual;
- Isolamento⁵;
- Deriva⁶

Reif, Junker & Hoßfeld (2000, p. 59) consideram que a síntese rejeitou:

- Macromutações; herança lamarckiana⁷; mecanismos Geoffroyano.
- Noções macroevolutivas: evolução progressiva, teleologia (evolução com objetivo), evolução cíclica, evolução autônoma, ortogênese, autogênese, senescência racial (idade do genoma), saltacionismo.

Em torno de 1953 surgiram duas novas disciplinas: a Biologia Molecular e a Bioquímica que contaram com forte apoio institucional. A partir de 1955 aqueles que lutaram

³ Esta posição passou a ser questionada posteriormente, como veremos nas próximas etapas desta pesquisa e foi discutido por vários autores se realmente no período considerado por Mayr houve uma síntese ou uma constrição.

⁴ Ao acaso em relação à necessidade do organismo.

⁵ Ausência de fluxo gênico devido à separação ecológica ou geográfica.

⁶ Perda ao acaso de genes do *pool* gênico.

⁷ Herança de caracteres adquiridos.

para unificar a biologia tiveram que envidar esforços para manter essa unificação. Em 1970, Dobzhansky publicou uma nova versão de *Genetics and the origin of species*, incluindo os novos desenvolvimentos da biologia molecular, com o título *Genetics of the evolutionary process*. Nessa obra ele tratou da biologia molecular, celular, individual e populacional. Nessa época a biologia evolutiva começou a ser incluída no *curriculum* de ensino médio.

De acordo com Beatty, a síntese evolutiva ou “teoria sintética da evolução”, inicialmente, preocupou-se principalmente em conciliar as teorias de Mendel e Darwin, apelando para as “leis” de Mendel para explicar como a seleção natural das pequenas variações produzia uma mudança evolutiva gradual e sistemática (Provine, 1971; Mayr e Provine, 1980) Entretanto, na década de 1970, isso mudou e de acordo com Niles Eldredge e Stephen Jay Gould, as “leis” de Mendel não foram mais utilizadas para relacionar as taxas da mudança evolutiva à seleção natural (Beatty, 1980, p. 402).

1.3 CRÍTICAS À SÍNTESE

A década de 1980 foi marcada pela presença de publicações que criticavam a síntese evolutiva, considerando-a “incompleta, mal dirigida e errada”, já que deixara de lado disciplinas importantes como a embriologia, por exemplo. De acordo com Vassiliki Betty Smocovitis (1996), nessa época os historiadores e os biólogos evolutivos foram levados a repensar a síntese evolutiva. Isso transparece, por exemplo, nos trabalhos de Maynard Smith (1995); Jablonka & Lamb (1995); Schlichting & Pigliucci (1998); Gould (2002); Love (2003); Kirshner & Gerhardt (2005); que discutem se de fato ocorreu uma síntese e West-Eberhard, 2003; Jablonka e Lamb, 2005; Massimo Pigliucci e Gerd B. Müller (2010); cujos trabalhos propõem uma síntese estendida.

Smocovitis vê a necessidade de repensar a síntese sob o ponto de vista historiográfico, pois existem muitas divergências acerca da natureza desse evento, ocorrido no período entre guerras. Ela explica que o reconhecimento da síntese moderna ocorreu no final da Segunda Guerra Mundial, pois durante a guerra não foi possível a realização de encontros, conferências, publicações e do desenvolvimento de pesquisas que não estivessem diretamente voltadas para esse fim. Ela discorda do período de duração da síntese estipulado por Mayr (1936-1947). A seu ver, este vai de 1936 a 1960, ou seja, ultrapassa o proposto por Mayr. Considera que ele pode ser caracterizado pela adoção do enfoque populacional, interesse pela

diversidade, relação entre os aspectos adaptativos da variação e forças seletivas e interpretações genéticas (frequências dos genes). Os evolucionistas como Huxley, Darlington, Mayr, Simpson e Stebbins reconheceram a convergência das disciplinas biológicas em uma conferência especial em Princeton, New Jersey. O grupo, nessa mesma época, criou uma sociedade internacional para o estudo da evolução (*Society for the Study of Evolution - SSE*) e o periódico *Evolution* (Smocovitis, 1996, pp. 21-22).

Contudo, segundo Smocovitis, conforme crescia o número de pessoas que celebravam o “renascimento do Darwinismo” e reconheciam que uma síntese evolutiva estava ocorrendo, o sentido do termo “síntese”, como proposto por Huxley, foi sendo modificado ao ser utilizado por vários de seus seguidores subsequentes. Os biólogos passaram a chamar o período entre guerras e o desenvolvimento da evolução como “teoria sintética da evolução”, “síntese neo-darwiniana”, “neo-darwinismo”, “síntese evolutiva”, além de “síntese moderna da evolução”, como Huxley havia proposto. No entanto, poucos perceberam que esses termos não tinham necessariamente a mesma conotação ou se referiam ao mesmo objeto (Smocovitis, 1996, p. 22).

As dificuldades, de acordo com Smocovitis, tornaram-se aparentes no *Symposium of the Society for the Study of Experimental Biology* em Oxford. Nele, o embriologista Conrad H. Waddington (1905-1975) comentou que embora a síntese tivesse sido bem sucedida, em áreas como a genética matemática das populações, ela tinha deixado de fora outras áreas como a embriologia, a pedra fundamental da biologia no século XIX. A não inclusão dessa e de outras áreas constituiu um problema que foi percebido pelos historiadores da ciência. Mayr justificou essa ausência como sendo uma opção dos embriologistas em não participar da síntese (Smocovitis, 1996, p. 22).

Apesar dessas críticas, em 1950 os evolucionistas celebraram o centenário da publicação de *Origin of species* na Universidade de Chicago, evidenciando a teoria sintética e restauração do Darwinismo na América. Segundo Smocovitis, Simpson, Huxley e Mayr reforçaram o senso de unidade entre os evolucionistas na metade da década de 1950 (Smocovitis, 1996, p. 23).

No final da década de 1950 e início da década de 1960, a atividade científica se intensificou nos EUA e as ciências biológicas tiveram um grande apoio, tanto na pesquisa quanto no ensino. Em 1950, na comemoração dos 50 anos da “redescoberta de Mendel”, os geneticistas começaram a se interessar pela sua história e em 1960 foram publicadas as histórias da Genética feitas por L. C. Dunn, A. H. Sturtevant e Sewall Wright. Nessa época a história da ciência e a história da biologia se tornaram campos acadêmicos reconhecidos. Em 1968, surgiu o primeiro período dedicado à história da biologia: *Journal of the History of*

Biology. Outras obras históricas surgiram como: *Origins of Mendelism* (1966) – tratou do período anterior ao mendelismo; *The origin of theoretical populations in genetics* (1971) – no qual Provine defendeu a contribuição dos estudiosos das populações (Haldane, Fisher, Wright) para a síntese evolutiva; *The recent historiography of genetics* (1973) – onde Mayr enfatizou a contribuição da sistemática para o estudo das populações; *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology* (1980) – no qual Mayr e Provine atuaram como autores e como editores, mantendo suas posições, ou seja, deixando claro suas diferenças de opinião. Para Mayr, o trabalho do taxonomista e o crescimento do pensamento populacional continuaram a desempenhar um papel importante na síntese evolutiva. Ele enfatizou as relações entre o conceito biológico de espécie e o entendimento de especiação geográfica. Por outro lado, Provine continuou a enfatizar a importância dos geneticistas que trabalhavam com a genética da matemática das populações (Smocovitis, 1996, pp. 24-29).

Além das obras, Mayr também organizou, em 1974, *workshops* para discutir os aspectos científicos e históricos envolvidos na síntese. Smocovitis atribuiu diversas razões à ausência de vários integrantes do movimento nesses *workshops*. George. G. Simpsom alegou motivos de saúde, mas depois em sua biografia considerou o fórum não adequado para suas contribuições; George L. Stebbins alegou que a síntese tinha se concentrado em animais e excluído a botânica; Sewall Wright por não ter sido convidado para participar; Conrad H. Waddington, um dos primeiros críticos da síntese, devido à exclusão da embriologia (Smocovitis, 1996, p. 29).

Nesse mesmo período, ocorreram vários debates entre os evolucionistas sobre o mecanismo da evolução, os problemas ainda não resolvidos e a própria veracidade da “síntese”, entre as disciplinas biológicas. Na década de 1980 ocorreram debates e a publicação de uma literatura anti-síntese. Nesses, havia os que defendiam a síntese e outros procuravam posições conciliatórias (Smocovitis, 1996, p. 37-38).

Em 1988, Provine comentou sobre as dificuldades em definir exatamente o que tinha sido a Síntese. Estava claro que algumas questões teóricas haviam sido eliminadas como: lamarckismo, saltacionismo, evolução dirigida, causas teológicas, entre outras. Sugeriu então que o que ocorreu foi uma “constrição” e não uma síntese. Em suas palavras:

Em vez de uma síntese, os biólogos evolucionistas durante os anos de 1930 e 1940 chegaram a um retumbante acordo em relação a um pequeno conjunto de variáveis, como cruciais para o entendimento da evolução na natureza. A isso eu agora denomino de ‘constrição’ evolutiva, a qual me parece uma descrição muito mais adequada do que de fato ocorreu na biologia evolutiva (Provine, 1988, p. 61).

Como podemos ver, embora a Síntese moderna tenha reunido um grande número de campos divergentes, houve importantes áreas da pesquisa biológica que foram desconsideradas, tais como biologia do desenvolvimento, que era vista apenas como um leitor de genes, e a ecologia, que foi incluída somente num sentido descritivo pela genética de população.

Alguns pesquisadores como, Eldredge, Gold e Richard Lewontin, entre outros, reivindicaram uma expansão da síntese. Eles solicitaram o reconhecimento do papel de outros mecanismos evolutivos, além da seleção natural (Weber, 2011, pp. 76-77).

Gould e Eldredge propuseram que os padrões observados no registro fóssil pela paleontologia eram descritos de modo mais adequado como “equilíbrio pontuado⁸” (Gould & Eldredge, 1977). Eles comentaram que esse padrão não refletia a mudança gradual colocada pela Síntese moderna e que a seleção natural atuava de maneira diferente daquela que se havia pensado. Eldredge mencionou que a Síntese moderna era “inacabada” e Gould via a necessidade de uma expansão da atuação da seleção natural (Eldredge, 1985; Gould, 2002). Por outro lado, questionou-se o poder explicativo da Síntese moderna. Por exemplo, ela explicava a adaptação, mas era inadequada para explicar evolução morfológica, pois esta não era gerada de forma contínua e ao acaso, mas sim por um conjunto de restrições do desenvolvimento. (Alberch, 1982, pp. 314-315).

1.4 A SÍNTESE ESTENDIDA

A teoria evolutiva concentrava-se principalmente na herança genética e nos processos que atuam sobre a frequência gênica. Atualmente, as afirmações relacionadas à hereditariedade e variação na versão molecular da Síntese moderna podem ser resumidas como:

- Hereditariedade é a transmissão de genes, que são unidades discretas localizadas no cromossomo. Genes são sequências de DNA e a variação hereditária é igual à variação no DNA. Não há herança de variações que não ocorrem no DNA.
- Variação hereditária é a consequência de muitas combinações alélicas ao acaso geradas por processos sexuais. Cada alelo tem somente pequeno efeito

⁸ No equilíbrio pontuado a especiação parece ocorrer por meio de mudanças rápidas após longos períodos de estase (Eldredge & Gould, 1997).

fenotípico. Novas variações nos genes – mutações – são o resultado de mudanças acidentais. Variação hereditária não é afetada pela história do desenvolvimento individual. Não há herança de caracteres adquiridos, em que as variações são os resultados de efeitos ambientais.

- Seleção ocorre entre indivíduos que são, no geral, entidades bem definidas. Gradualmente, por meio da seleção os indivíduos com os fenótipos mais adaptados ao ambiente do que outros têm seus alelos em maior número na população.
- Evolução ocorre por meio de modificações no ancestral comum e é baseada na descendência vertical. A transferência horizontal de genes tem menor importância.
- A macroevolução é vista como um processo contínuo com microevolução e não requer qualquer processo seletivo extra ou mecanismos moleculares.

No entanto, novos dados estão começando a enfraquecer esses pressupostos e levando a seu questionamento. Alguns biólogos alegam que:

- Nem toda a variação herdável resulta de diferenças no DNA.
- Nem toda variação herdável é ao acaso em origem.
- Nem todo padrão de divergência evolutiva é como árvore. (Jablonka e Lamb, 2008, p. 242-243)

De acordo com Eva Jablonka e Marion Lamb, a partir desses questionamentos, pesquisadores de várias áreas alegam que se está trabalhando dentro de outra perspectiva, a Síntese evolutiva estendida. Elas comentam a respeito:

Nós estamos vivendo um período de mudança revolucionária nas ciências biológicas, e nós acreditamos que a era pós-Síntese está começando na biologia evolutiva. Durante os sessenta anos de seu reinado, a Síntese Moderna tem sido esticada – por exemplo, ela foi forçada a incorporar as mutações neutras e as mudanças pontuais, que significativamente estendeu suas fronteiras. Hoje a biologia evolutiva também tem incorporado herança de caracteres adquiridos (principalmente epigenética), saltacionismo, mudanças devido a mutações sistêmicas e vários tipos de trocas genéticas. Esses fazem mais do que estender a Síntese Moderna – com tantas mudanças, nós precisamos de uma nova teoria evolutiva, uma com os conhecimentos darwinianos, lamarckianos e os processos saltacionistas (Jablonka e Lamb, 2008, pp. 250-251).

Essa nova abordagem foi “formalizada” na primavera de 2008, quando 16 pesquisadores e filósofos da ciência se reuniram (Figura 1), para discutir os meios de repensar a Síntese moderna, no Instituto Konrad Lorenz em Altenberg, Áustria. Esse encontro ficou conhecido como Altenberg 16. A partir dele, em 2010, um livro intitulado *Evolution: The extended Synthesis* (Evolução: a síntese estendida) foi proposto para falar sobre as questões que foram discutidas. Ele foi editado por Pigliucci e Müller e cada capítulo foi escrito por um pesquisador que esteve presente no evento.

Os defensores da Síntese evolutiva estendida argumentam que alguns conceitos e ideias novas não são inconsistentes com a Síntese moderna. No entanto, não faziam parte dela como, por exemplo, a evolvabilidade, ausente na literatura anterior a 1990; a plasticidade fenotípica, que era conhecida, mas foi rejeitada e considerada uma fonte de ruído sem significância para as mudanças micro e macroevolutivas; a evo-devo, um campo novo que emergiu somente no final de 1980, procurando responder questões da evolução fenotípica que não foram respondidas pela síntese (Pigliucci e Müller, 2010, cap. 1).

A proposta da Síntese estendida contou com a adesão de vários pesquisadores. No entanto, nem todos concordam que se esteja diante de uma extensão da síntese.



Figura 1. Altenberg 16 - Pesquisadores reunidos no Instituto Konrad Lorenz para discutir a Síntese estendida.

Fonte: <http://www.darwinthenandnow.com/articles/altenberg-summit/>

Do lado dos favoráveis temos pesquisadores como, Kevin Laland, Tobias Uller, Marc Feldman, Massimo Pigliucci, Kim Sterelny, Gerd B. Müller, Armin Moczek, Eva Jablonka, John Odling-Smee, Alan Love, Mary Jane West-Eberhard, Sean Carroll, entre outros. Eles consideram que a expansão da síntese é necessária, pois sem ela “processos chave serão negligenciados” e que ela “lançará nova luz sobre a forma como a evolução funciona”. Eles afirmam que os “organismos são construídos no desenvolvimento e não simplesmente ‘programados’ para se desenvolver pelos genes. Os seres vivos não evoluem para caber em ambientes pré-existentes, mas eles co-constroem e coevoluem com seus ambientes, em um processo de alteração da estrutura do ecossistema” (Laland *et al.*, 2014, pp. 161-162).

O número de biólogos que concordam com os pressupostos introduzidos pela Síntese estendida vem crescendo. Isso é percebido em disciplinas como a Biologia do Desenvolvimento, Genômica, Epigenética, Ecologia e Ciências sociais.

Uma das principais críticas é em relação ao “genocentrismo” da Síntese moderna. A visão centrada no gene não consegue explicar toda a gama de processos que dirige a evolução. Por exemplo: como o desenvolvimento influencia a geração de variação (viés de desenvolvimento); como os organismos modificam os ambientes (construção de nicho); como os organismos transmitem mais do que genes através das gerações (herança não genética). Para a Síntese moderna esses fenômenos são o resultado da evolução. Mas para a Síntese estendida eles são também as causas (Pigliucci & Müller, 2010, Cap. 1; Laland *et al.*, 2014, p. 162).

Um exemplo de viés de desenvolvimento ocorre quando os indivíduos respondem ao seu ambiente externo, alterando seu fenótipo, um fenômeno chamado plasticidade fenotípica. A Síntese moderna explicaria esse fenômeno como um mero ajuste ou mesmo um ruído. Por outro lado, a Síntese estendida explica esse fenômeno como um passo em direção à adaptação evolutiva. A plasticidade permite que os organismos lidem com novas condições ambientais e gerem características adequadas a elas. Se a seleção preserva as variações genéticas que respondem efetivamente quando as condições mudam, então a adaptação ocorreria devido ao acúmulo de variações genéticas que estabilizariam a característica, depois de sua primeira aparição. Nesse caso, podemos concluir que a característica veio primeiro e que os genes seguiram, algumas gerações depois. A Síntese moderna trata o ambiente como pano de fundo que pode desencadear ou modificar a seleção, mas não como parte do processo evolutivo (West-Eberhard, 2003; Laland *et al.*, 2014, p. 162).

A Síntese moderna considera os mecanismos de herança não genética como casos especiais. Por outro lado, a Síntese estendida reconhece a transmissão de marcadores

epigenéticos (aqueles que alteram a expressão do DNA, mas não sua sequência). Além disso, inclui as transmissões de comportamento sociais nos animais. Investigações das últimas décadas estabeleceram que esse tipo de herança é tão generalizada que deveria fazer parte da teoria geral (Jablonka e Lamb, 2005).

Alguns pesquisadores não aceitam que estejamos vivenciando uma síntese estendida e colocam a questão: “O que é tão novo para falar de síntese estendida?” ou argumentam que “mas isso já é entendido como parte da síntese moderna” (Pigliucci e Müller, 2010, cap. 1). Dentre eles estão: Gregory A. Wray, Hopi E. Hoekstra, Douglas J. Futuyma, Richard E. Lenski, Trudy F. C. Mackay, Dolph Schluter, Joan E. Strassmann, Lindsay R. Craig, entre outros. Para eles, os processos descritos acima não merecem atenção especial e não necessitam de um novo nome, como Síntese estendida. Eles acreditam que esses tópicos já recebem a devida atenção na teoria evolutiva atual. Para eles, os fenômenos evolutivos, plasticidade fenotípica, construção de nicho, herança e viés de desenvolvimento, datam desde o tempo de Darwin e já estão integrados na biologia evolutiva. Hoje os biólogos que apoiam a Síntese estendida estariam apenas dando nomes diferentes para os fenômenos, pois nenhum deles é negligenciado na biologia evolutiva. Eles comentam que, “como todas as ideias, no entanto, eles precisam provar seu valor no mercado da rigorosa teoria, com resultados empíricos e discussão crítica. A proeminência que esses quatro fenômenos comandam no discurso da teoria evolutiva contemporânea reflete seu poder explicativo, não uma ausência de atenção” (Wray et al., 2014, p. 163).

Esses pesquisadores consideram que atualmente eles vivem e trabalham na época em que a pesquisa evolutiva faz mais progresso e que ela é criativa e apresenta um rápido crescimento de seu escopo, abrangendo diversas áreas.

Eles questionam o fato dos favoráveis à Síntese estendida criticarem a visão centrada no gene. Para os pesquisadores não favoráveis, negar essa visão seria desmerecer a predição mais poderosa, amplamente aplicável e empiricamente validada da teoria evolutiva. Eles comentam que ainda não está claro se a plasticidade pode guiar a variação genética durante a adaptação, pois poucos casos foram documentados fora do laboratório. Sendo assim, mais estudos são necessários. Falta de evidências existem também em relação ao viés de desenvolvimento e a herança de modificação epigenética. Para eles, os fenômenos que os favoráveis à Síntese estendida querem adicionar, já estão incluídos nos processos básicos que causam mudança evolutiva, como: seleção natural, deriva, mutação, recombinação e fluxo gênico. Nenhuma dessas adições seria essencial para a evolução, apesar de eles poderem alterar alguns processos (Wray et al., 2014, p. 163).

Michael Lynch, por sua vez, defendeu que a Síntese Moderna deveria ser modificada, mas ainda ser baseada na genética de populações. Para ele a Síntese Estendida seria em essência não darwiniana (Lynch, 2007).

Os pesquisadores não favoráveis argumentam que as palavras “Síntese evolutiva estendida” não são necessárias, pois a extensão da teoria evolutiva sempre ocorreu e está ocorrendo. A melhor maneira de fazer crescer o interesse pelos fenômenos mencionados acima seria reforçar as evidências e sua importância (Wray et al., 2014, p. 164).

1.5 PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Como comentamos anteriormente, um dos fenômenos incluídos na Síntese estendida e que, de acordo com alguns autores, foi deixado de lado pela Síntese moderna, foi a plasticidade fenotípica (Figura 2).

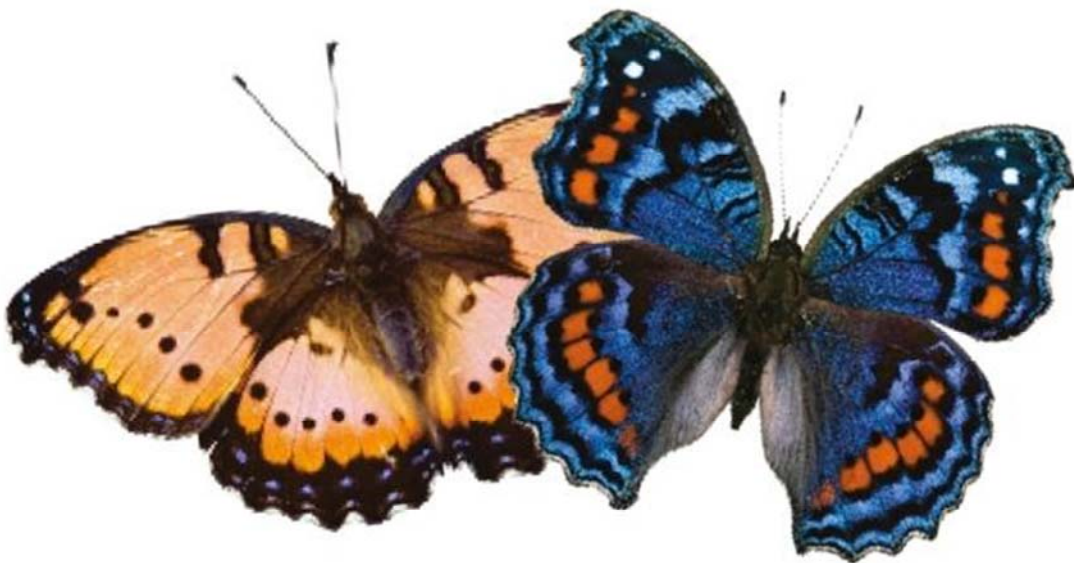


Figura 2. Exemplo de plasticidade fenotípica. A borboleta africana *Precis octavia* apresenta diferentes colorações dependendo da época do ano. Seca – esquerda; Úmida – direita.

Fonte: Laland, K. *et al.*, 2014, p. 162.

O fenômeno da plasticidade fenotípica tem relação com as interações gene/ambiente ou com a antiga discussão *nature – nurture*. De acordo com Massimo Pigliucci, plasticidade é uma “palavra extravagante para indicar o velho componente ambiental do fenótipo” (Pigliucci, 2010, pp. 335, 357).

Atualmente uma característica é considerada plástica quando o mesmo genótipo exposto a diferentes condições ambientais desenvolve diferentes fenótipos. A plasticidade fenotípica pode ser definida como uma reprogramação do genoma em resposta ao ambiente. É uma propriedade do genótipo, sendo específica para as características e para os ambientes em questão (Pigliucci, 2001, p.1; West-Eberhard, 2003, p.34). As respostas plásticas vão desde modificações morfológicas até mudanças drásticas na fisiologia, história de vida e comportamento (Pigliucci, 2001, p.2; West-Eberhard, 2003, pp. 35-36, Garland & Kelly, 2006, p. 2347).

São exemplos de plasticidade fenotípica o polimorfismo em asas de alguns insetos; o tempo de metamorfose em anfíbios; a tática alternativa reprodutiva em vertebrados machos, os quais exibem mecanismos de controle neuro-endócrino sensíveis a vários fatores ambientais; os efeitos de condicionamento físico (treino muscular), mostrando plasticidade muscular; os casos de plasticidade neuronal (Sinervo & Calsbeek, 2003; Boorse & Denver, 2004; Knapp, 2004; Zera, 2004; Magistretti, 2006).

Vários trabalhos sugerem que a temperatura é um dos fatores abióticos que afetam significativamente o tamanho e forma das asas em insetos. Esses estudos mostram que diferentes linhagens ou populações criadas em condições diversas de temperatura tiveram respostas plásticas, tanto para tamanho quanto para a forma da asa (Azevedo *et al.*, 1998; Moreteau *et al.*, 1998; Debat *et al.*, 2003; Matta & Bitner-Mathé, 2004).

Além da temperatura, recentemente, a plasticidade fenotípica para tamanho e forma da asa foi associada ao uso de plantas hospedeiras e documentada em diferentes grupos de insetos herbívoros, mostrando que o substrato de alimentação larval é um importante fator ambiental biótico que influencia o tamanho e forma das asas (Leclaire & Brandl, 1994; Pellegrons *et al.*, 2009). Além desses, estudos recentes com espécies cactófilas de *Drosophila* também mostraram variações morfológicas nas asas dependentes dos cactos hospedeiros (Carreira *et al.*, 2006; Soto *et al.*, 2008; Santos, 2011).

Em relação às plantas, respostas plásticas podem ocorrer em função de diferentes estímulos ambientais como: crescimento na sombra ou no escuro (Collier & Rogstad, 2004); fotoperíodo; diferenças no tipo de solo; resposta a predadores (Richards *et al.*, 2006; Bossdorf *et al.*, 2006).

Os fatores ambientais podem ser externos ou internos aos organismos, sendo que mudanças no ambiente externo guiam para resposta plástica mais aguda do que as mudanças decorrentes de fatores internos (Garland & Kelly, 2006, p. 2348). Algumas respostas plásticas não envolvem necessariamente mudanças na expressão gênica (transcrição), mas podem

ocorrer via fosforilação das proteínas existentes ou mudanças nos níveis das proteínas. Elas podem ainda ser ou não reversíveis e dependem do organismo, da característica, do momento do ciclo de vida que ocorreu e também do tempo de exposição ao estímulo ambiental (Garland & Kelly, 2006, p. 2348).

Segundo Garland & Kelly, a palavra adaptação tem vários significados em biologia como, por exemplo: adaptação fisiológica (mudanças induzidas pelo ambiente que ocorrem no indivíduo durante sua vida); adaptação evolutiva (mudanças na composição genética de uma população em resposta a seleção natural em várias gerações). Para esses pesquisadores, a adaptação fisiológica é um tipo de plasticidade fenotípica. Contudo, a capacidade de ser plástico pode ser uma adaptação evolutiva, que varia entre os organismos (Garland & Kelly, 2006, p. 2348).

A plasticidade fenotípica pode ser ilustrada com a norma de reação. A norma de reação é uma função genótipo-específica que relaciona os ambientes em que o organismo viveu durante o seu desenvolvimento e os fenótipos que esse genótipo produziu naquele ambiente. Diferentes genótipos podem ter diferentes normas de reação e eles respondem diferentemente às mesmas condições ambientais. As propriedades gerais das normas de reação são: variação genética para as características através dos ambientes (normas de reação posicionadas mais altas no diagrama); plasticidade geral (se as normas de reação tiverem inclinação diferente de zero); interação genótipo/ambiente se as inclinações das normas de reação forem diferentes (Pigliucci, 2010, p. 355).

Os componentes genético, ambiental e sua interação são propriedades específicas que caracterizam uma população de organismos, portanto não faz sentido separar os efeitos genéticos dos ambientais. Enquanto a norma de reação é uma função contínua do ambiente, o fenômeno da plasticidade fenotípica é mais geral e algumas de suas manifestações, tanto em plantas quanto em animais, são conhecidas por polifenismos (Pigliucci, 2010, pp. 356-357). Exemplo: diferentes dietas larvais produzem besouros machos com ou sem chifre, uma característica que influencia a capacidade de competir por cruzamentos (Moczek, 2006).

Por um longo tempo a ideia de plasticidade fenotípica foi relacionada à de homeostase, canalização e *buffering* (tamponamento). A plasticidade não necessariamente é o oposto de canalização, visto que não há contradição em dizer norma de reação plástica canalizada, no entanto a homeostase (manutenção do fenótipo independente das condições externas), principalmente a ambiental, pode ser vista como inversa à plasticidade. E *buffering* é um termo usado para qualquer mecanismo de homeostase genética ou ambiental (Bradshaw, 1965, p.117; Pigliucci, 2010, pp. 357-358; Nicoglou, 2015 p. 72).

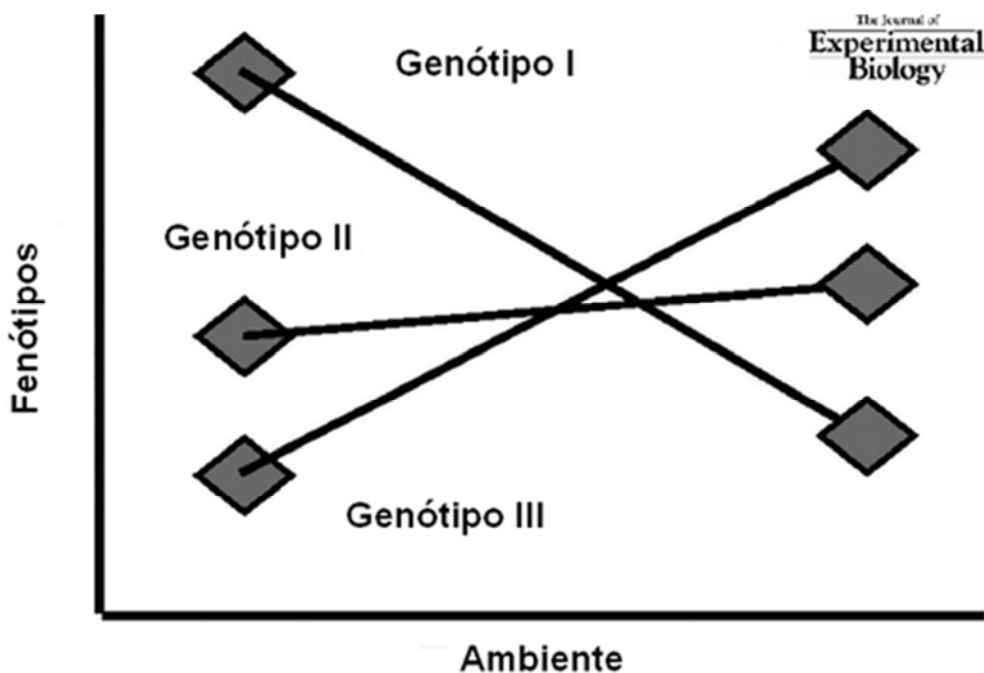


Figura 3. Exemplo de normas de reação genotípicas. (Modificado)

Fonte: Pigliucci, M. *et al.*, 2006, p. 2363.

A plasticidade fenotípica seria um fenômeno chave que poderia permitir os passos iniciais guiando para a assimilação genética ou forneceria o material bruto para renovar a evolução depois do rompimento do sistema de *buffering*. Nesses casos, a evolução fenotípica poderia ocorrer muito rápido, em apenas poucas gerações (Pigliucci, 2010, p. 361).

O fato de a plasticidade poder facilitar a evolução das mudanças fenotípicas rápidas tem consequências para o estudo de espécies invasoras (Richards *et al.* 2006) e para a questão da especiação (Levin, 2004).

Uma das implicações macroevolutivas da plasticidade fenotípica é a ideia de acomodação (*accomodation*) que é um termo introduzido por Mary Jane West-Eberhard (2003, p.51). West-Eberhard atualizou alguns conceitos e terminologia de pesquisadores como Baldwin, Schmalhausen, Waddington, entre outros, e os refinou em dois fenômenos chaves: acomodação fenotípica e acomodação genética.

Nas palavras de West-Eberhard: “acomodação fenotípica é o ajuste adaptativo mútuo, sem mudança genética, entre aspectos variáveis do fenótipo, seguindo um novo ou não usual *input* durante o desenvolvimento” (West-Eberhard, 2005a, p. 610); “acomodação genética é simplesmente uma mudança genética quantitativa na frequência dos genes que afetam a regulação ou forma de uma nova característica” (West-Eberhard, 2005b, p. 6547).

Então a acomodação fenotípica seria uma consequência da plasticidade inerente do sistema de desenvolvimento e estaria relacionada aos conceitos de homeostase ambiental e

genética. Já a acomodação genética refere-se ao mecanismo padrão da mudança evolutiva genética, aplicado ao caso específico das novidades fenotípicas (Pigliucci, 2010, p. 368).

West-Eberhard apresenta quatro passos para a mudança evolutiva: 1- um novo *imput* (mutação ou mudança ambiental) afeta um ou vários, respectivamente, indivíduos de uma população; 2- acomodação fenotípica é observada, por causa da plasticidade do desenvolvimento, e um novo fenótipo surge; 3- a difusão desse novo fenótipo pode ser rápida (se for devido a efeito ambiental) ou lenta (se for devido a um *imput* genético); 4- se o fenótipo for vantajoso será fixado, por meio da seleção natural, e estabilizado por alteração da arquitetura genética - ocorreu acomodação genética (West-Eberhardt, 2003, cap. 3).

A mudança fenotípica se inicia, geralmente, como uma reação plástica do sistema de desenvolvimento a uma perturbação genética ou ambiental. Porém, tal resposta plástica não é necessariamente adaptativa. Além disso, se o estímulo for ambiental poderá facilitar o processo de acomodação genética, pois vários indivíduos, ao mesmo tempo, fornecerão matéria prima para a seleção atuar.

Nos próximos capítulos voltaremos um pouco no tempo para recuperar alguns aspectos importantes sobre a plasticidade fenotípica.

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES HISTÓRICOS DA PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Neste capítulo discutiremos sobre algumas contribuições, do final do século XIX e início do século XX, que são relacionadas à plasticidade fenotípica por alguns autores contemporâneos como Massimo Pigliucci (2001) e Thomas J. DeWitt e Samuel M. Scheiner (2004). Trataremos inicialmente das contribuições de August Friedrich Leopold Weismann (1834-1914) e a seguir das contribuições de Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927).

2.1 AS CONTRIBUIÇÕES DE WEISMANN

O médico e biólogo alemão August Weismann, desde sua infância mostrou interesse pela história natural. Ao concluir sua graduação em Medicina (1861), aos 25 anos, Weismann leu *Origin of Species* e ficou bastante impressionado com as ideias de Charles Robert Darwin (1809-1882). Nos anos seguintes passou a expô-las nas aulas que ministrava e em seus artigos. A partir de 1863 dedicou-se à zoologia e anatomia comparada, estudando a embriologia dos crustáceos e a origem das células sexuais de Hydrozoa⁹.

Dois importantes contribuições são atribuídas a Weismann em relação à teoria da hereditariedade: a rejeição e crítica do princípio de herança de caracteres adquiridos (1882) e a distinção entre “germoplasma” ou “plasma germinativo” (material contido nas células reprodutivas e responsável pela hereditariedade) e “somatoplasma” ou “plasma somático” (as outras células do corpo) (Martins, 2003, p. 53).

Tomando como ponto de partida seus estudos citológicos e embriológicos em Hydrozoa, Weismann elaborou a teoria da continuidade do plasma germinativo proposta posteriormente. Nessa época, seus trabalhos foram bem recebidos pela comunidade científica. No entanto, em 1884, quando os problemas de visão se agravaram, ele adotou um enfoque mais teórico em suas pesquisas sobre evolução (Martins, 2003, pp. 53-54; Martins, 2010, pp. 142-145).

Desde 1885, guiado por alguns pressupostos teóricos e baseando-se em estudos citológicos de Van Beneden, Oscar Hertwig, Strasburger, Fol e outros, Weismann sugeriu que as partículas responsáveis pela transmissão das características hereditárias estavam localizadas no interior do núcleo dos gametas e concluiu que apenas o que estivesse no plasma dos gametas seria transmitido de uma geração para outra. Propôs posteriormente uma

⁹ Hydrozoa é uma classe do filo Cnidária. Suas espécies apresentam tanto a forma polipoide quanto medusoide em seus ciclos de vida. São animais que vivem solitários ou em colônias.

teoria sobre a estrutura do plasma germinativo para explicar o mecanismo de transmissão das características hereditárias. (Weismann, 1889, cap. 4). Esta envolvia partículas microscópicas e submicroscópicas.

Segundo Weismann, o plasma germinativo estava organizado em vários níveis: “bióforos”, “determinantes”, “ids” e “idantes”. Os bióforos (“portadores da vida”) estariam no nível mais baixo e seriam os menores conjuntos de moléculas capazes de assimilar novas moléculas, crescer e se replicar. Eles seriam os portadores das qualidades e características das células, sendo que todos os tecidos seriam compostos por bióforos. Um grupo de bióforos que determina um conjunto de características específicas de cada órgão ou tecido seria inseparável. Este grupo indissolúvel é chamado de determinante (Martins, 2003, pp. 60-61).

Os determinantes também podiam se nutrir, crescer e dividir-se em partes iguais. Essas unidades podem ser comparadas aos fatores mendelianos, mais tarde chamados genes, pois seriam responsáveis pelas propriedades específicas de tecidos e órgãos. Além disso, possuíam alguma estabilidade e identidade. Eles estariam reunidos, constituindo unidades maiores chamadas ids (Martins, 2003, p. 61).

Vários determinantes unidos formariam o *id*. Para Weismann, em princípio um *id* conteria os determinantes de todos os tecidos e órgãos e poderia produzir um indivíduo. Weismann o chamava de “plasma ancestral”, pois as células germinativas possuíam muitos ids diferentes vindos dos ancestrais. Esses ids se agrupariam em unidades maiores, os “idantes”, os quais Weismann associou aos cromossomos (Martins, 2003, p. 61).

Na acepção de Weismann, os cromossomos teriam uma permanência apenas relativa na formação dos gametas e cada cromossomo seria reduzido à metade, sendo que somente voltaria a ser inteiro na união dos cromossomos maternos e paternos (Weismann, 1889, cap. 4; Martins, 2003, p. 62).

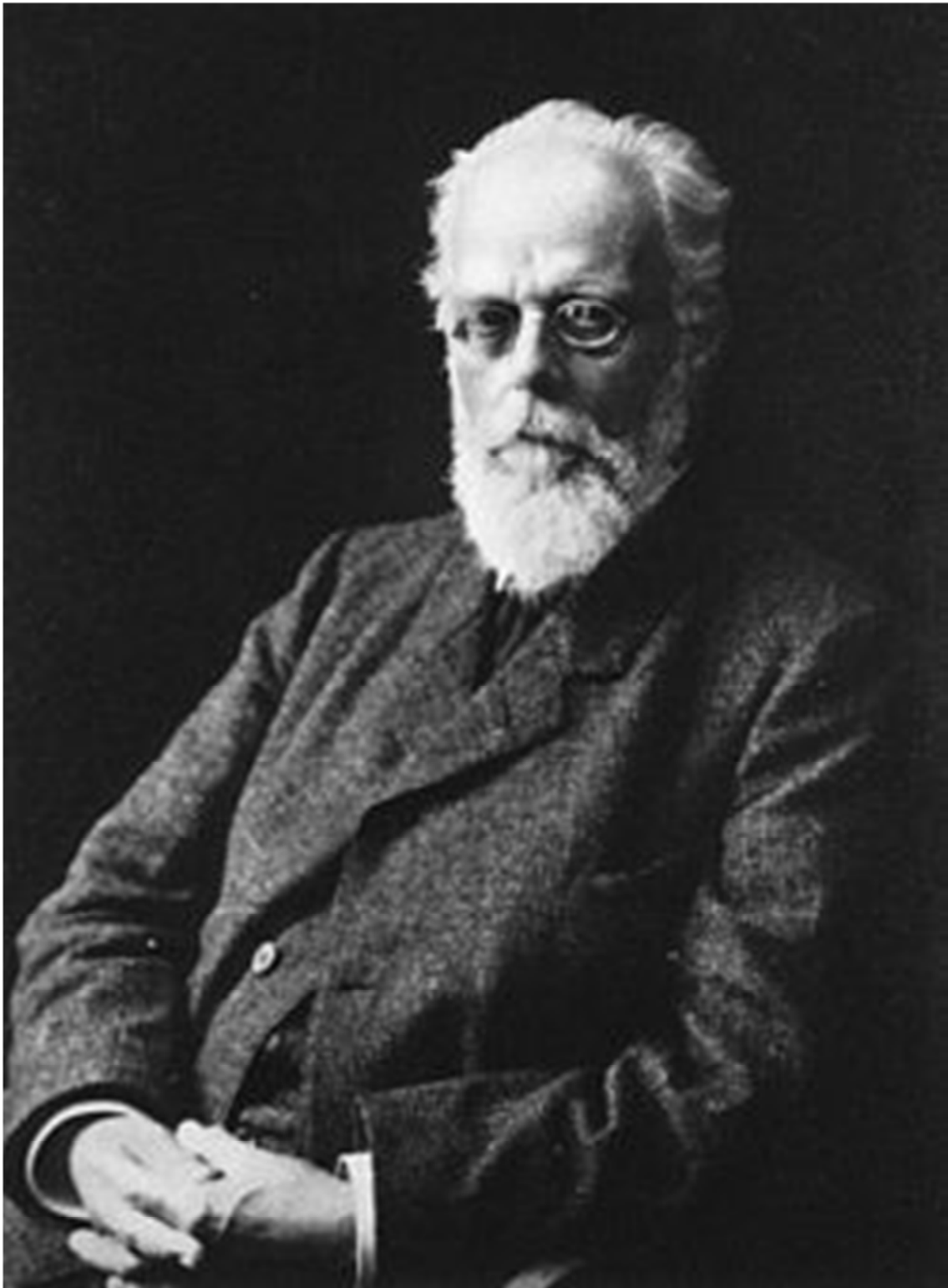


Figura 4 . Friedrich Leopold August Weismann.

Fonte: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/1/15/August_Weismann.jpg/250px-August_Weismann.jpg

Segundo Weismann, as variações surgiam por meio de novas combinações de determinantes, durante a reprodução sexual, processo que ele denominou “anfimixia”. Para ele o aumento no número dos determinantes e sua modificação progressiva tornariam os ids mais complexos e isso poderia gerar modificações entre os organismos. Estas modificações poderiam ser resultado de influências externas que causariam um desvio da tendência hereditária, ou seja, deixaria de produzir cópias iguais. Weismann ainda sugeriu que mudanças pequenas e graduais, ao acaso, ocorriam nos bióforos e determinantes (Martins, 2003, p. 63).

Os determinantes desempenhavam um papel semelhante aos genes da genética clássica¹⁰, mas eram mais variáveis. Weismann sugeria a possibilidade de variações contínuas, ao contrário da genética clássica. A causa das variações seria um efeito direto das mudanças externas, como temperatura, nutrição, entre outros, sobre os bióforos e determinantes (Weismann, 1893, p. 415). Além disso, eles também poderiam sofrer variações em condições normais, ao acaso (flutuações) (Martins, 2003, pp. 63-64). Nas palavras de Weismann: “A causa da variação hereditária pode ser devida ao efeito direto das influências externas sobre os bióforos e determinantes” (Weismann, 1893, p. 415).

De acordo com o autor, o plasma germinativo (antes considerado as células germinativas e depois o núcleo dessas células - cromatina) levava os fatores hereditários de geração para geração. Ele seria contínuo, imortal e quase estável, estando separado do plasma somático. Essa separação impediria que as modificações adquiridas por um animal ou planta, durante sua existência, fossem transmitidas aos seus descendentes. O trabalho de Weismann foi basicamente teórico. Ele não foi o primeiro a falar sobre a continuidade do material responsável pela hereditariedade. Além disso, suas concepções foram muito criticadas por vários pesquisadores, principalmente a questão da separação das células germinativas das células somáticas (Martins, 2010, pp. 150-151).

A diferenciação entre plasma germinativo e plasma somático e a ideia da continuidade do plasma germinativo foram importantes para os estudos posteriores, pois anteriormente muitos estudiosos acreditavam que as modificações ocorridas no corpo dos indivíduos (soma) eram transmitidas aos descendentes. Além disso, os conceitos de genótipo e fenótipo propostos por Johanssen, anos mais tarde, estão relacionados à distinção entre plasma germinativo e somático feitas por Weismann.

Apesar de considerar que só seriam herdadas as modificações que ocorressem no plasma germinativo, Weismann acreditava que o meio poderia contribuir para a variação dos

¹⁰ O período correspondente ao desenvolvimento da genética clássica compreende as três primeiras décadas do século XX.

elementos microscópicos desse plasma germinativo. Desse modo, mudanças nas condições externas, como variações na nutrição ou nos fatores climáticos eram essenciais para a produção de uma nova variação nos bióforos e nos determinantes (Weismann, 1904, vol. 2, p. 272).

Essas ideias podem ser encontradas nos resultados dos experimentos feitos com a borboleta *Polyommatus phlaeas*. Essa borboleta diurna da família Lycaenidae tinha uma ampla distribuição, ocorrendo em dois climas diferentes. No norte e em toda a Alemanha ela apresenta a superfície de seu corpo vermelho-dourada, com uma estreita margem preta, mas no sul da Europa a parte vermelho-dourada foi quase toda preenchida pela cor preta. Weismann criou, na Alemanha, lagartas de ovos de *P. phlaeas* encontrados em Nápoles (Itália), expondo-as, após terem virado pupas, à temperatura de 10°C (Weismann, 1904, vol. 2, p. 272).

As borboletas que emergiram não eram tão pretas quanto às de Nápoles, mas eram mais escuras que as germânicas. De modo inverso, pupas germânicas foram expostas a 38°C e as borboletas que nasceram eram menos vermelho-douradas e mais escuras do que as formas germânicas comuns (Weismann, 1904, vol. 2, p. 273).

A partir dos resultados, Weismann sugeriu que o escurecimento da superfície das asas foi devido à exposição à alta temperatura durante o estágio de pupa, enquanto que o desenvolvimento de asas vermelho-douradas foi resultado da baixa temperatura. Ele mencionou que resultados semelhantes haviam sido obtidos nos experimentos de Merrifield com pupas de *P. phlaeas* da Inglaterra (Weismann, 1904, vol. 2, p. 273).

O autor concluiu que as temperaturas mais frias e as mais quentes causavam pequenas variações nas pupas e que as formas vermelho-dourada do norte e preta do sul eram o resultado de “um longo processo de acúmulo de herança em que o germoplasma foi levado a variar de modo que os determinantes relevantes específicos produziram, respectivamente, as formas do norte e do sul, mesmo em temperaturas menos extremas” (Weismann, 1904, vol. 2, p. 273).

Segundo Weismann, como os determinantes estavam presentes no primórdio da asa na pupa e em suas células germinativas, ambos eram afetados pela mudança de temperatura. De acordo com a continuidade do plasma germinativo, cada variação desses determinantes, mesmo que pequena, estaria presente na próxima geração. Assim, essas variações somáticas seriam herdadas e acumuladas ao longo das gerações. No entanto, não era uma mudança somática que era transmitida, mas a variação correspondente provocada pelo mesmo estímulo externo nos determinantes relevantes do plasma germinativo dentro das células germinativas,

ou seja, nos determinantes da próxima geração (Weismann, 1904, vol. 2, p. 273).

De acordo com Weismann, a mesma interpretação podia ser aplicada aos resultados obtidos nos experimentos de outros autores com outras espécies de lepidópteras diurnas. Por exemplo, Standfuss e Merrifield e E. Fischer criaram pupas de várias espécies de *Vanessa* em 8°C. Esses pesquisadores atribuíram as mudanças à exposição ao frio, não considerando tratar-se de novas formas, ao contrário de outros autores (Weismann, 1904, vol. 2, pp. 273-274).

Weismann fazia a distinção de dois tipos de reações ao estímulo ambiental: primárias e secundárias e apresentou vários exemplos. Hersholt produziu água do mar trocando o sódio por lítio. Depois, criou ovos de ouriço do mar nessa água com lítio. As larvas desenvolveram características muito divergentes e estrutura peculiar. Nesse caso, de acordo com Weismann, ocorreu uma reação primária do organismo quando as condições de vida foram mudadas e não uma adaptação ou uma reação preparada. Para ele, o escurecimento das asas de *P. phlaeas* poderia também ser considerado uma reação primária (Weismann, 1904, vol. 2, p. 277).

Por outro lado, como exemplo de resposta secundária, Weismann cita o trabalho de Schrankewitsch, com *Artemia*. Schrankewitsch constatou que quando *Artemia* que vivia em lagoas salgadas da Crimeia, eram colocadas em água com menor teor de sal, os indivíduos sofriam algumas alterações e ficavam parecidos com *Branchipus*, uma forma de água doce. No entanto, quando a concentração de sal aumentava, eles sofriam modificações para a forma de água salgada. Para Weismann o que ocorreu foi uma adaptação devida à mudança periódica de salinidade no hábitat dessa espécie (Weismann, 1904, vol. 2, p. 272).

De acordo com Weismann, não é possível saber o quanto as condições externas interferem no germoplasma ou o quanto os determinantes e as partes do corpo por eles determinados podem variar ao longo das gerações. Ou seja, o quanto a alimentação ou o clima podem influenciar na transmutação das espécies (Weismann, 1904, vol. 2, pp. 278 e 279).

Weismann via a necessidade de mais experimentos para elucidar a questão. A influência do ambiente tinha um efeito poderoso no soma do indivíduo, mas em alguns casos esse efeito não deixava qualquer traço no germoplasma (Weismann, 1904, vol. 2, p. 279).

É interessante mencionar que os experimentos desenvolvidos por Weismann e outros estudiosos da época em lepidópteros são utilizados em investigações sobre plasticidade fenotípica, desenvolvidos atualmente. Os resultados encontrados por ele e seus colegas são considerados respostas plásticas ao estímulo ambiental.

2.2 AS CONTRIBUIÇÕES DE JOHANNSEN

Wilhelm Johannsen, botânico dinamarquês, dedicou-se à fisiologia vegetal e deixou contribuições importantes para a genética. Tinha um amplo conhecimento teórico e prático de ciências naturais, humanas e filosofia. Como não tinha condições financeiras para estudar em uma universidade, trabalhou como aprendiz em uma farmácia durante um tempo. A parte final de seu treinamento como farmacêutico foi um ano de estudo na Universidade de Copenhague. Em 1880 passou nos exames finais como farmacêutico. Um ano depois começou a trabalhar como assistente do químico Johan Gustav Christoffer Thorsager Kjeldahl (1849-1900) no Departamento de Química, no Laboratório Carlsberg. Johannsen estudou o metabolismo da dormência e germinação de sementes, tubérculos e brotos. Em 1892, foi nomeado professor na *Royal Veterinary and Agricultural University* e mais tarde tornou-se professor de Botânica e Fisiologia Vegetal na Universidade de Copenhague (Roll-Hansen, 2009, pp. 462-463; Roll-Hansen, 2014a, p. 43).

Inspirado pelo trabalho experimental de Claude Bernard (1813-1878), Johannsen procurou estudar os princípios fisiológicos de animais e plantas. Desenvolveu vários experimentos sobre a fisiologia de plantas domésticas. Foi um estudo sobre o desenvolvimento do endosperma de cevada que o levou a questões mais gerais sobre variação e hereditariedade (Roll-Hansen, 2009, pp. 463-464).

Em 1896 ele publicou *On heredity and variability* (Sobre hereditariedade e variabilidade). Procurou harmonizar a estatística de população de Francis Galton (1822-1911) e as análises de cruzamentos experimentais com as descobertas citológicas recentes. Criticou as especulações teóricas de Weismann sobre os cromossomos e a embriologia (Roll-Hansen, 2009, pp. 469-472).

Até o final de 1890, Johannsen realizou vários experimentos sobre o peso dos grãos e quantidade de nitrogênio em plantas cultivadas, como feijão e cevada. Ele percebeu que a variação hereditária e a correspondente seleção de massa tinham claras limitações na criação de plantas e animais domésticos, embora fossem muito importantes na evolução de longo tempo das espécies (Roll-Hansen, 2009, pp. 475-476).

Estava interessado em estudar a Lei da Regressão de Galton-Pearson de 1889 usando a relação entre pais e filhos. Para isso, ele estudou uma variedade de feijão, *Phaseolus vulgaris*, que tinha com alto grau de autofertilização. Cultivando linhagens dessa espécie em laboratório, por várias gerações, conseguiu ter uma população homogênea (Roll-Hansen, 2009, p. 481).

Johannsen iniciou seus experimentos com de 8 quilos de feijão *Princess* que adquiriu na ilha de Fyn em 1900. Pesou 16000 feijões para produzir a população inicial. Na primavera de 1901 ele plantou as sementes, separando-as em 25 mais pesadas, 25 mais leves e 100 de peso intermediário. Ele pretendia fazer uma análise quantitativa populacional do peso dos feijões. Após colher as sementes, fez uma análise de acordo com o modelo de Galton. Os resultados obtidos confirmaram a Lei da regressão. No entanto, Johannsen começou a duvidar que a média para toda a população expressasse adequadamente as relações dentro de uma linhagem pura.

Diante disso, ele fez um segundo experimento no qual plantou os descendentes do primeiro experimento. Ele queria investigar se a seleção dentro da linhagem pura resultaria em mudança de tipo. Os resultados indicaram que não havia herança da variação individual entre as linhagens puras. Cada linhagem parecia pertencer a um tipo hereditário homogêneo. Por dividir sua população de feijões em subpopulações que consistiam de linhagens puras com *pedigrees* distintos, Johannsen foi capaz de separar os tipos hereditários. Ele observou que seus descendentes apresentavam uma variação em relação ao peso médio. Concluiu que a variabilidade flutuante não era herdada (Roll-Hansen, 1989, p. 311).



Figura 5. Wilhelm Johannsen.

Fonte: http://www.wjc.ku.dk/images/WLJ_01.jpg

No entanto, embora o tamanho fosse reproduzido o mesmo não acontecia com essas variações. Ele percebeu que a seleção dentro do que chamou de “linhagens puras” não produzia nenhum deslocamento do “tipo”. Caracterizou as linhagens puras como constituídas por indivíduos de um mesmo “tipo” que transmitiam sempre as mesmas potencialidades hereditárias aos seus descendentes. No entanto, os biometricistas Karl Pearson (1857-1936) e Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) não apreciaram os resultados e interpretações de Johannsen e várias discussões entre eles se seguiram (Roll-Hansen, 2009, pp. 485-486; Roll-Hansen, 2014b, pp. 1008-1009).

Nesse período, Johannsen fez várias críticas às teorias da hereditariedade que envolviam modelos microscópicos, como a de Weismann, por exemplo. Ele não aceitou as relações feitas por vários cientistas entre o comportamento dos cromossomos nas divisões celulares (estudo citológico) e os princípios de Mendel. Além disso, também não aceitava a hipótese cromossômica, considerando-a uma mera especulação que não trazia contribuições para a genética experimental (Churchill, 1974, p. 18; Martins, 1997, cap.4, p. 88).

Johannsen publicou os resultados de seu experimento com linhagens puras no livro *Elemente der exakten Erblchkeitslehre* em 1909. Anos mais tarde (1913 e 1926), publicou as outras edições. Introduziu uma terminologia que é empregada atualmente. Em seu artigo de 1911, comentou:

As qualidades pessoais de qualquer organismo individualmente não produzem as qualidades de seus filhos; mas as qualidades de seus ancestrais e descendentes são determinadas da mesma maneira pela natureza das “substâncias sexuais” - os gametas – dos quais eles se desenvolveram. Qualidades pessoais são então as reações dos gametas que se juntam para formar um zigoto; mas a natureza dos gametas não é determinada pelas qualidades pessoais dos pais ou ancestrais em questão. Isso é a visão moderna de hereditariedade (Johannsen, 1911, p. 989).

Baseado em seu trabalho experimental com linhagens puras, Johannsen compreendeu que o resultado final do desenvolvimento estava relacionado a dois fatores: a hereditariedade e o ambiente (Wanscher, 1975, p. 1; Falk, 1995, p. 239).

Ele introduziu os termos “gene”, “genótipo” e “fenótipo”. O gene era “nada mais que uma pequena palavra muito aplicável, facilmente combinada com outras, e, portanto, poderia ser útil para expressar caracteres, fatores unitários, elementos ou alelomorfos nos gametas”. Por outro lado, o genótipo seria “a soma total de todos os genes em um gameta ou zigoto”. Ele recomendou a utilização do termo genotípico (*genotypical*) no lugar de genótipo, pois não

seria possível conhecer um genótipo, mas seria possível mostrar as diferenças ou semelhanças genotípicas (Johannsen, 1911, p. 990).

Na visão de Johannsen o termo norma de reação (*Reaktionsnorm*), usado por Richard Woltereck (1877-1944), era sinônimo de genótipo, sendo, portanto, “a soma total das potencialidades dos zigotos em questão”. Essa norma de reação enfatizaria a diversidade e a unidade no comportamento individual do organismo. Johannsen comentou que o organismo seria um todo e suas múltiplas reações seriam determinadas pelo seu genótipo interferindo com os fatores incidentes tanto internos quanto externos. Para ele, a norma de reação era compatível com o conceito de genótipo (Johannsen, 1911, p. 990).

O genótipo somente seria examinado pelas qualidades e reações do organismo. Então se os organismos de constituição genotípica idêntica se desenvolvessem em condições externas diferentes isso poderia produzir diferenças maiores ou menores nas qualidades dos organismos individuais (Johannsen, 1911, p. 991).

Outro termo proposto por Johannsen foi fenótipo que seria “todos os ‘tipos’ de organismos, distinguíveis pela inspeção direta ou apenas por métodos finos de medidas ou descrição”. Os fenótipos seriam coisas reais. Para ele, todos os fenômenos no mundo orgânico eram fenótipos e a descrição das miríades de fenótipos como formas, estruturas, tamanhos, cores e outros caracteres dos organismos vivos eram vistos como o “carro chefe” da história natural, uma ciência de caráter essencialmente morfológico-descritiva. Ele considerava que as condições externas variantes estavam frequentemente mudando os fenótipos em finas gradações (Johannsen, 1911, p. 991).

A partir do isolamento das linhagens puras, em seus experimentos com feijões, Johannsen constatou que a “seleção não é capaz de mudar a natureza do genótipo”. O deslocamento (*displacement*) de tipo pela seleção seria devido à existência de diferenças genotípicas. Dentro das linhagens puras, se não ocorresse mutação ou diferenças genotípicas a seleção natural não teria influência hereditária (Johannsen, 1911, p. 991).

A distinção entre genótipo e fenótipo foi extremamente importante para a genética clássica. No período que antecedeu à proposta de Johannsen era utilizado o termo caráter unitário ou caráter tanto para se referir ao material que estava no interior dos gametas como para se referir à característica hereditária.

A conotação do termo “fenótipo” não sofreu modificações ao longo do tempo correspondendo ao tipo aparente do indivíduo em qualquer estágio do desenvolvimento. Por outro lado, com o passar do tempo, a conotação do termo “genótipo” sofreu algumas alterações (Wanscher, 1975, p. 1).

Na primeira edição de seu livro (1909), Johannsen comentou sobre a importância da distinção entre genótipo e fenótipo:

Por essa razão é de grande importância distinguir entre os conceitos de fenótipo e genótipo. Mas não poderíamos ser capazes de trabalhar com o último conceito – um genótipo não é claramente e puramente aparente; o conceito derivado de diferenças genotípicas, entretanto, frequentemente será valioso (Johannsen, 1909, p. 130 *apud* Wanscher, 1975, p. 1).

Segundo Johan H. Wanscher, esse conceito seria abstrato e representaria o efeito do material hereditário, pertencente ao organismo (Wanscher, 1975, p. 2).

No entanto na segunda edição (1913), Johannsen comentou sobre a interação entre genótipo e ambiente:

Por um lado existe a soma de todos os genes – o genótipo, como é dito – como a constituição fundamental do organismo – por outro lado existe o ambiente - e muitas vezes a cooperação um tanto complicada entre o genótipo e ambiente condiciona caráter pessoal realizado de qualquer organismo (Johannsen, 1913 *apud* Wanscher, 1975, p. 2).

Na terceira edição (1926) aparece uma visão semelhante àquela da edição de 1913:

Por um lado há o genótipo como a constituição do organismo; por outro lado há o ambiente – e a frequente cooperação complicada entre o genótipo e as condições ambientais, o caráter pessoal percebido de qualquer organismo, seu fenótipo (Johannsen, 1926 *apud* Wanscher, 1975, p. 2).

De acordo com Wanscher, das três definições apresentadas por Johannsen, a de 1909 é a que melhor corresponde ao próprio termo. Em 1909 o conceito de genótipo era abstrato e expressava o efeito hereditário. Em 1913 foi definido como soma dos genes e constituindo o organismo. A definição de 1926 manteve apenas a parte da constituição do organismo. A mudança caracterizou-se pela passagem de um conceito abstrato, expressando o efeito hereditário, para um conceito concreto, expressando as características genéticas de um indivíduo (Wanscher, 1975, pp. 3-4).

Além do material hereditário recebido, o fenótipo dependeria também das condições do meio que permitiriam o desenvolvimento de suas potencialidades (Johannsen, 1909 *apud* Wanscher, 1975, p.1; Johannsen, 1911). Assim, o fenótipo seria a aparência do organismo em todas as fases de seu desenvolvimento sob a influência do ambiente.

Johannsen introduziu uma nova terminologia que diferenciou o material presente no núcleo dos gametas das características externas visíveis. Antes o termo “fatores” ou “caracteres unitários” era utilizado tanto para se referir ao que mais tarde foi chamado de fator e depois gene, como para se referir à característica externa, no sentido do fenótipo. A terminologia e conceituação propostas por Johannsen contribuíram para esclarecer esses conceitos e foram amplamente divulgados (Martins, 1997, cap.4, p. 88). Em 1910, ele foi convidado para apresentar a conferência inaugural em um simpósio sobre suas ideias promovido pela *American Society of Naturalists* (Churchill, 1974, p. 19).

Pode-se dizer que a plasticidade fenotípica trabalha com a distinção entre genótipo/fenótipo como proposta por Johannsen. Em seus experimentos com linhagens puras, em *Phaseolus*, ele constatou o papel do ambiente nas variações e também pontuou a importância da influência ambiental para a relação genótipo/fenótipo. Isso contribuiu para os estudos posteriores sobre interação genótipo-ambiente. Esses dois aspectos citados foram importantes para a formulação do conceito de “norma de reação” de Richard Woltereck (1877-1944) em 1909, abordado no próximo Capítulo desta tese.

CAPÍTULO 3

AS CONTRIBUIÇÕES DE RICHARD WOLTERECK

O objetivo deste capítulo é discutir sobre as investigações de Richard Woltereck (1877-1944), relacionadas à plasticidade fenotípica e à norma de reação, desenvolvidas na primeira década do século XX.

Woltereck graduou-se em Medicina e Zoologia na Universidade de Freiburg, Alemanha. Em seu doutorado, sob a orientação de August Friedrich Leopold Weismann (1834-1914), concluído em 1898, teve treinamento em embriologia e biologia evolutiva. Em sua tese tratou da formação e evolução de ovos de ostracodes¹¹. Após concluí-la, exerceu a função de assistente durante nove meses em uma expedição marinha, cujo objetivo consistia em coletar plâncton nos oceanos Atlântico e Índico e no mar Mediterrâneo. Em 1901, concluiu seu pós-doutorado em que tratou do desenvolvimento embrionário de vermes marinhos. De 1901 a 1905 dedicou-se à reconstrução da história evolutiva dos anelídeos marinhos. Nessa época, atuou como professor associado na Universidade de Leipzig (Harwood, 1996, p. 349; Peirson, 2015¹²).

Em meados da década de 1900, insatisfeito com os resultados obtidos pelos estudos tradicionais de evolução¹³, Woltereck começou a se interessar pelo novo Mendelismo e sua relação com a teoria evolutiva. Em 1905, foi convidado para dirigir um instituto hidrológico de pesquisa, o *Biologische Station Lunz*, na Áustria. Este oferecia infraestrutura para o desenvolvimento de experimentos com populações naturais. Woltereck teve a oportunidade de dedicar-se a um novo programa de pesquisa, lidando com experimentos sobre hereditariedade, variação, adaptação e evolução (Harwood, 1996, p. 349).

¹¹ Os Ostracodes são crustáceos que possuem carapaças bivalves e quitinosas cobertas por carbonato ou fosfato de cálcio. São essencialmente aquáticos, vivendo em águas doces, salobras e marinhas. Também podem ser encontrados em outros tipos de ambientes como solos de floresta, bromeliáceas e interstícios de sedimentos, abaixo do solo.

¹² A ausência de menção às páginas desta obra se deve à fonte, retirada da Internet, não numerar páginas.

¹³ Vários estudiosos no final do século XIX, como por exemplo, Thomas Hunt Morgan (1866-1945), William Bateson (1861-1926) e Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906), iniciaram seus estudos dentro da tradição morfológica seguindo uma linha que havia sido sugerida por Charles Darwin (1809-1882): os estudos embriológicos.



Figura 6. Richard Woltereck.

Fonte: <http://bildkulturen.online.unimarburg.de/de/suche/detail/seite/1/suchart/erweitert/modus/detail/id/Preissler-1985-1/aktuell/3?person=woltereck%2C+richard>

O zoólogo alemão investigou se a variação produzida pelo ambiente causava algum impacto no desenvolvimento e qual seria sua relação com a hereditariedade e evolução. A partir da análise dos resultados, cunhou o termo norma de reação (*Reaktionsnorm*).

3.1 OS EXPERIMENTOS DE WOLTERECK

Na primeira década do século XX, havia muitas discussões sobre a natureza do processo evolutivo. Alguns estudiosos acreditavam que as variações fossem contínuas, como por exemplo, os biometricistas Karl Pearson (1857-1936) e Weldon. Por outro lado, outros acreditavam que ela ocorria aos saltos. Bateson no final do século XIX, publicara um vasto catálogo que substanciava a descontinuidade das variações. Hugo Marie de Vries (1848-1935), em seu trabalho experimental com *Oenothera lamarckiana*, havia encontrado evidências de que as variações eram principalmente descontínuas e que novas espécies eram produzidas aos saltos. Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927), em seus estudos com linhagens puras de *Phaseolus vulgaris*, também havia obtido resultados que corroboravam a descontinuidade das variações.

Uma contribuição relevante para o assunto tratado nesta tese, é o artigo de Woltereck (1909), intitulado “Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden” (“Estudos experimentais adicionais sobre a mudança das espécies, especialmente sobre a essência das diferenças quantitativas em *Daphnia*”). Nele o autor esclareceu:

Como resultado de diversos experimentos sobre herança, notavelmente os estudos botânicos como os cruzamentos iniciais de Mendel, os experimentos de Johannsen sobre linhagens puras e, por fim, as famosas mutações de De Vries, apresentamos aqui uma nova proposta sobre a essência da mudança das espécies. Esta proposta, que conecta De Vries e Johannsen de forma precisa, não está sujeita à oposição, tanto por parte da ala lamarckista da botânica, como do ponto de vista da maioria dos zoólogos, sejam eles adeptos da seleção natural ou do lamarckismo¹⁴ (Woltereck, 1909, p. 111).

Buscando esclarecimentos sobre a natureza do processo evolutivo, Woltereck estava interessado em detectar se a evolução ocorria em um único passo ou por meio de uma série de

¹⁴ Herança de caracteres adquiridos.

estágios intermediários. Além disso, se a ação do ambiente era direta ou indireta. O material experimental utilizado foram os crustáceos de água doce: *Daphnia*¹⁵ e *Hyalodaphnia*, encontrados em diferentes lagos da Alemanha. Em suas palavras:

Ao lado de tais trabalhos analíticos, estive desde o início me ocupei com as pesquisas com culturas de *Daphnia*, cujo objetivo era - por meio da ação de condições ambientais atípicas - mudar hereditariamente (genotipicamente) a norma de reação das minhas espécies elementares: originar novos genótipos (Woltereck, 1909, p. 162).

Com relação às espécies elementares, Woltereck assim se expressou: “As espécies elementares (e aqui não se trata dos conceitos coletivos artificiais sistemáticos de espécies) são produzidas a partir de diferentes condições e diferentes determinantes¹⁶ e genes, os quais são transmitidos por meio do germoplasma” (Woltereck, 1909, p. 111).

Woltereck havia observado que *Daphnia*, em seu ambiente natural, estava submetida a uma nutrição pobre e à baixa temperatura. Caso mudassem as condições de assimilação, algumas características permaneciam inalteradas, como por exemplo, tamanho da cabeça, comprimento espinhal, ângulo espinhal e ângulo da testa (Figura 2). No entanto, outras, como o comprimento relativo da cabeça, sofriam alterações (Woltereck, 1909, p. 162).

O biólogo alemão, em seus experimentos, utilizou linhagens de *Daphnia*¹⁷ morfológicamente distintas. Antes de serem expostas a diferentes tipos de tratamentos, elas foram mantidas no laboratório durante várias gerações, em condições normais. Desse modo, certificou-se de que se tratava de linhagens puras. Ele queria verificar se as características contínuas, como o tamanho da cabeça (Figura 7), seriam alteradas pela seleção (de modo análogo ao trabalho de Johannsen com linhagens puras) ou pela exposição prolongada a condições ambientais extremas. Nesse artigo, Woltereck utilizou também a terminologia introduzida por Johannsen que envolvia a distinção entre o material contido nos gametas e a característica externa, a saber, genótipo e fenótipo (Woltereck, 1909). Ele assim se expressou:

A organização de tal experimento é bem simples. Antes de tudo, aumenta-se de modo uniforme a nutrição e a temperatura, tomando-se

¹⁵ *Daphnia* é um crustáceo de água doce da ordem *Cladocera*, chamada de pulga de água ou dáfnia. Segundo Harwood, a escolha de Woltereck de trabalhar com *Daphnia* foi decorrente de sua experiência com Weismann. Por volta de 1870, Weismann começou a estudar os hábitos de vida desse crustáceo e sua adaptação a diferentes ambientes (Harwood, 1996, p. 349).

¹⁶ Woltereck estava utilizando a terminologia adotada por Weismann. Para este autor os determinantes eram constituídos por um conjunto inseparável de bióforos, sendo responsáveis pelas características dos tecidos. (Ver Capítulo 2 da presente tese).

¹⁷ Esses gêneros se reproduziam por partenogênese.

precauções para que o número de indivíduos por centímetro cúbico de água não se altere. Mantém-se um controle contínuo como, por exemplo, através do isolamento de cada fêmea fertilizada e checagem de tempos em tempos (de três a cinco gerações) do comportamento genotípico de animais isolados, originados a partir de nutrição pobre. A seguir é feita a medida do valor médio da altura da cabeça de sua prole (Woltereck, 1909, p. 163).

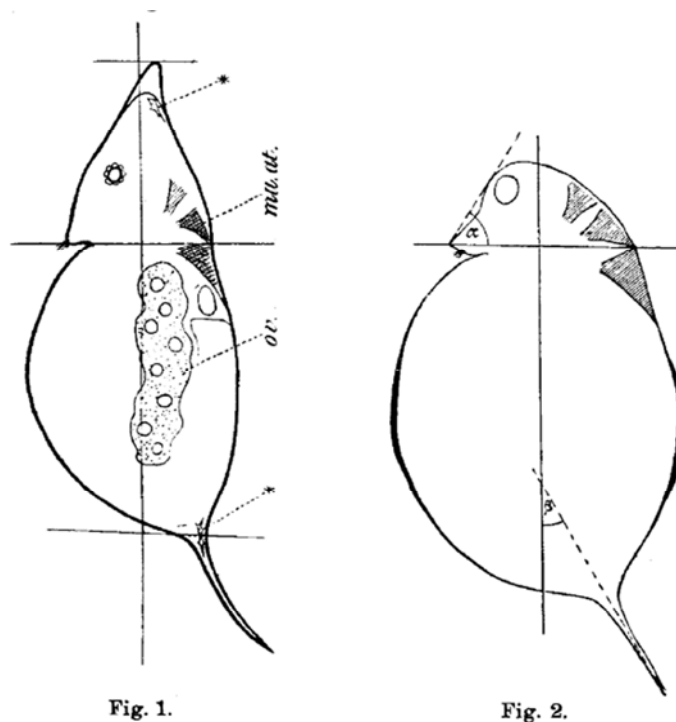


Figura 7. Visão lateral de *Hyalodaphnia cucullata* (Fig. 1) e *Daphnia longispina* (Fig. 2). Em *Hyalodaphnia*, a altura da cabeça é medida ao longo do eixo vertical, entre as linhas verticais mais alta e média. A altura relativa da cabeça (que foi o fenótipo considerado por Woltereck) é a altura da cabeça dividada pela distância entre as linhas horizontais mais alta e mais baixa (e multiplicada por 100 para expressar porcentagem) (mu. at.: músculo da antena; ov.: ovário). Em *Daphnia*, α e β são exemplos de caracteres quantitativos.

Fonte: Woltereck, 1909, p. 114.

Com relação ao tamanho da cabeça, Woltereck observou que entre as diferentes linhagens puras houve variação no fenótipo. Este foi afetado por alguns fatores ambientais, como o nível de nutrientes e a estação do ano, mas não por outros, como a temperatura. No entanto, a resposta fenotípica às mudanças ambientais diferiu conforme a linhagem. O autor construiu “curvas fenotípicas” (Figura 8) para esse fenômeno. Essas curvas sofriam modificações quando novas variáveis eram introduzidas (Woltereck, 1909, p. 135).

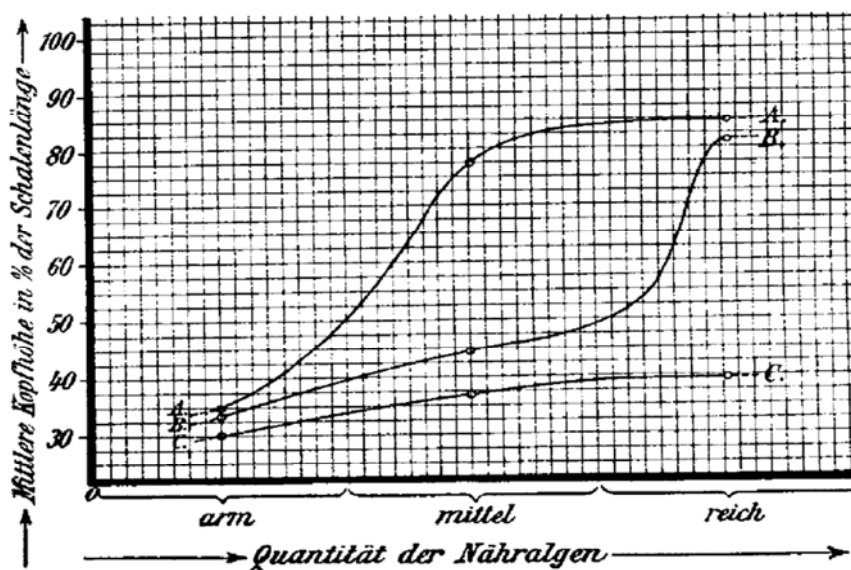


Figura 8. Curvas fenotípicas para fêmeas de três linhagens puras de *Hyalodaphnia cucullata*. Abscissa – nível de nutriente; ordenada – altura relativa da cabeça. A) linhagem de Moritzburg. B) De Brosdorf. C) de Kospuden. Todas as linhagens cresceram em condições constantes de temperatura intermediária e vieram de uma “geração intermediária” de partenogênese. As curvas mostraram variação não uniforme entre as linhagens puras.

Fonte: Woltereck, 1909, p. 149.

Para Woltereck, não se tratava apenas de criar um novo valor genotípico para as características da altura da cabeça, mas sim de alterar a herdabilidade da norma de reação. Isso seria possível se a espécie elementar, adaptada ao meio ambiente natural (no caso, nutrição pobre), tivesse o tamanho de sua cabeça modificado e se tornasse uma nova espécie elementar (Woltereck, 1909, p. 163).

Logo ficou evidente que uma característica era afetada por diversas variáveis ambientais. Diante disso, a melhor representação das variações de um fenótipo foi feita por meio de uma curva. Esta mostrava o grau de desenvolvimento da característica em diferentes ambientes. Para indicar a totalidade das relações entre as diferentes variáveis, Woltereck cunhou o termo *Reaktionsnorm* (norma de reação) (Woltereck, 1909, p. 135).

Ele sugeriu que o que era herdado era a norma de reação e que a mudança hereditária consistia na modificação dessa norma. Conceituou norma de reação como: “o genótipo de uma característica quantitativa”. Nas curvas que representavam a norma de reação os fenótipos variavam de modo contínuo. Desse modo, Woltereck mostrou que a mudança era gradual e que a seleção poderia atuar sobre pequenas variações no genótipo, ou seja, na norma de reação (Woltereck, 1909, p. 136).

Johannsen (1911) concordou com Woltereck que a norma de reação era sinônimo de genótipo (Johannsen, 1911, p. 133). No entanto, ele rejeitou a afirmação de Woltereck de que

as variações contínuas das curvas dos fenótipos podiam ser interpretadas como evidência contrária às diferenças genóticas constantes. Para Johannsen, Woltereck tinha apenas mostrado que as curvas do fenótipo surgiam a partir das reações dos constituintes genóticos (Johannsen, 1911, p. 145).

Assim como nos experimentos de Johannsen (ver Capítulo 2 desta tese), os de Woltereck não mostraram mudanças decorrentes da seleção que fossem herdáveis. Algumas variações que pareciam ter ocorrido aos saltos, foram observadas em populações de *Daphnia*. No entanto, elas não tiveram nenhuma relação adaptativa ao ambiente em que foram selecionadas. Desse modo, Woltereck sugeriu que as mutações de De Vries não eram relevantes para o processo evolutivo. Para ele a seleção natural era o mecanismo evolutivo que eliminava as variantes não adaptativas (Harwood, 1996, p. 350).

Os experimentos de Woltereck mais promissores foram os que mostraram pequenas mudanças no tamanho da cabeça, quando os animais eram criados por tempo prolongado em condições ambientais extremas, tais como: diferentes concentrações nutricionais (alta, média e baixa). No caso, o organismo escolhido por Woltereck, como mencionado anteriormente, vivia em ambientes com baixa concentração de nutrientes (Woltereck, 1909, p. 165). Se essas mudanças persistissem após a população retornar ao meio de cultivo normal, elas poderiam ser genóticas. Depois de poucas gerações submetidas ao tratamento de diferentes concentrações nutricionais, poucas mudanças fenóticas foram observadas. Porém, após 5 a 7 gerações de criação no meio extremo, as formas com cabeça alongada demoravam mais para retornar ao tamanho de cabeça original. Após quarenta gerações criadas em meio extremo, a cabeça de *Daphnia* permaneceu alongada. Quando foi submetida novamente ao meio normal, ela permaneceu alongada somente até a segunda geração e depois retornou ao seu tamanho original (Harwood, 1996, p. 350).

Woltereck interpretou esses resultados como sinal de fixação gradual das mudanças fenóticas e genóticas. Esses experimentos de indução forneceram um exemplo do fenômeno que era conhecido como “fixações fenóticas persistentes” (*dauermodifications*)¹⁸, que foi alvo de discussão na comunidade de evolucionistas alemães, na década de 1930 (Harwood, 1996, p. 350).

Após mais dois anos de experimentos de indução, Woltereck percebeu que não se tratava de fixações fenóticas persistentes e mudou de ideia. Apesar das exposições prolongadas de diferentes espécies de *Daphnia* a diferentes condições ambientais extremas,

¹⁸ Fixações fenóticas persistentes é um tipo de modificação observada nos seres vivos em resposta às pressões ambientais. Quando elas ocorrem em uma geração são herdadas pela próxima.

considerando várias características, ele não conseguiu induzir mudanças genéticas estáveis (Woltereck, 1909). Sugeriu, então, que os padrões de mudança fenotípica estavam relacionados à ativação de genes provocada pelo estímulo ambiental. Via os genes como uma enzima que poderia estar em estado latente ou ativado. Esses seus achados foram mencionados como evidências contrárias ao neo-lamarckismo (Harwood, 1996, p. 351).

Apesar de ter sido promovido a professor associado em Leipzig, em 1910, Woltereck somente aceitou o cargo em 1914. Durante a Primeira Guerra Mundial, ele trabalhou na embaixada alemã na Suíça. Lá entrou em contato com o escritor Hermann Hesse (1877-1962). Nessa época ficou desiludido com o individualismo e o materialismo europeu, voltando-se ao comunismo e valores espirituais (Peirson, 2015).

Em decorrência da Primeira Grande Guerra, Woltereck demorou para publicar os resultados de estudos desenvolvidos por ele e seus alunos com *Daphnia*. Esses resultados foram publicados somente em 1919, no livro *Variation und Artbildung* (Variação e formação de espécies). Como o livro foi bem recebido pelos seus pares, ele foi nomeado chefe do Departamento de Embriologia Experimental do Instituto de Biologia Kaiser-Wilhelm. Contudo, por dificuldades financeiras do instituto, decorrente da guerra, ele assumiu o cargo somente em 1923 (Peirson, 2015).

Nos anos seguintes, Woltereck teve uma forte depressão e sua produtividade de pesquisa caiu. Ele continuou seu ativismo político e social. Tornou-se simpatizante do vitalismo. Por volta da metade da década de 1920, desenvolveu uma teoria mais sofisticada sobre variação, hereditariedade e desenvolvimento. A partir daí até 1932, desenvolveu um experimento ecológico de longa duração. Ele induziu mudanças morfológicas herdáveis em linhagens de *Daphnia*. Estas linhagens foram transplantadas da Dinamarca para lagos da Itália. Por volta de 1922, ele observou mudanças morfológicas, mas percebeu que elas não eram herdáveis. Os resultados desses experimentos nunca foram publicados (Harwood, 1996; Peirson, 2015).

De 1931 a 1932, Woltereck participou de um trabalho de campo sobre diferenciação de espécies em lagos do sul da Ásia e União Soviética. Em 1932, publicou *Grundzüge einer allgemeinen Biologie* (Fundamentos da Biologia Geral). Nesta obra ele procurou reestruturar a metodologia biológica, seguindo uma estrutura antirreducionista e anti-materialista. Neste mesmo ano, ele se mudou para a Turquia, mas retornou à Alemanha, em 1936, para se tratar de complicações decorrentes de um acidente de carro. Devido às suas aspirações políticas de esquerda não conseguiu voltar a trabalhar em Leipzig. Nos anos seguintes ele continuou a escrever e publicou um livro filosófico *Ontologie des Lebendigen* (Ontologia da Vida), em 1940 (Peirson, 2015).

3.2 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Na interpretação de Johannsen, as contribuições de Woltereck consistiram em uma representação quantitativa do que Herman Nilsson-Ehle (1873-1949), anos mais tarde (1914) chamou de “plasticidade”, interpretando-a como tendo um significado adaptativo geral (Sarkar, 2004, p. 11).

Nas décadas subsequentes às contribuições de Woltereck, os pesquisadores passaram a enfatizar a constância e eficácia causal do genótipo, principalmente nos EUA e Europa. Segundo Sahotra Sarkar, isso ocorreu porque a distinção de fenótipo e genótipo feita por Johannsen foi incorporada pela genética. Por outro lado, nesse mesmo período a norma de reação permaneceu como um conceito relativamente desconhecido (Sarkar, 2004, p. 11).

Apesar dos experimentos de Woltereck terem sido amplamente discutidos na Alemanha (Baur, 1922; Goldschmidt, 1920, 1928)¹⁹ a norma de reação foi ignorada em outros países do Ocidente até 1950 (Sarkar, 2004, p. 12). Com Anthony D. Bradshaw (1926-2008) em 1965, a norma de reação assumiu outro sentido, o de plasticidade fenotípica (Nicoglou, 2015, p. 69).

Na interpretação de Woltereck, o genótipo era mais um agente que permitia a fenogênese²⁰ do uma força determinística. Esse ponto de vista foi adotado por alguns pesquisadores da União Soviética, onde a norma de reação foi um conceito de extrema importância (Sarkar, 2004, p. 11).

Apesar de Johannsen ter usado o termo “norma de reação” (1911), cunhado por Woltereck, ele o caracterizou de outra maneira. Enquanto Woltereck interpretou a norma de reação como sendo um agente permissivo da fenogênese, Johannsen interpretou como sendo um agente determinante (Sarkar, 1999, p. 238; Nicoglou, 2015, p. 69). Além disso, Johannsen chamou de norma de reação a variabilidade da característica, enquanto que para Woltereck a norma de reação era a variabilidade das respostas fenotípicas ao ambiente. Desse modo, o primeiro enfatizou a estabilidade e o segundo a variabilidade.

Muitos geneticistas, como Theodosius H. Dobzhansky (1900-1975), por exemplo, seguiram e reforçaram a interpretação de Johannsen (Sarkar, 1999, p. 238; Nicoglou, 2015, p.

¹⁹ Essas obras não foram utilizadas em nosso estudo. Por isso, não constam nas referências finais desta tese. São as seguintes:

Baur, Erwin. 1922. *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Goldschmidt, R. 1920. *Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Goldschmidt, R. 1928. *Einführung in Die Vererbungswissenschaft*, 5th edition. Julius Springer, Berlin.

²⁰ Diferenciação do fenótipo.

69). A norma de reação foi considerada como uma adaptação, como qualquer outra característica genotipicamente determinada e tornou-se alvo da seleção natural.

Posteriormente, quando Dobzhansky disseminou a ideia de “norma adaptativa” ele sugeriu que uma mutação não alterava uma característica morfológica particular, mas introduzia uma mudança na norma de reação (Dobzhansky, 1955). Gradualmente, a norma de reação passou a ser chamada de “gama de reação”. (*reaction range*) (Sinnott, Dünne e Dobzhansky, 1950, p. 22). Isso foi uma maneira de indicar que a variabilidade fenotípica dependia das interações entre fatores genéticos e o ambiente.

3.3 ALGUNS DESDOBRAMENTOS

Após as contribuições de Woltereck, outros cientistas desenvolveram trabalhos relacionados à plasticidade e à norma de reação. Nesse sentido, como mencionamos anteriormente, Nilsson-Ehle (1914) se referiu explicitamente ao termo “plasticidade” para descrever o efeito do ambiente sobre o fenótipo. Ele usou o termo no sentido “puramente adaptativo”, em oposição ao “adaptativo evolutivo”, como adotado pelos darwinianos. Considerou-o como parte dos mecanismos auto-reulatórios²¹. Desse modo, Nilsson-Ehle considerava a plasticidade de modo diferente de Johannsen (1911). Como vimos anteriormente (Capítulo 2 desta tese) Johannsen via a plasticidade como uma propriedade de um único genótipo e a “norma de reação” como as possibilidades de reação de um único genótipo quando submetido a diferentes condições ambientes. É possível que o fato de Nilsson-Ehle não ter utilizado o termo plasticidade na aceção de Johannsen, que teve bastante aceitação na comunidade científica na época ou mesmo posteriormente, tenha tido, como consequência, a não utilização desse termo no período que antecedeu a publicação do trabalho de Bradshaw (1965) (Nicoglou, 2015, p. 69).

Dentro da perspectiva adotada por Woltereck, surgiram várias contribuições na década de 1920. Por exemplo, é atribuída a Joseph Krafka uma primeira representação gráfica da norma de reação (Figura 9). Ela está presente em seu estudo sobre a relação entre o número de facetas nos olhos de *Drosophila* e a variação da temperatura (Krafka, 1920). Ele se referiu ao trabalho de Woltereck com respeito, embora não tenha usado o termo “norma de reação” (Sarkar, 2004, p 12).

²¹ São mecanismos em que um organismo responde às mudanças ambientais por meio de mudanças fenotípicas, que não tem, necessariamente, uma base genética.

Utilizando os dados de Krafska (1920) e outras fontes, A. H. Hersh (1930) produziu várias representações gráficas da norma de reação. Ele também procurou fornecer uma descrição matemática das curvas (Hersh, 1934). E. C. Driver (1931) produziu figuras similares. Contudo, nem Hersh ou Driver mencionaram Woltereck ou norma de reação em seus trabalhos (Sarkar, 2004, p. 12).

A partir dos dados de Krafska (1920), Lancelot Hogben (1933) desenhou a norma de reação para o número de facetas dos olhos em *Drosophila*. No entanto, não fez referência ao trabalho de Woltereck. Como as normas de reação não eram paralelas, Hogben sugeriu que havia uma interdependência entre *nature* e *nurture*. De acordo com Sarkar, isso mostrou que a variação fenotípica não poderia ser decomposta em partes genótípicas e ambientais, porque existia uma interação variável entre o genótipo e o ambiente. A ideia de Hogben constituiu uma mudança no conceito de norma de reação (Sarkar, 2004, p. 13).

Durante as décadas de 1930 e 1940, as análises algébricas de John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), contribuíram para o esclarecimento das interações entre genótipo e ambiente.

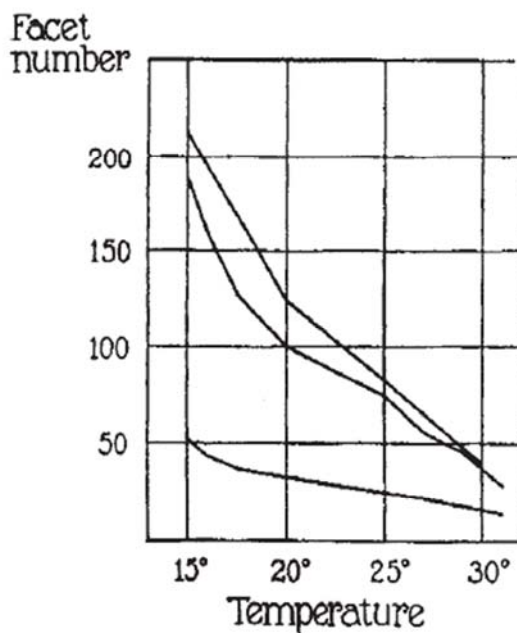


Figura 9. Norma de reação da dependência do número de facetas do olho de fêmeas de *Drosophila melanogaster*. Abscissa: temperatura; ordenada: número médio de facetas. O topo da curva corresponde a dois mutantes (*Low Selected* e *Ultra-bar*, respectivamente).

Fonte: Krafska, 1920, p. 419.

CAPÍTULO 4

A SÍNTESE MODERNA E A PLASTICIDADE FENOTÍPICA: AS CONTRIBUIÇÕES DE SCHMALHAUSEN E WADDINGTON

Conforme mencionamos na Introdução desta tese, de acordo com a interpretação de Massimo Pigliucci e Gerd Müller (Pigliucci, 2001; Pigliucci & Müller, 2010), o fenômeno conhecido atualmente como plasticidade fenotípica foi deixado de lado pela Síntese moderna. Apesar disso, eles alegam que ideias relacionadas a esse fenômeno já se encontravam em algumas obras publicadas durante esse evento como, por exemplo, em *Factors of evolution: theory of stabilizing selection*,²² de autoria de Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) e em publicações de Conrad Hal Waddington (1905-1975), das décadas de 1940 e 1950.

O objetivo deste capítulo é a partir da análise das publicações mencionadas no parágrafo acima, averiguar se essa interpretação é procedente. Optamos pelas contribuições de Schmalhausen e Waddington por considerá-las representativas do período.

4.1 AS CONTRIBUIÇÕES DE SCHMALHAUSEN NA DÉCADA DE 1940

No início do século XX, o biólogo evolutivo soviético Schmalhausen dedicou-se ao estudo do desenvolvimento embrionário dos pulmões da cobra *Tropidonotus natrix*, sob a supervisão de Alexej N. Sewertzoff (1866-1936), na Universidade de Kiev. Nessa pesquisa, discutiu sobre as relações causais entre ontogenia e filogenia e forma e função, fundamentais para suas pesquisas posteriores (Levit, Hossfeld & Olsson, 2006, p. 90).

Devido aos desdobramentos da Primeira Revolução Russa (1905-1907), Schmalhausen demorou a concluir sua graduação, o que ocorreu somente em 1909. Em 1911, Sewertzoff, seu antigo supervisor, assumiu a cadeira de Anatomia Comparada em Moscou e Schmalhausen foi designado para ser seu assistente. Lecionou Anatomia Comparada ao mesmo tempo em que desenvolvia sua dissertação de mestrado. Nela, tratou da evolução das barbatanas não pareadas em peixes. Após concluir seu mestrado em 1914, fez um estágio de pesquisa na *Stazione Zoologica di Napoli* dirigida por Anton Dohrn (1840-1909). Lá desenvolveu a base experimental para seus estudos morfológicos. Devido à Primeira Guerra Mundial interrompeu sua pesquisa e retornou à Rússia, onde finalizou seu doutorado (1916) recebendo o título de doutor em Zoologia (Levit, Hossfeld & Olsson, 2006, p. 91).

Em 1918, atuou como professor de Zoologia em Jurjev (atualmente Tartu, Estônia). Devido à ocupação alemã da Estônia, Schmalhausen mudou-se para Voronezh, onde

²² Publicada em 1947, essa obra foi traduzida para o inglês dois anos depois.

ministrava as disciplinas de Zoologia e Anatomia Comparada até 1921. Porém, pouco se dedicou às pesquisas nesse período. Em 1921 assumiu a cadeira de Zoologia no Instituto Superior de Educação do Povo em Kiev (Ucrânia). Em 1924, foi encarregado da chefia do Instituto de Microbiologia²³, em Kiev, cargo que exerceu até o início da Segunda Guerra Mundial (Levit, Hossfeld & Olsson, 2006, p. 91).

Em 1936, os biólogos evolutivos da Universidade de Moscou criaram o Departamento do Darwinismo, atualmente Departamento da Teoria Evolutiva. Schmalhausen foi convidado para a chefia desse departamento. Um ano depois foi aceito como membro permanente da Academia de Ciências da USSR. Assumiu a chefia do Instituto de Morfologia Evolutiva de Moscou e a diretoria do Instituto de Zoologia de Kiev. Somente depois de 1939 passou a atuar no Departamento do Darwinismo (Levit, Hossfeld & Olsson, 2006, p. 91).

Por ocasião do ataque alemão à União Soviética, a *Academia de Ciências* se instalou em Borovoje. Permaneceu isolado durante algum tempo. Foi nessa época, que Schmalhausen escreveu dois de seus livros mais influentes: *Os problemas do Darwinismo* e *Factors of evolution*. A primeira versão de *Factors* foi concluída em 1943. Dois anos depois, ele entrou em contato com Theodosius H. Dobzhansky (1900-1975), que já não vivia na USSR, solicitando ajuda para a elaboração da edição inglesa dessa obra. Esta foi publicada em 1949. Seu tradutor foi Isadore Dordick e seu editor Dobzhansky (Levit, Hossfeld & Olsson, 2006, p. 92).

²³ Esse instituto depois foi chamado de Instituto de Biologia e Zoologia. Atualmente é conhecido como Instituto Schmalhausen de Zoologia.

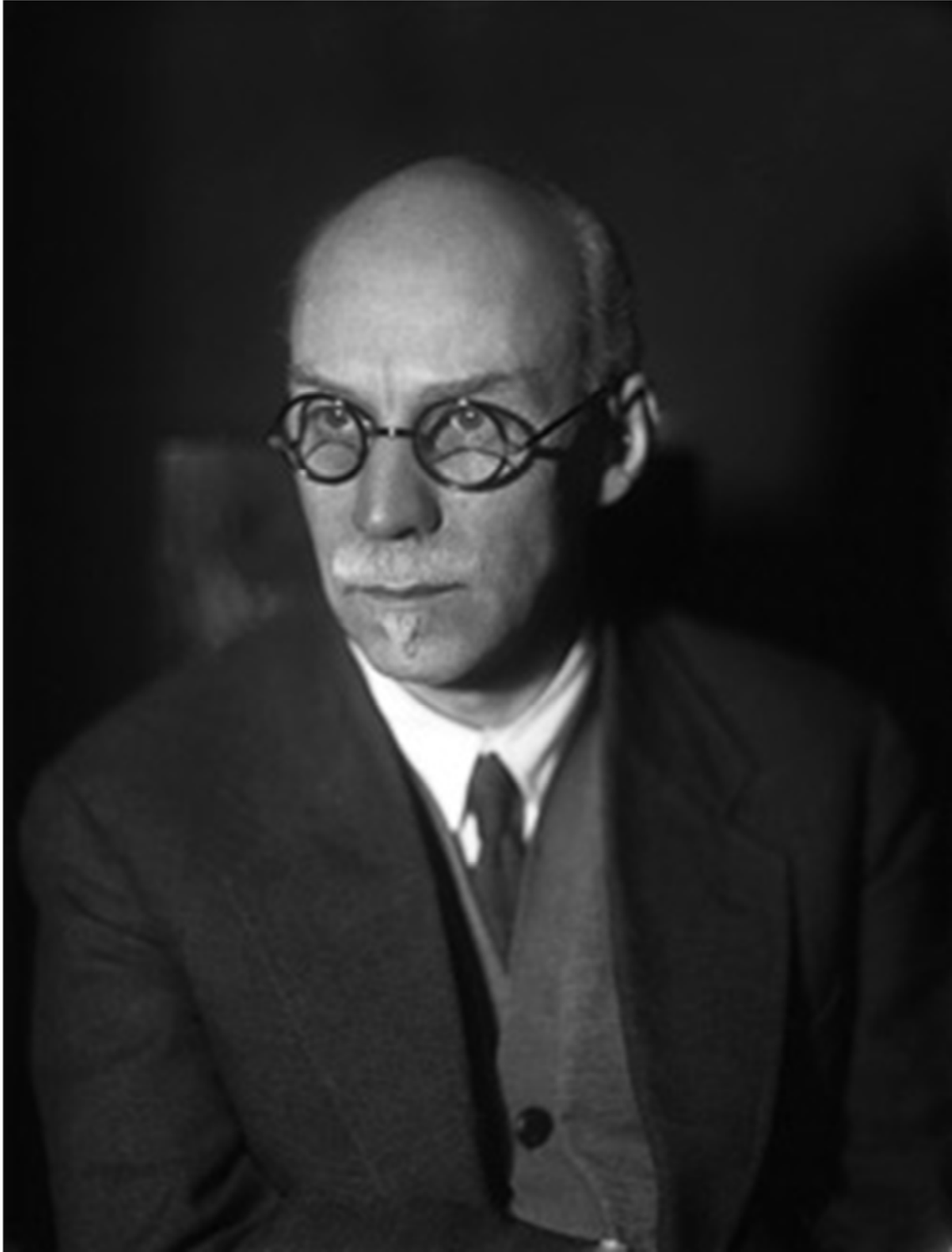


Figura 10. Ivan I. Schmalhausen.

Fonte: <http://izan.kiev.ua/deps/depmorph/history/schmalhausen.jpg>

4.1.1 Factors of evolution: Theory of stabilizing selection

Como estamos utilizando a tradução inglesa da obra de Schmalhausen (*Factors of evolution*) consideramos importante iniciar comentando como o seu editor (Dobzhansky) a apresentou ao leitor. No prefácio ele comentou que o livro de Schmalhausen contribuiu para o tratamento sintético da evolução, pois ofereceu uma base abrangente, envolvendo a embriologia e anatomia comparada e a mecânica do desenvolvimento. Além de lidar com anatomia e embriologia, Schmalhausen abordou a genética, o que permitiu uma análise inclusiva das relações entre o desenvolvimento e causação genética. Seu conhecimento de paleontologia e sistemática permitiu exemplificar suas principais ideias e fazer generalizações. Dobzhansky respeitava Schmalhausen como cientista, considerando-o como um dos mais importantes biólogos da URSS. Nesse sentido, comentou: “Não se trata de um livro escrito por um especialista, mas por um pesquisador experiente” (Dobzhansky, 1949, pp. ix-xi).

O editor mencionou que muitos termos²⁴ utilizados pelo autor não eram familiares aos evolucionistas de língua inglesa. Explicou que várias páginas, em que o autor lidava com conceitos puramente genéticos ou repetições, tinham sido excluídas da tradução, mas que isso não representava um problema, pois esses conceitos eram do conhecimento dos leitores e as repetições não causariam prejuízo para a compreensão da obra (Dobzhansky, 1949, pp. x-xi). Consideramos isso um problema, pois nesse procedimento podem ter sido excluídos aspectos importantes da obra, inclusive sobre o assunto de que estamos tratando em nossa tese.

O livro está dividido em quatro capítulos, a saber: 1. Variabilidade individual como fonte de mudanças históricas na natureza orgânica; 2. Dinâmica da variabilidade histórica de populações; 3. Processos elementares da variação de um organismo e de seu desenvolvimento histórico; 4. Taxas de evolução e os fatores que a determinam.

Iremos agora nos concentrar em aspectos abordados no livro que têm relação com o assunto desta tese, mais especificamente, a plasticidade fenotípica.

²⁴ Schmalhausen classificou as mudanças evolutivas em: a) *Aromorfose*: é uma transição evolutiva para um tipo morfológico mais complexo, representando uma progressão para um nível mais alto de organização. É causado por aquisição de novas adaptações, permitindo a exploração de novos tipos de ambientes. Por exemplo, a regulação da temperatura corporal em vertebrados, desenvolvimento de penas em aves, etc. b) *Alomorfose*: são mudanças adaptativas conectadas às alterações do ambiente. Exemplo: radiação adaptativa dos diferentes tipos de dentes nos mamíferos. c) *Telomorfose*: é uma especialização adaptativa que torna o organismo restrito a uma pequena parte do ambiente. Exemplo: desenvolvimento dos dentes caninos nos tigres dente de sabre. d) *Catamorfose*: é uma mudança regressiva que simplifica as conexões entre o organismo e o ambiente. Por exemplo, alguns tipos de desenvolvimento em insetos como o de Apterygota (Dobzhansky, 1949, p. xi).

Logo no início, o autor explicou o que entendia por modificações e mutações. Para ele, ambas estavam relacionadas às mudanças nos organismos que dependiam tanto do genótipo quanto do ambiente (Schmalhausen, 1949, p. 2).

As mutações podiam se manifestar em alguns descendentes mesmo na ausência de mudanças ambientais. Por outro lado, as modificações dependiam de fatores ambientais específicos e não se repetiam caso os fatores sofressem alterações. Schmalhausen esclareceu: “Mutações são sempre novas aquisições do organismo, enquanto as modificações são meramente uma superestrutura ou uma nova versão da organização que já existe” (Schmalhausen, 1949, pp. 3-4). Ele era um adepto da genética mendeliana e em sua visão a transmissão das mutações de uma geração para outra era um processo regular e controlado pelo princípio da segregação.

Para Schmalhausen, o meio poderia produzir efeitos diretos no organismo ou em suas funções. A expressão genotípica dos organismos normais e mutantes podia variar conforme o ambiente. Ele chamou essas diferenças de expressão de modificações. Além disso, o processo que causava mudanças na organização típica ou na expressão da mutação também era chamado de “modificação”. Portanto, tanto a modificação em um indivíduo como a modificação na superestrutura historicamente determinada era o resultado de reações específicas às mudanças no ambiente (Schmalhausen, 1949, p. 4).

Os fatores ambientais atuavam durante o desenvolvimento dos indivíduos. As influências ambientais eram transformadas no interior do organismo por meio de respostas específicas. Durante esse processo, o organismo poderia desenvolver defesas contra as influências desfavoráveis. Desse modo, os fatores ambientais passariam a ser controlados pelo organismo. Essa relação poderia sofrer variações, dependendo do organismo e cada espécie reagiria às condições ambientais de modo particular (Schmalhausen, 1949, p. 2).

Porém, fatores ambientais com os quais o organismo não interagiu historicamente, não podiam produzir resposta adaptativa. Por exemplo, o raio X, substâncias químicas não usuais na alimentação ou diferentes intensidades de temperatura, umidade, concentração salina, entre outros. Ele aplicou o termo “morfose” às mudanças que não eram adaptativas. As morfoses surgiam como novas reações sem base histórica, quando o organismo encontrava um novo fator ambiental ou sofria mudança na norma de reação por causa de uma mutação. As morfoses eram instáveis, tendo sua expressão alterada com a mudança do ambiente. Ele citou como exemplo o caso de algumas mutações em *Drosophila*, que apresentavam reações opostas em diferentes temperaturas. Porém, as modificações adaptativas eram estáveis e sua expressão era semelhante nos diferentes indivíduos de uma espécie (Schmalhausen, 1949, pp. 3, 7-9).

Os fatores que os organismos não eram submetidos usualmente podiam produzir perturbações em sua estrutura e função. As respostas podiam ser tanto reações fisiológicas (rápidas e reversíveis) quanto reações morfogenéticas (reversíveis lentamente). Schmalhausen denominou as últimas de modificações morfológicas adaptativas (Schmalhausen, 1949, p. 3). Por exemplo: em *Primula sinensis* que apresentava flores brancas em temperatura ambiente e flores vermelhas quando submetida à temperatura de 30°C, as modificações eram reversíveis. O mesmo se aplicava ao camaleão que mudava de cor de acordo com o seu entorno. Schmalhausen denominou esses fenômenos de “reações fisiológicas”. O uso e desuso de órgãos seria lentamente reversível, como no caso de mudança do músculo devido a alguns tipos de esforço ou exercício. As modificações que ocorriam nos estágios iniciais do desenvolvimento e permaneciam ao longo da vida, como, por exemplo, a diferença de tamanho nos insetos causada pela diferença nutricional, durante o estágio larval, seriam irreversíveis (Schmalhausen, 1949, p.7). O que Schmalhausen considerou como modificações irreversíveis seriam o que atualmente consideramos como plasticidade fenotípica.

As modificações envolviam características únicas ou órgãos e diferiam em seu modo de reação, podendo ser uma resposta imediata (efeitos da temperatura) ou demorar um pouco para ocorrer como, por exemplo, o efeito da luz solar em algumas plantas (Schmalhausen, 1949, pp.5-6). Após um breve período de indução, a reação poderia ocorrer automaticamente sem sofrer a influência de fatores determinantes. Ele denominou esse fenômeno de “autorregulação” (Schmalhausen, 1949, p.6).

O autor introduziu o conceito de “norma de reação”. Para ele, as reações dependiam de fatores ambientais que ocorriam durante o desenvolvimento do indivíduo. Essas reações eram determinadas pelo genótipo. No entanto, elas iriam se manifestar nos descendentes somente se eles fossem expostos aos mesmos fatores ambientais. Caso isso não ocorresse, nem as reações e nem as modificações resultantes iriam se repetir. Schmalhausen explicou que a modificação individual não era herdada porque sua base hereditária não tinha sofrido mudança. Para que a modificação reaparecesse nos filhos a norma de reação tinha que mudar, ou seja, tinha que ocorrer uma mutação. Desse modo, as modificações seriam transmitidas, de maneira não discreta e não gradual, para todos os filhos e seriam herdadas por meio do gametoplasma (Schmalhausen, 1949, pp.4-5). Como podemos perceber aqui, Schmalhausen estava adotando a terminologia proposta por Weismann. Além disso, sua explicação sobre o surgimento das modificações relacionadas às condições ambientais é muito semelhante às ideias de Waddington, como veremos na próxima seção deste Capítulo. Contudo, a principal diferença entre elas é que Schmalhausen explicou que a mudança da norma de reação era devida à ocorrência de uma mutação.

Segundo Schmalhausen “as adaptações das modificações e sua estabilidade são o resultado da evolução em um dado ambiente externo” e “o conceito de norma de reação é essencial para compreender muitos problemas importantes em biologia” (Schmalhausen, 1949, p. 10).

Ele caracterizou o genótipo como sendo a sua própria norma de reação. Esta incluía as modificações adaptativas do organismo a diferentes ambientes. Quando a modificação adaptativa era completa, o genótipo possuía normas adaptativas que eram expressões particulares da norma de reação geral. Por outro lado, as modificações não adaptativas ou “morfoses” surgiam como novas reações sem base histórica, quando o organismo encontrava um novo fator ambiental ou sofria mudança na norma de reação por causa de uma mutação (Schmalhausen, 1949, pp.7-8).

Schmalhausen classificou os organismos em dois tipos: instáveis (*labile*) e estáveis. Nos organismos instáveis a morfogênese dependeria da influência das mudanças no ambiente externo. A variabilidade desses organismos refletiria essas influências ocasionais e iria mostrar um vasto leque de alterações. Já nos organismos estáveis, o desenvolvimento era independente de tais mudanças. Sua variabilidade refletiria a influência dos fatores internos como as mutações (Schmalhausen, 1949, p. 39). As formas instáveis apresentariam diferenças na variabilidade que era herdada e nos limites de intensidade da reação (Schmalhausen, 1949, p. 40).

Schmalhausen explicou que a estabilidade do sistema morfogenético poderia ser perdida devido à variação ambiental ou mutação. Porém, durante a evolução a estabilidade seria restabelecida pela ação contínua da seleção estabilizadora. Essa seleção produziria uma forma estável, a partir de mecanismos regulatórios. Isso protegeria a morfogênese normal contra possíveis distúrbios causados pelas mudanças ao acaso no ambiente externo e também contra pequenas variações nos fatores internos (mutação) (Schmalhausen, 1949, p. 78). Aqui ele empregou a expressão seleção estabilizadora no sentido usado pela genética, ou seja, a seleção que suprime os extremos da distribuição fenotípica.

Schmalhausen comentou que a modificação adaptativa na evolução tinha sido estudada por Charles Darwin. Contudo, depois de um tempo, essas questões tinham sido relacionadas a uma mera concessão desnecessária ao Lamarckismo²⁵, e deixadas de lado. No entanto, alguns pesquisadores como Conwy Lloyd Morgan (1852-1936), James Mark Baldwin (1861-1934) e outros, tinham mostrado a importância evolutiva das modificações

²⁵ Mais uma vez se referindo à herança de caracteres adquiridos.

adaptativas. Para Schmalhausen, embora o desenvolvimento da genética tivesse promovido a difusão dos conceitos neo-darwinianos, as modificações adaptativas não tinham sido incluídas nos fatores evolutivos.

Para ele, somente recentemente esse problema tinha sido resgatado por pesquisadores soviéticos que analisaram a questão de diferentes pontos de vista. No entanto, as adaptações evolutivas ainda não tinham sido estudadas em todos os seus aspectos. Ele se propôs a indicar uma direção para as futuras análises desse problema. Em suas palavras:

Primeiro, será mencionado o valor da instabilidade, ou a capacidade de modificações adaptativas, para a vida das espécies e para sua evolução. Então, atenção será voltada para as modificações que ocorrem durante mudanças no ambiente externo e na transição ativa em diferentes ambientes. Finalmente, mais uma vez será mencionado o valor das modificações adaptativas funcionais para o estabelecimento de novas diferenciações (Schmalhausen, 1949, pp. 197-198).

Segundo Schmalhausen a capacidade de realizar modificações adaptativas implicava em uma expansão do habitat de uma espécie ou mudança sazonal. Nesses casos, não ocorria uma adaptação a uma condição que o organismo já tinha entrado em contato antes, mas sim uma adaptação às condições atuais/diferentes de existência. As condições que eram encontradas esporadicamente poderiam se tornar, gradualmente, comuns ao organismo. Desse modo, a norma adaptativa, que previamente tinha uma importância secundária, poderia se tornar principal ou mesmo única. Esse tipo de adaptação orgânica acontecia de forma rápida, no tempo de uma geração, e era seguida por uma transformação hereditária do organismo. A transformação hereditária ocorreria como resultado da seleção estabilizadora. Nessas instâncias novas adaptações iriam surgir. O organismo responderia às variações no ambiente externo por meio de reações definidas. A capacidade para isso já teria sido adquirida durante a evolução precedente do organismo no ambiente variável (Schmalhausen, 1949, p. 200). Aqui Schmalhausen descreveu a seleção estabilizadora de uma maneira diferente da usual. Essa descrição é muito semelhante ao mecanismo de assimilação genética, descrito por Waddington, como veremos na próxima seção deste capítulo.

O resultado específico de uma reação é considerado estabilizador, quando uma dada modificação foi adquirida pela população inteira ao longo de várias gerações. A ação da seleção estabilizadora era baseada na vantagem seletiva da norma adaptativa (incluindo também as novas adaptações) (Schmalhausen, 1949, p. 204).

De acordo com George Gaylord Simpson (1902-1984), Schmalhausen se considerava um darwinista e os ataques que ele fez ao neo-Darwinismo (teoria sintética) foram somente da boca para fora. Após a publicação de *Factors of evolution* na URSS, Schmalhausen foi afastado das instituições científicas soviéticas e enquanto predominaram as ideias de Lysenko, não apareceram estudos dentro da linha que ele seguia (Simpson, 1949, pp. 322-323).

4.1.2 A recepção da tradução inglesa na ocasião de sua publicação

Quando a tradução inglesa foi publicada (*Factors of Evolution: the theory of stabilizing selection*), ela foi objeto de várias resenhas críticas. Iremos discutir os aspectos abordados em algumas delas (Simpson, 1949; A.R., 1949; Slatk, 1949; Glass, 1951).

No início de sua resenha de *Factors of evolution*, Simpson comentou sobre o “novo fator” (*new factor*) proposto por Baldwin²⁶. Mencionou que as ideias de Baldwin haviam sido adotadas por alguns autores como George Frantsevich Gause (1910-1986) e Schmalhausen²⁷. Ele explicou que por volta de 1935 alguns biólogos russos redescobriram o trabalho de Baldwin, e este foi a base para “uma nova tendência em biologia”, o que impulsionou a formação de uma nova escola da teoria evolutiva (Simpson, 1949, p. 322).

O fator evolutivo em questão tinha recebido vários nomes como: “seleção orgânica”, “seleção harmoniosa” e “seleção coincidente”. No entanto, Schmalhausen tinha se referido a ele como “seleção estabilizadora”. Simpson descreveu as ideias de Schmalhausen da seguinte maneira: as “modificações adaptativas, produzidas nos indivíduos pelas condições ambientais, podem tornar-se fixas e herdáveis através da seleção natural das mutações genéticas, tendendo a produzir os mesmos efeitos. Dessa maneira, os caracteres adquiridos podem ser substituídos por caracteres herdados, por meio de um processo compatível com a teoria genética moderna”. Na opinião de Simpson, seguidores dessa teoria podiam aceitar as evidências do

²⁶ Baldwin forneceu contribuições para a psicologia, psiquiatria e teoria da evolução. Apresentou suas ideias em *A new factor in evolution* (1896). Atualmente seu nome é relacionado ao “efeito Baldwin” (termo cunhado por Simpson em 1953). A seu ver, o comportamento poderia afetar a ação da seleção natural e facilitá-la em alguns casos. O resultado seria devido a um fator adicional que interagiu, mas não invalidou, o papel da seleção. O efeito Baldwin, atualmente, tem sido estudado nas questões de interação entre aprendizado e evolução. De acordo com Pigliucci, uma interpretação moderna do efeito Baldwin é que “a plasticidade fenotípica pode facilitar a evolução por seleção natural, dependendo da combinação particular da forma da norma de reação e da pressão de seleção em uma dada população” (Pigliucci & Müllerr, 2010, p. 366). Na próxima seção deste Capítulo daremos mais detalhes sobre a visão de Baldwin sobre o assunto.

²⁷ E também por Waddington, como veremos mais adiante.

neolamarckismo, as ideias de Lysenko e também aceitar os achados da genética ortodoxa (Simpson, 1949, p. 322).

Segundo Simpson, quando Schmalhausen discutiu problemas amplos e aspectos históricos gerais da evolução, ele não utilizou a seleção estabilizadora no sentido de desenvolvimento dos mecanismos regulatórios. Assim, o termo seria novo somente para os pesquisadores da teoria sintética da evolução que não pertencessem à União Soviética. Apesar disso, sua discussão sobre o assunto foi original e valiosa para a teoria evolutiva consistindo na ideia central do capítulo 3 (Simpson, 1949, p. 323).

Os dois primeiros capítulos seriam uma revisão dos tópicos de variabilidade e de genética de populações (Simpson, 1949, p. 323). Por outro lado, para Simpson o capítulo 4, apesar de trazer conceitos estimulantes e “*flashes de insights*” sobre temas como, taxas de evolução e história da vida, desapontou, pois em alguns momentos apresentou os fatos de modo inadequado. Isso fez com que o texto se tornasse “difuso e confuso” (Simpson, 1949, p. 324).

Simpson considerou o livro como um todo é de difícil compreensão dada a complexidade dos temas tratados. Entretanto, a maior parte dos problemas estava relacionada à semântica e à organização das ideias. Assim, esses problemas poderiam ter sido evitados tanto no original como na tradução. Mesmo com os cortes efetuados por Dobzhansky para eliminar repetições, o livro ainda apresentava repetições. Contudo, na opinião de Simpson, apesar das falhas, foi “importante e essencial para os estudantes de evolução” e a tradução para o inglês possibilitou o conhecimento de ideias estimulantes que deveriam ser valorizadas e avaliadas (Simpson, 1949, p. 324).

No mesmo ano apareceram mais duas resenhas críticas: Herman Slati (1949) e A.R. (1949). Na primeira, o autor comentou que o principal objetivo do livro foi dividir o papel da seleção natural em dinâmico e estabilizador²⁸. Ele criticou Schmalhausen por empregar uma bibliografia contendo apenas trabalhos desenvolvidos na União Soviética e somente até 1940. Além disso, considerou que o livro tinha um estilo obscuro e sua leitura era difícil. O leitor com conhecimento de taxonomia ou genética iria detectar muitos erros e inconsistências (Slati, 1949, p. 483). Slati incluiu as ideias de Schmalhausen dentro do arcabouço da genética mendeliana e comentou que ele discutiu separadamente sobre o papel do ambiente e

²⁸ Os fatores que tendiam a mudar o fenótipo médio de uma população eram considerados dinâmicos. Aqueles que tendiam a preservar a população dentro de um limite estreito de variação eram considerados estabilizadores. Schmalhausen deu mais atenção para o grupo de fatores de efeito estabilizador do sistema genético e morfológico dos organismos, que juntamente com a eliminação dos mutantes prejudiciais constituiu a base da seleção estabilizadora (Slati, 1949, p.483).

da hereditariedade no desenvolvimento. Apesar das críticas, considerou o livro importante, pois apresentou várias ideias que poderiam suscitar discussões (Slatis, 1949, pp. 483-484).

A. R. (1949), por sua vez, comentou que o livro foi escrito sob a perspectiva da morfologia e embriologia comparada, com ênfase na mecânica do desenvolvimento, sendo uma contribuição para a síntese geral (A.R., 1949, p. 192). Curiosamente, A.R. adotou uma posição bastante diferente de Slatis, considerando o livro como detalhado e de estilo claro, mas não de leitura fácil. Considerou ainda que ele era útil para entender os mecanismos que possibilitavam as mudanças evolutivas. Os pontos mais importantes tratados no livro foram: o papel das mutações; os fatores internos e externos que produziam estruturas herdáveis; a luta pela existência e a eliminação que resulta dela, sua intensidade e importância seletiva; estabilização da seleção e produção de genótipos tanto sob condições constantes como sob condições variáveis; o papel criativo da seleção; as manifestações evolutivas das mutações; origem benéfica e prejudicial das mutações e seu significado evolutivo; mecanismos reguladores e integrados da morfogênese; taxas de formação de novas estruturas e os fatores que as afetam; significado de processos evolutivos diretos (A.R., 1949, p.193).

Dois anos após as resenhas anteriores, foi publicada a resenha de Bentley Glass (1951). Nesta, o autor fez alusão à resenha feita por G.G. Simpson (1949) onde ele relacionou a origem do conceito central evolutivo de Schmalhausen, a “seleção estabilizadora”, ao “fator” enfatizado por Baldwin em 1902. A explicação do conceito seria que modificações repetidamente induzidas em indivíduos de uma dada espécie pelo meio, iriam, eventualmente, ser substituídas por mudanças hereditárias que produzissem as mesmas alterações no fenótipo (Glass, 1951, p. 384).

Contudo, segundo Glass, a “seleção estabilizadora” estaria relacionada à produção de mecanismos reguladores que eliminariam, por meio da seleção, as desarmonias e preservaria, assim, a norma ontogenética. Desse modo, na visão de Glass, o enfoque de Schmalhausen levaria inevitavelmente a um confronto com Trofim D. Lysenko²⁹ (1898-1976), o que de fato aconteceu em 1949 e que ocasionou a sua queda. Glass comentou ainda que apesar de Schmalhausen repudiar o neo-darwinismo, ele utilizava justamente o enfoque genético e neo-darwiniano para entender os problemas embriológicos e morfológicos (Glass, 1951, p. 384).

Diferentemente dos autores anteriores, Glass considerou que o capítulo 1 de *Factors of*

²⁹ As principais divergências entre Lysenko e Schmalhausen diziam respeito ao papel da seleção natural no processo evolutivo. Para Lysenko, a competição intraespecífica não desempenhava nenhum papel evolutivo. Uma espécie poderia se transformar em outra em apenas uma geração. Isso contrariava um dos principais pressupostos do “Darwinismo” de acordo com Schmalhausen. Após 1948, a visão de Lysenko tornou-se oficial na URSS, o que teve sérias implicações para Schmalhausen (Adams, 1988, pp.282-283)

evolution deveria ser levado em consideração, pois ele tratava da natureza da variabilidade individual (com base genética) e do papel de fatores internos e externos que poderiam modificar as “normas de reação”. Nesse caso, Schmalhausen mostrou um ótimo entendimento dos conceitos de genética, lidando bem com os dados, e enfatizou o conceito ontogenético primário, no qual as células e os organismos eram sistemas em equilíbrio dinâmico, porém estável, enquanto os genes estabeleciam a norma de reação em um dado ambiente. Variações no ambiente produziriam variações na ontogênese, mas variações na norma de reação “fornecem um fundamento não apenas para o desenvolvimento da espécie e diferenças raciais, mas também para o aparecimento do polimorfismo sazonal ou ecológico” (Schmalhausen, 1949 *apud* Glass, 1951, p. 384).

De acordo com Glass, a norma de reação e seus desvios, eram conceitos fundamentais para seleção natural e haviam aparecido anteriormente em Woltereck (1919) e Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958) em 1940 (Glass, 1951, p. 384).

Glass comentou que quando Schmalhausen se referiu aos vários tipos de mudanças evolutivas no capítulo 3, introduziu uma nova terminologia. No entanto, os mesmos conceitos já tinham sido tratados por Simpson e Bernhard Hensch (1900-1990). Em sua opinião, Schmalhausen se destacou por relacionar esses tipos de evolução às mudanças adaptativas, bem como por introduzir a norma adaptativa nas discussões dos efeitos da mutação no desenvolvimento (Glass, 1951, pp. 384-385).

No entanto, Glass concordou com Slatkine de que o livro não era de leitura fácil. Isso pode ser atribuído ao número escasso de exemplos e por ter um estilo compacto e pesado. Ele aventou a possibilidade desses problemas serem devidos, em parte, à inexperiência do tradutor. Contudo, não excluiu a responsabilidade do autor que apresentou algumas passagens obscuras e demonstrações circulares. Apesar das críticas, Glass considerou tratar-se de um livro sólido e sério que oferecia vários *insights* para os embriologistas e geneticistas (Glass, 1951, p. 385).

No ano de 1986, *Factors of evolution* teve uma segunda impressão com prefácio de David B. Wake. Em 1988, Mark B. Adams escreveu uma resenha crítica sobre essa reimpressão.

Adams comentou que desde a década de 1950, Schmalhausen foi reconhecido “na literatura biológica do Ocidente como um dos fundadores da teoria sintética da evolução” e esse reconhecimento foi devido ao livro *Factors of evolution*. Para ele, a reimpressão foi oportuna, pois apareceu em um momento de revisão e análise da teoria evolutiva clássica (Adams, 1988, p. 281).

Segundo Adams, a principal contribuição de Schmalhausen, para a síntese evolutiva, estava relacionada à morfologia clássica. Além disso, seus conhecimentos de genética e embriologia experimental também foram importantes para explicar evolução. Enquanto que no Ocidente a genética era vista como antagonista à embriologia e evolução e a embriologia experimental tornou-se estranha ao Darwinismo, Schmalhausen resistiu a essa tendência. Para ele, “nenhuma teoria poderia ser completa sem forma e desenvolvimento” e a anatomia e embriologia precisavam ser entendidas no contexto da evolução (Adams, 1988, p. 281).

De acordo com Adams, Schmalhausen se envolveu em uma controvérsia com Lysenko sobre o tema do livro (“natureza e significado da seleção na evolução”) e este último atacou o Darwinismo de Schmalhausen. Como Lysenko era bem articulado politicamente, sua visão tornou-se oficial até 1965 (Adams, 1988, pp.282-283).

Adams considerou que os cortes feitos por Dobzhansky no livro de Schmalhausen, vão além dos indicados. Ele teria excluído metade da primeira parte e mais de um terço da segunda. Assim, “Dobzhansky teria formatado o livro de Schmalhausen para se ajustar à função que ele (Dobzhansky) achou que o livro deveria desempenhar no ocidente” (Adams, 1988, p.283).

Na opinião de Adams, Schmalhausen foi um importante teórico evolucionista e seu trabalho retratou a evolução de modo sintético, orgânico e complexo, sob a perspectiva da morfologia e desenvolvimento. Nas últimas décadas, vários trabalhos deste autor vinham sendo reeditados e reavaliados pela comunidade científica russa, apesar de ignorados no ocidente. Adams espera que com a reimpressão, o trabalho de Schmalhausen tenha a atenção que merece (Adams, 1988, p. 284).

4.1.3 Impressões recentes sobre o livro de Schmalhausen

Em 2010, o livro de Schmalhausen foi traduzido do original russo para o alemão por Franz Steiner Verlag e editado por Uwe Hoßfeld, Lennart Olsson, Georgy S. Levit e Olaf Breidbach, sendo objeto de mais uma resenha crítica (Schoch, 2010).

Schoch vê Schmalhausen como alguém à frente de seu tempo que refletiu sobre as implicações de fenômenos como morfose, canalização, norma de reação e assimilação genética, temas que na época eram ignorados pela maioria dos pesquisadores (Schoch, 2010, p. 495).

Segundo Schoch, Schmalhausen foi um geneticista com base sólida em morfologia, com enfoque darwiniano sobre evolução e interesse em questões de hereditariedade, plasticidade e estabilidade das características fenotípicas. Focalizou sua atenção no “organismo como um todo”, sendo que integração e modularidade foram temas centrais no livro (Schoch, 2010, p. 495). Ele comentou:

O livro lida com três principais tópicos: a natureza dos fatores genéticos e ambientais, a resposta próxima do organismo para esses *inputs* e a estabilização final do fenótipo pela seleção com o efeito que certas características fenotípicas se tornariam mais independentes dos distúrbios (Schoch, 2010, p. 495-496).

Na década de 1940 a ideia de um fenótipo que era ‘tamponado’ contra perturbações genéticas e externas parecia enganosa. Além disso, para a Síntese Moderna o genótipo era muito mais importante, sendo o fenótipo considerado um epifenômeno³⁰, totalmente dependente do código genético. Em contraste a essa visão, Schmalhausen via o fenótipo como um “sistema cibernético não linear” caracterizado por limiares que definiam caminhos morfogenéticos divergentes (Schoch, 2010, p. 495).

Schoch também chama a atenção para outro tema que foi abordado no livro, a norma de reação de Richard Woltereck (1877-1944) em 1909. Considera que muitos pontos de vista de Schmalhausen sobre norma de reação são consistentes com o que os estudantes pensam atualmente sobre o tema. Menciona que as ideias dele foram desenvolvidas em paralelo às ideias de Waddington. Schoch caracteriza o pesquisador russo como gradualista e contrário às teorias ortogenéticas (Schoch, 2010, p. 496).

Concordando com as resenhas anteriores, Schoch considera que o abandono “forçado” das pesquisas de Schmalhausen em 1948, no auge de sua carreira, foi devido às razões políticas. Acredita que *Factors of evolution* é uma das poucas obras que merecem esse título, pois consiste em uma verdadeira síntese. Mesmo com publicações atuais sobre norma de reação, modularidade, robustez e evo-devo, o livro “ainda é único em seu foco sobre integração do organismo e desenvolvimento ecológico evolutivo. Ele constitui uma tentativa de ampliar as bases da teoria evolutiva, sem abandonar os conceitos chave de Darwin”. Além disso, considera que o livro oferece muitos *insights* e ideias, constituindo uma leitura obrigatória para os interessados em evolução, fenótipos, variação, desenvolvimento e morfologia (Schoch, 2010, p. 496).

³⁰ Epifenômeno é um fenômeno secundário, que acompanha outro e é considerado causado por ele.

4.1.4 Algumas considerações

Como foi discutido nesta seção, para Schmalhausen, tanto os fatores internos quanto os externos poderiam causar mudanças nos organismos. Para ele ambos eram relevantes. Embora outros estudiosos já tivessem levado em conta esta distinção, conferiram uma maior importância na produção de mudanças evolutivas a um deles.

Consideramos que sua contribuição mais relevante para o assunto desta tese foi a introdução do termo “seleção estabilizadora” que ele aplicou a dois contextos diferentes. Um correspondendo à ideia moderna de seleção que suprime os extremos da distribuição fenotípica que já havia aparecido em outros pesquisadores. O outro, de caráter inovador, para referir-se ao processo de estabilização da própria norma de reação.

Schmalhausen explicou que os organismos eram expostos a uma variedade de ambientes. Assim, distintas normas de reação de um genótipo eram expostas à seleção natural. Ele considerou que a norma de reação poderia acompanhar a mudança ambiental (mudança climática ou migração para novo ambiente). Parte da velha norma de reação seria exposta para seleção e evoluiria devido à mutação acumulada. A outra parte da norma de reação seria moldada pela seleção natural. Esse processo alteraria a norma de reação de um genótipo gradualmente. A nova norma seria estabilizada, produzindo um novo fenótipo. Novas mutações também poderiam ocorrer durante o processo de evolução da nova norma de reação ou durante a estabilização.

A análise do livro mostrou que embora Schmalhausen não tenha usado a expressão “plasticidade fenotípica”, é possível encontrar várias ideias relacionadas a esse fenômeno. Sua concepção de “norma de reação” é similar àquela proposta por Woltreck. No entanto, ele foi mais além, pois relacionou a norma de reação aos componentes ecológicos e de desenvolvimento, aproximando-se mais do conceito de norma de reação do desenvolvimento elaborado posteriormente por alguns pesquisadores.

Apesar de Schmalhausen não ter usado a expressão plasticidade fenotípica, o termo plasticidade apareceu em várias partes de *Factors of evolution*. Em suas palavras: “A plasticidade de uma espécie é evidência de sua capacidade para evolução. Essa capacidade pode ser utilizada somente sob condições definidas. A seleção natural sempre age somente nos fenótipos que existem e não nas suas potencialidades” (Schmalhausen, 1949, p. 124). Algumas vezes o autor empregou a expressão “plasticidade evolutiva”. Diante disso, podemos perceber que ele usou o termo como se a plasticidade fosse uma propriedade que permitia a evolução.

O livro de Schmalhausen, na época de sua publicação ou mesmo posteriormente, recebeu tanto críticas quanto elogios. Na maioria das resenhas examinadas, ele foi

considerado um livro de difícil compreensão, pois apresentou temas complexos. Além disso, para alguns apresentava um estilo obscuro, compacto e pesado, o que tornava a leitura difícil. Outra crítica recebida dizia respeito às referências bibliográficas apresentadas. Nelas foram mencionados praticamente trabalhos desenvolvidos apenas na URSS e somente até 1940. Por outro lado, a maioria dos autores considerou *Factors of evolution* uma obra importante, pois discutiu questões evolutivas levando em conta a morfologia e o desenvolvimento, retratando a evolução de modo sintético e orgânico.

Consideramos que apesar de não propiciar uma leitura fácil, o livro é detalhado com um estilo que permite o entendimento das explicações do autor para as mudanças evolutivas. No entanto, seria melhor se dispuséssemos da obra como um todo para nossa análise, mesmo que encerrasse repetições.

4.2 AS CONTRIBUIÇÕES DE CONRAD H. WADDINGTON

Durante sua carreira, o embriologista e biólogo teórico inglês, Conrad H. Waddington dedicou-se ao estudo do desenvolvimento, paleontologia, genética e filosofia. Em 1926 graduou-se em Ciências naturais com ênfase em Geologia, na Universidade de Cambridge (UK). Iniciou seu doutorado em paleontologia, estudando a estrutura dos amonites³¹. Recebeu seu título de doutor somente em 1930, após publicar o resultado de suas pesquisas.

Em 1929, obteve uma bolsa de pesquisa para desenvolver atividades no *Strangeways Laboratory*, situado nas imediações de Cambridge (Reino Unido). Nessa época, ele já estava familiarizado com o resultado das pesquisas embriológicas desenvolvidas na Alemanha, como, por exemplo, as que tratavam do “organizador”³². Investigou o desenvolvimento embrionário inicial em vertebrados superiores (aves e mamíferos). Publicou vários artigos mostrando a existência de um organizador nesses animais (Robertson, 1977, pp. 577-578; Slack, 2002, p. 890).

Além da pesquisa embriológica desenvolvida durante a década de 1930, Waddington interessou-se pela genética. Em 1939, foi para os Estados Unidos e trabalhou com *Drosophila* no *Institute of Technology* (Califórnia) ao lado de Alfred Henry Sturtevant (1891-1970) e Theodosius H. Dobzhansky (1900-1975).

³¹Os amonites são moluscos cefalópodes que viviam no interior de conchas em espiral. Essas conchas eram constituídas de carbonato e se assemelhavam as do náutilo atual. Eles surgiram no período Devoniano, quando se diversificaram em uma variedade de formas durante a era Mesozóica, sendo abundantes em todos os mares. Foram extintos no final do Cretáceo.

³² O “organizador” é uma região que se forma nos estágios embrionários iniciais. Ela tem a propriedade de induzir um segundo eixo embrionário, ou seja, um segundo corpo completo (Slack, 2002, p. 890).



C.H. Waddington.

Figura 11. Conrad Hal Waddington.

Fonte: <https://ecomorph.files.wordpress.com/2014/05/figure-24.jpg>

Em 1940, publicou o livro *Organisers and genes* (Organizadores e genes). Nele apresentou os conceitos de “competência”³³ e “paisagem epigenética” (*epigenetic landscape*)³⁴ (Figura 12) (Slack, 2002, pp. 891-892).

Durante a Segunda Guerra Mundial, quando trabalhou para o *Royal Air Force Coastal Command*, Waddington utilizou um novo método de modelagem matemática. Um ano antes da assinatura do armistício, mudou-se para Edimburgo para assumir o cargo de diretor de um recém-criado instituto de pesquisa em genética animal (Robertson, 1977, p. 580; Slack, 2002, p. 893).

A partir da década de 1940, Waddington dedicou-se à investigação do fenômeno da assimilação genética, sobre o qual trataremos no presente capítulo. No entender desse autor, a assimilação genética é um mecanismo darwiniano que permite que certas características adquiridas sejam herdadas.

Em 1957, publicou o livro *The strategy of the genes* (A estratégia dos genes). Nele descreveu a paisagem epigenética mais detalhadamente. Nos anos seguintes, dedicou-se ao estudo e difusão da biologia teórica (Slack, 2002, p. 894).

4.2.1 A assimilação genética

Antes de discutir acerca das concepções de Waddington sobre a assimilação genética é importante comentar que ideias relacionadas a essa concepção já haviam aparecido anteriormente. De acordo com Brian K. Hall, uma dessas ideias foi a seleção orgânica (ou Efeito Baldwin). Ela foi proposta independentemente em 1896 por Baldwin e por Morgan. Além dessa, um mecanismo similar foi proposto por Henry Fairfield Osborn (1857-1935) meses depois. Algumas modificações dessas ideias ainda apareceram em Schmalhausen (ver seção 4.1 do presente capítulo). Mais recentemente, Ryuishi Matsuda (1982, 1987) ofereceu uma explicação para evolução em diferentes ambientes e Mary Jane West-Eberhard (1986) relacionou essas ideias à especiação (Hall, 2001, p. 215-216).

³³ Competência é a propriedade de células ou tecidos reagirem a um sinal de indução.

³⁴ A paisagem epigenética foi comparada por Waddington ao rolar de uma bola em uma paisagem. Simboliza o desenvolvimento através do tempo. A ocorrência de perturbações ambientais pode provocar o desvio da bola de um caminho de desenvolvimento para outro. A assimilação genética atuaria como um processo evolutivo para aumentar os cumes dessa paisagem. Desse modo, ao longo do tempo, seriam necessárias mais perturbações para alterar a trajetória da bola, ou seja, do desenvolvimento (Waddington, 1957, pp. 29-31). Apesar dessa concepção ser derivada da paisagem do *fitness* de Sewall Wright (1889-1988), é considerada uma contribuição original para a biologia do desenvolvimento (Slack, 2002, p. 893).

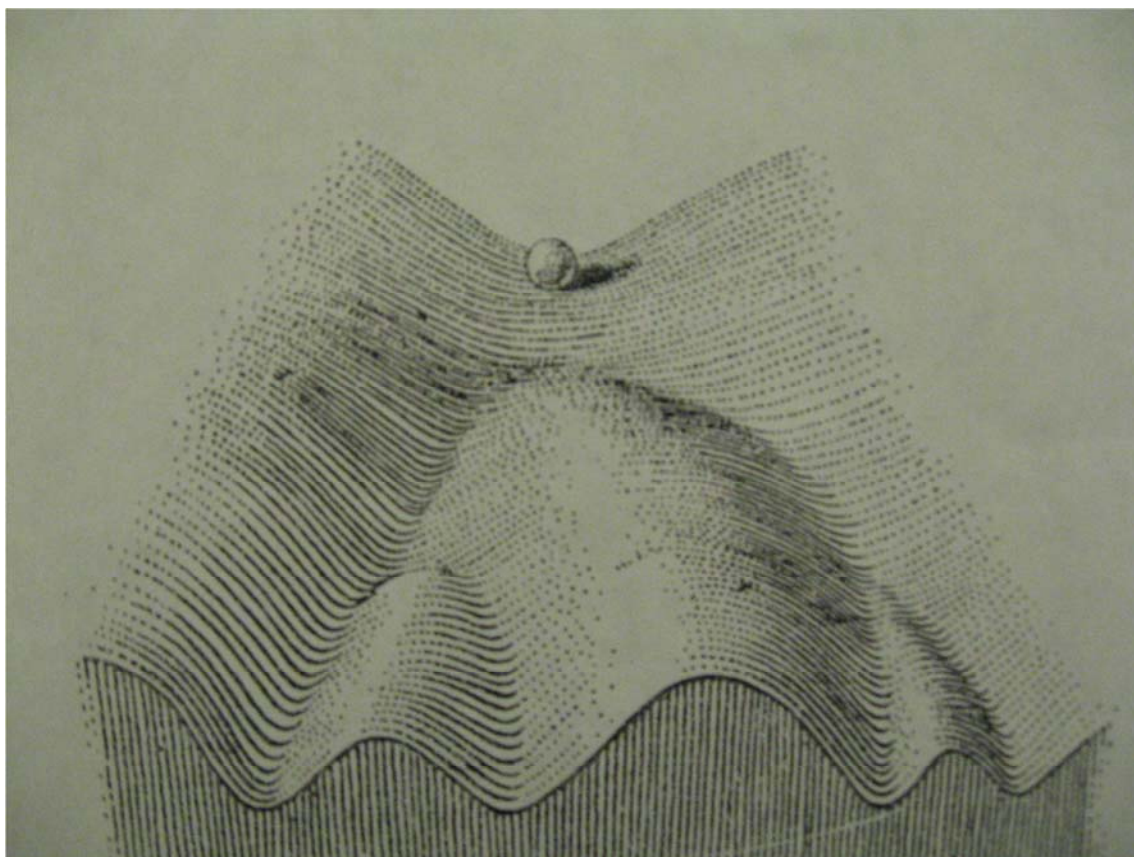


Figura 12. Parte de uma paisagem epigenética. O caminho seguido pela bola corresponde à história do desenvolvimento de uma parte particular do ovo. Inicialmente existe a possibilidade de a bola ir para a direita ou para a esquerda. Ao longo do caminho escolhido, existe uma segunda alternativa; ao longo do caminho da esquerda, o principal canal continua para a esquerda, mas há um caminho alternativo que, entretanto, pode somente ser alcançado acima de um limiar.

Fonte: Waddington, 1957, p. 29.

Comentaremos brevemente sobre as principais ideias de Baldwin. Posteriormente, algumas considerações e relações serão feitas entre Baldwin, Schmalhausen, West-Eberhard e Waddington.

O filósofo e psicólogo³⁵ norte americano Baldwin não estava satisfeito com as explicações darwinistas ou lamarckistas para os fenômenos biológicos. Diante disso, ele procurou trabalhar sob um ponto de vista diferente. A seu ver, os indivíduos de uma mesma geração eram plásticos e podiam se adaptar a seus ambientes. Mas os caracteres adquiridos não eram herdados (Baldwin, 1896, p. 447). Ele acreditava que a seleção natural atuava sobre “as variações em direção à plasticidade” (Baldwin, 1902, p. 37). Discutia o papel da plasticidade no comportamento e na aprendizagem, mas não excluiu a possibilidade do fenômeno ocorrer em outras situações (Hall, 2001, p. 217; Crispo, 2007, p. 2470).

Introduziu o conceito de “acomodação”³⁶ que se aplicava às mudanças fenotípicas não herdáveis que ocorriam em resposta aos estímulos ambientais. Isso permitia que o organismo sobrevivesse por mais tempo (Baldwin, 1896, p. 445).

Passaremos agora a discutir as concepções de Waddington. Inicialmente, ele se interessou pelo fenômeno conhecido na época como “adaptação pseudoexógena”. Um exemplo desse fenômeno era a existência de calosidades proeminentes na pele da região ventral do avestruz. Acreditava-se que essas calosidades fossem produzidas pela fricção constante que a ave fazia ao sentar-se. Contudo, foi constatado que elas não surgiam durante a vida do animal, mas eram produzidas durante o desenvolvimento embrionário e já se apresentavam no momento da eclosão do ovo. Na época, discutia-se se o atrito entre a pele ventral dos avestruzes ancestrais com o solo teria acarretado uma mudança em seus genes, o que faria com que as calosidades fossem produzidas espontaneamente. Foi essa problemática que levou Waddington a se dedicar à investigação da assimilação genética.

Devido às dificuldades em trabalhar com o avestruz, Waddington escolheu um material experimental mais favorável, no caso *Drosophila*. Ele explicou:

Quando comecei a fazer experimentos sobre a evolução em *Drosophila*, nas décadas de 1940 e 1950, tratei aquele inseto como um sistema de desenvolvimento. Por manipular o ambiente no qual ele se

³⁵ Estudioso da mente e do comportamento.

³⁶ O termo acomodação ainda é utilizado, mas foi desdobrado em componentes genético e fenotípico (West-Eberhard, 2003, 2005). A acomodação fenotípica é equivalente à acomodação de Baldwin, exceto que ele se refere apenas às mudanças induzidas pelo ambiente e a primeira também se refere às mudanças genéticas. A acomodação genética é similar ao conceito de mudança genética adaptativa, sendo uma mudança na frequência gênica devido a seleção sobre a regulação, forma e assimetria de uma nova característica (West-Eberhard, 2003, p. 142).

desenvolvia fui capaz de descobrir o novo processo de assimilação genética. Assim, minha inclinação particular em evolução – com ênfase na importância do desenvolvimento do fenótipo, que não era usual na época – foi uma derivação bastante direta da metafísica whiteheadiana³⁷ (Waddington, 1975 *apud* Robertson, 1977, p. 597).

De acordo com Waddington, mudanças morfológicas qualitativas podiam ser produzidas por um tratamento externo, mas a capacidade de responder ao tratamento era uma variável quantitativa que dependia de muitos *loci* gênicos. Se o tratamento fosse aplicado e muitos indivíduos mostrassem o efeito morfológico, então por meio da seleção natural esse grupo poderia produzir uma população em que a mudança morfológica iria surgir de maneira espontânea sem o tratamento. Ele discutiu essas e outras questões em um artigo principalmente teórico. Ele comentou inicialmente:

A batalha travada durante tanto tempo entre as teorias de evolução defendidas por um lado pelos geneticistas e do outro pelos naturalistas, tem sido fortemente favorável nos anos recentes aos primeiros. Poucos biólogos atualmente duvidam que a investigação genética tenha revelado, em qualquer proporção, as mais importantes categorias da variação hereditária. A teoria ‘naturalista’ clássica – a herança de caracteres adquiridos – tem sido geralmente relegada a um segundo plano, pois o modo como foi proposta anteriormente apresenta um tipo de variação hereditária que não está fundamentada por evidências adequadas (Waddington, 1942, p. 563).

Waddington desejava obter esclarecimentos sobre a herança dos caracteres adaptativos. Como a herança de caracteres adquiridos havia sido deixada de lado pela síntese, restava apenas a explicação da seleção natural que filtraria as mutações que ocorriam ao acaso. Contudo, ele não se satisfazia com essa explicação. Sugeriu que por meio dos processos de desenvolvimento seria possível compreender como os genótipos dos organismos em evolução poderiam responder ao ambiente de uma maneira coordenada (Waddington, 1942, p. 563).

Considerou que havia três maneiras de explicar o fenômeno da adaptação pseudoexógena, citada anteriormente. Para os “lamarckistas”, as calosidades seriam explicadas pelos efeitos do uso e desuso. Para os selecionistas, as calosidades seriam produzidas por um gene. A terceira explicação seria que nos “membros ancestrais da cadeia evolutiva, as calosidades eram formadas como resposta à fricção externa, mas que durante o curso da evolução o estímulo ambiental foi

³⁷ Alfred North Whitehead (1861-1947), filósofo britânico, tem seu nome relacionado à escola da filosofia do processo que identifica a realidade metafísica em meio à mudança e ao dinamismo. Suas ideias são atualmente aplicadas a várias disciplinas como ecologia, teologia, educação, física, dentre outras. Estava interessado em estudar a realidade da percepção dos objetos e as relações entre eles (Slack, 2002, p. 890).

sendo suplantado por um fator genético interno”. Foi pela última explicação que Waddington optou e procurou testar experimentalmente (Waddington, 1942, p. 563).

Para Waddington havia algumas condições necessárias para a ocorrência do fenômeno. A primeira seria que a capacidade de responder a um estímulo ambiental externo por meio da reação do desenvolvimento estaria sob o controle genético. A segunda seria que as reações do desenvolvimento seriam canalizadas³⁸, isto é, seriam ajustadas de modo a resultar em pequenas variações (Waddington, 1942, p. 563).

Waddington acreditava que a canalização poderia ocorrer quando a seleção natural favorecesse algumas características durante o desenvolvimento. O ambiente poderia influenciar de várias maneiras o sistema de desenvolvimento. Ele poderia ser tanto um mecanismo interruptor como um fator que poderia modificar seu caminho. O mais comum seria o efeito ambiental produzir a modificação de um caminho de desenvolvimento já existente (Waddington, 1942, p. 564-565). Por outro lado, a resposta adaptativa a um estímulo ambiental seria controlada geneticamente pelo organismo. Essa resposta adaptativa poderia ser fixada em vários passos sem a ocorrência de mutação (Waddington, 1942, p. 565).

Waddington testou suas ideias experimentalmente. Utilizou estímulos ambientais não usuais para produzir fenocópias³⁹, ou seja, para reproduzir o mesmo efeito morfológico de mutantes conhecidos. Ele criou linhagens de *Drosophila* durante várias gerações, submetendo-as a diferentes tipos de tratamento.

Em um primeiro experimento, Waddington submeteu as moscas da fruta, que estavam no estágio de pupa, à temperatura de 40°C, durante quatro horas. Observou a produção da fenocópia *crossveinless* (que apresentava a ausência da veia transversal na asa) (Figura 13) Isso ocorreu em 40% das pupas. A seguir, montou duas linhagens para o experimento de seleção: uma formada por casais que apresentavam a fenocópia e outra com casais normais (contra a formação da fenocópia). Percebeu a ocorrência de rápidas mudanças em ambas as direções da seleção. Essas ocorreram principalmente após a quinta geração (Waddington, 1952a, p. 278).

³⁸ Waddington propôs o termo canalização para explicar o fato de um organismo ser capaz de produzir sempre as mesmas características (fenótipo) mesmo com as variações externas ou internas. Ele exemplificou o fenômeno de canalização usando a trajetória de uma bola rolando ao longo de uma região de montanhas e vales. Com o passar do tempo, a bola acaba sendo levada (canalizada) para a região de vale. Os vales seriam os canais, para os quais o desenvolvimento embrionário seria direcionado. Um vale na paisagem representa um conjunto de trajetórias similares no espaço. A ideia de canalização indica que muitas trajetórias existem como grupos, ou seja, uma pequena perturbação externa ou interna não afetaria o caminho que a bola fosse seguir (Slack, 2002, pp. 892-893).

³⁹ Em seus experimentais, Waddington seguiu a ideia de fenocópia de Richard Benedict Goldschmidt (1878-1958) de 1940. Fenocópia foi definida como um fenótipo produzido por um estímulo ambiental cujo resultado seria semelhante ao produzido por uma mutação genética (Pigliucci e Murren, 2003, p. 1456). Waddington utilizou o termo para se referir aos fenótipos que ele estudou: *crossveinless* e *bithorax* (Waddington, 1952a,b; 1953a,b; 1956).

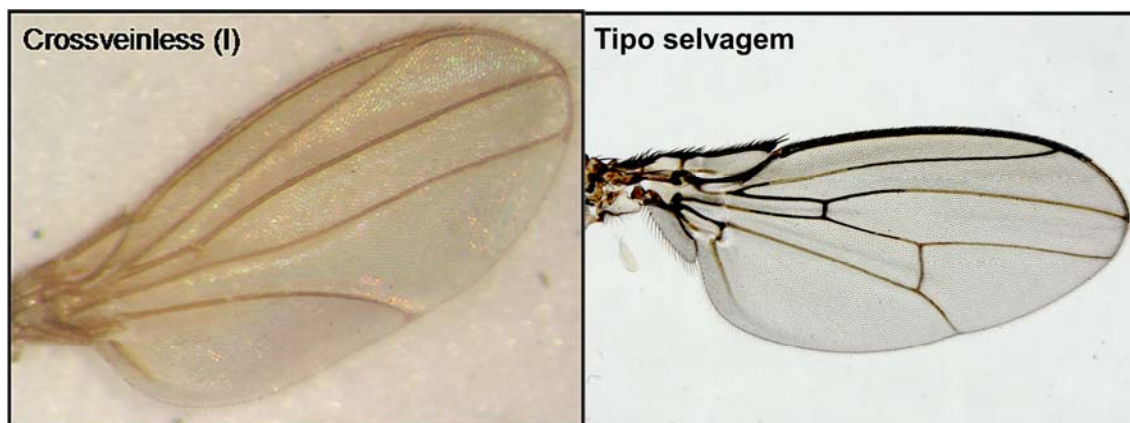


Figura 13. Asa da esquerda, fenótipo *crossveinless*. Asa da direita, fenótipo selvagem.

Um ponto importante desse experimento foi que a partir da 12ª geração (Figura 14), as moscas apresentaram o fenótipo *crossveinless* mesmo entre os indivíduos que não haviam sido submetidos ao estímulo da temperatura. O cruzamento desses indivíduos entre si, em temperatura normal, produziu moscas *crossveinless*. Waddington concluiu que durante a seleção, ocorreu a formação da constituição genética. Por essa razão, mesmo em condições normais, o fenótipo *crossveinless* foi produzido. No entanto, como a porcentagem dessa constituição fenotípica nunca ultrapassou 80%, ele não a considerou totalmente penetrante⁴⁰ (Waddington, 1952a, p. 278).

As evidências obtidas por Waddington na maioria dos experimentos realizados, levaram-no a concluir que as linhagens selecionadas apresentavam uma resposta em relação ao desenvolvimento mesmo na ausência do estímulo.

O estilo dos artigos de Waddington é extremamente claro, seus experimentos e metodologia são descritos em detalhes. Por exemplo, a caracterização da assimilação genética. Por outro lado, ele se referia às críticas recebidas respondendo algumas delas e modificando alguns experimentos em atenção a elas. Mesmo seus críticos reconhecem a qualidade de seu trabalho.

Uma resenha crítica ao artigo de Waddington (1952a) foi publicada no mesmo periódico alguns meses depois (Begg, 1952). Michael Begg (Begg e Packman, resultados não publicados) havia feito um experimento similar ao de Waddington. No entanto, ele observou que um estoque homozigoto havia expressado o fenótipo *antennaless*, com penetrância de quase zero a completa, mesmo em condições normais. De acordo com Begg, a principal diferença entre seu experimento e o de Waddington foi que o seu (com *antennaless*) foi realizado em condições normais e o de Waddington em condições anormais de vida. Ele sugeriu que as duas situações seriam paralelas (Begg, 1952, p. 625).

⁴⁰ A penetrância se refere à capacidade que determinado genótipo tem de se manifestar em seus portadores. É a porcentagem de indivíduos com determinado alelo (dominante ou recessivo) que exibem o fenótipo correspondente.

Begg criticou a terminologia (“caráter adquirido”) utilizada por Waddington. A seu ver, os resultados obtidos por Waddington podiam ser explicados em termos de seleção de genótipos submetidos à alta temperatura. Não se tratava, portanto, de um caráter adquirido. Em suas palavras: “Parece, portanto, muito mais confundir do que esclarecer a questão da herança de caracteres adquiridos, se o termo é usado em conexão com tais experimentos como aqueles [de Waddington]” (Begg, 1952, p. 625).

Waddington (1952b) replicou que o experimento de Begg com *antennaless* não oferecia nenhum paralelo a seu experimento, como Begg havia sugerido. Além disso, não levava a uma conclusão semelhante à sua, pois, em seu experimento, o fenótipo *crossveinless*, que havia se desenvolvido devido ao tratamento com alta temperatura, continuou se desenvolvendo mesmo na ausência desse estímulo. (Waddington, 1952b, p.625).

Em relação ao uso da expressão “caráter adquirido”, Waddington comentou que todos os caracteres podem ser considerados adquiridos, pois todos dependem do ambiente e do genótipo. Ele explicou que convencionalmente a expressão era usada para se referir a um caráter não usual das espécies, formado quando elas se desenvolviam em um ambiente diferente. A questão a ser investigada era se esse caráter poderia ser herdado e em caso positivo qual seria o processo envolvido. Esclareceu que seu experimento levava à conclusão de que o caráter *crossveinless* se desenvolvia mesmo na ausência do estímulo ambiental (Waddington, 1952b, p.625).

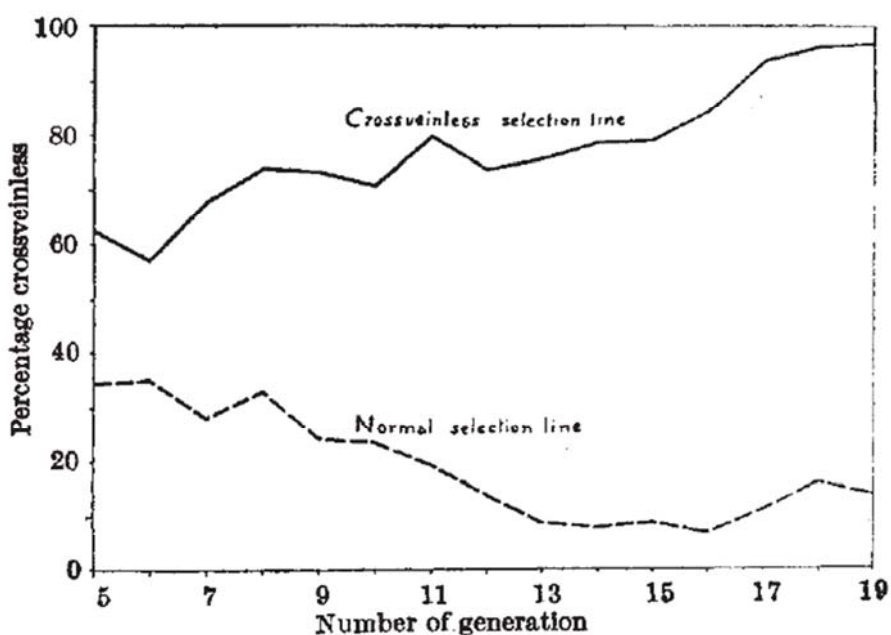


Figura 14. Progresso da seleção para e contra a formação da fenocópia *crossveinless*, da 5ª geração em diante, o choque de temperatura sendo aplicado na pupa de 21 a 23 horas de idade.

Fonte: Waddington, 1952a, p. 278.

Anos mais tarde, Waddington (1953a) retomou as ideias apresentadas anteriormente (Waddington, 1942). Ele enfatizou que quando um animal era colocado em circunstâncias não usuais, ele podia reagir de uma maneira adaptativa. O desenvolvimento do caráter adaptativo poderia ser canalizado e continuar aparecendo mesmo se o animal fosse submetido a condições normais. Procurou testar se o mecanismo (canalização) permitiria que uma característica adquirida pudesse ser “assimilada” pelo genótipo e surgisse independentemente de qualquer estímulo ambiental, de modo análogo à “seleção estabilizadora” de Schmalhausen (1949) (Waddington, 1953a, p. 118). Em suas palavras: “Eu estava decidido a selecionar uma linhagem de *Drosophila melanogaster* devido à sua capacidade de formar uma fenocópia em resposta a alguns estímulos ambientais definidos”. (Waddington, 1953a, p. 118).

Assim, ele procurou testar experimentalmente se o caráter poderia ser assimilado geneticamente e favorecido pela seleção, independentemente de ser vantajoso ou não, em condições naturais. Optou novamente pelo caráter *crossveinless*.

Iniciou os cruzamentos experimentais utilizando duas linhagens de seleção: *upward* (moscas que exibiam o efeito *crossveinless*⁴¹ após o tratamento) e *downward* (moscas com asas normais). Percebeu que havia ocorrido uma ampla gama de variações dessa fenocópia (Figura 15). Nas primeiras gerações, as respostas foram irregulares. A partir do cruzamento entre moscas normais, nasceu uma menor quantidade de *crossveinless* do que do cruzamento entre moscas *crossveinless* (Waddington, 1953a, pp. 118- 119).

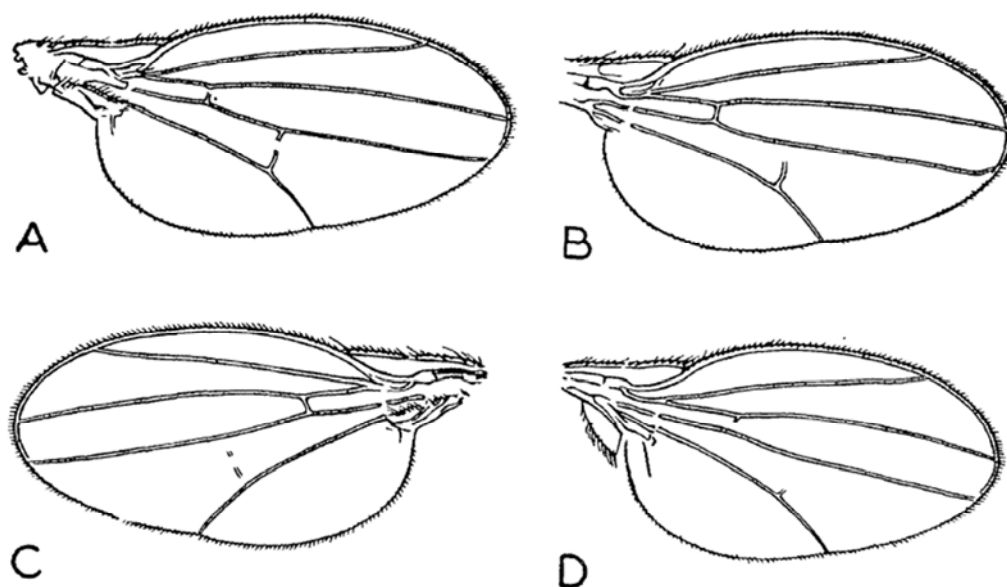


Figura 15. Quatro asas *crossveinless*: *a* série 4, *b* série 3, *c* série 2, *d* série 1.
Fonte: Waddington, 1953a, p. 119.

⁴¹ O critério adotado para considerar a mosca como *crossveinless* consistiu na apresentação de qualquer distúrbio na veia transversal posterior (Waddington, 1953a, p. 118).

Os resultados encontrados por Waddington levaram-no a concluir que a seleção para a resposta a um estímulo ambiental produziu linhagens com fenótipos anormais mesmo na ausência do estímulo (Waddington, 1953a, p. 123). Moscas *crossveinless* nasceram somente quando o estoque original recebeu o estímulo anormal, ou seja, alta temperatura no estágio de pupa. Nesse caso, ele considerou que o caráter havia sido adquirido. Nos cruzamentos com linhagens derivadas do estoque de seleção *upward*, criadas em condições normais de temperatura, o caráter *crossveinless* apareceu sem a presença do estímulo. Nesse caso, ele considerou que o caráter foi herdado. Waddington procurou explicar esses resultados não somente a partir da seleção de uma mutação ao acaso, mas pela diversificação de muitos genes do genótipo fundador do caráter *crossveinless*. Acrescentou ainda que havia encontrado evidências de segregação poligênica. No entanto, os experimentos realizados não trouxeram esclarecimentos sobre a origem dessas diferenças gênicas (Waddington, 1953a, pp. 123-124).

O autor estava consciente de algumas limitações dos seus experimentos. Por exemplo, eles não traziam informações sobre o que ocorre com uma espécie durante sua evolução. No entanto, podiam trazer alguns esclarecimentos sobre os processos envolvidos na mudança evolutiva (Waddington, 1953a, p. 124). Ele concluiu que o desenvolvimento do fenótipo *crossveinless* corroborava a hipótese de assimilação genética. A seleção não apenas aumentou a frequência do caráter, mas também estabilizou seu desenvolvimento (Waddington, 1953a, p. 125).

Em outro artigo publicado no mesmo ano, Waddington supôs que o mecanismo de assimilação genética seria um dos fatores envolvidos na seleção natural, pois sua propriedade é sempre fenotípica, ou seja, é o produto da interação entre genótipo e ambiente (Waddington, 1953b, p. 386). Ao se referir às relações entre a seleção natural e o estabelecimento de sistemas de desenvolvimento canalizado ou tamponado, fez referência à expressão “seleção estabilizadora”, terminologia proposta por Schmalhausen (1949). Porém, explicou que não adotaria esta terminologia porque Schmalhausen não havia feito a distinção entre a seleção estabilizadora e a seleção normalizadora. Sugeriu o emprego da expressão “seleção canalizadora” (*canalizing selection*) (Waddington, 1953b, p. 387).

Considerando que por meio da assimilação genética era possível explicar alguns tipos de evolução de adaptação que antes não tinham explicação, Waddington passou a investigar a assimilação genética relacionada a outros caracteres. Analisou a modificação *bithorax* (Figura 16), em *D. melanogaster*. Esta era produzida pelo tratamento do embrião jovem com éter, conforme estudado por Gloor (1947) e envolvia a modificação da aparência normal da mosca adulta, principalmente na região do metatórax. Essa região normalmente desenvolvia halteres,

mas no caso *bithorax*, ela se modificava e desenvolvia estruturas semelhantes ao mesotórax, incluindo asas (Waddington, 1956, p. 1).

Waddington expôs os ovos de *Drosophila* ao vapor de éter durante 25 minutos à temperatura de 25°C. Ao atingir a fase adulta as moscas foram classificadas em “selvagem” e “*bithorax*”. Foram então realizados dois tipos de experimentos. No primeiro, machos e fêmeas com o fenótipo *bithorax* foram cruzados por várias gerações, caracterizando a seleção *upward*. No segundo, foram cruzados machos e fêmeas do tipo selvagem, caracterizando a seleção *downward*. Foram feitas duas réplicas para cada tipo experimental: Experimento 1: seleção *upward* e seleção *downward*; Experimento 2: seleção *upward* e seleção *downward* (Waddington, 1956, p. 2).

Na primeira geração do experimento 1, nasceram 24,5% de fenocópias *bithorax* e no experimento 2 48,8%. No entanto, nas gerações posteriores, principalmente na seleção *upward*, nasceram poucas fenocópias. Waddington relacionou o ocorrido a uma falha da pupa em emergir. Além disso, nesse tipo de seleção ocorreu a expressão de diferentes tipos da fenocópia *bithorax*, desde casos extremos até mais brandos. Por outro lado, na seleção *downward*, nas gerações seguintes, o número de fenocópias reduziu e a grade de expressão diminuiu, tendo também falha na emergência das pupas (Waddington, 1956, pp. 2-3).



Figura 16. Mosca esquerda – fenótipo normal. Mosca direita – fenótipo *bithorax*.

Fonte: <http://www.docstoc.com>

No experimento 2, por volta da oitava geração da linhagem de seleção *upward*, uma mosca cujo ovo não havia sido tratado apresentou um aumento nas dimensões de seus halteres. Na geração seguinte foram encontradas mais dez moscas nessas condições. Essas moscas com os alteres aumentados foram cruzadas. Iniciou-se uma linhagem de seleção chamada He, criada em condições normais. Após analisar a progênie decorrente dessa linhagem, Waddington sugeriu que esse efeito (He) foi causado por um único gene dominante com efeito letal recessivo (Waddington, 1956, pp. 3-4).

Em relação aos outros experimentos (com as moscas *bithorax*), as evidências encontradas indicaram que nos primeiros grupos a fenocópia parecia ter sido assimilada. Waddington considerou que esses resultados não tinham sido produzidos de “modo normal pela seleção de muitos genes menores atuando na direção desejada, mas ocorreram pela fixação de uma única mutação que surgiu *de novo* ao acaso”. (Waddington, 1956, p. 5) Deu-se prosseguimento à seleção sendo que o experimento I foi até a 14ª geração e o experimento 2 até a 20ª. A duração do tratamento foi reduzida para 20 minutos até a geração 26ª e depois reduzida novamente para 15 minutos.

O geneticista não encontrou nenhum sinal de assimilação até a 29ª geração da linhagem *upward* do experimento I. Percebeu que poucas moscas não tratadas mostraram o fenótipo *bithorax*. Cruzou-as entre si e constatou que seus filhos mostravam efeito *bithorax*. Após poucas gerações ocorreu a produção de um estoque (He*). Este apresentou uma frequência de 70 a 80% de moscas *bithorax*. Vários cruzamentos foram realizados com essas moscas e Waddington sugeriu que esse efeito teria uma base poligênica com os genes estando localizados no 2º e 3º cromossomos. Ele comentou: “Esse resultado está de acordo com o que pode ser esperado se a assimilação for devido ao acúmulo de genes menores que atuam na direção do fenótipo *bithorax*” (Waddington, 1956, pp. 5-6).

A seleção para a capacidade de resposta ao tratamento com éter, produzindo o fenótipo *bithorax*, resultou na exibição deste fenótipo mesmo na ausência do estímulo ambiental (Waddington, 1956, p. 9). Waddington concluiu que:

O fato de que a assimilação aconteceu sucessivamente em um número de gerações em um período que embora seja longo no laboratório, é muito curto na escala de tempo da natureza, sugere que o mecanismo pode de fato ser extremamente poderoso. Parece provável que qualquer modificação produzida pelo ambiente se for favorável ao animal, seja geneticamente assimilada em um tempo relativamente curto (Waddington, 1956, p. 10).

Nesse artigo, Waddington comentou sobre algumas críticas que recebeu de Garth Underwood (1919-2002) em 1954. Underwood considerou que os experimentos de assimilação genética de Waddington eram irrelevantes para explicar como a evolução ocorria na natureza. Para ele, os animais na natureza raramente entravam em contato com estímulos extremos, tais como, o choque térmico ou o éter. Além disso, se um genótipo pudesse responder adaptativamente ao ambiente em que se encontra normalmente, a assimilação genética dos caracteres fenotípicos adaptativos não seria necessária. Por outro lado,

Underwood sugeriu que fosse feita uma distinção entre os dois tipos de adaptação: adaptações primárias fixas (genéticas - aquelas que surgiram como tal) e adaptações secundárias fixas (aquelas que surgiram pela fixação de uma adaptação facultativa) (Underwood, 1954, pp. 370-372).

Waddington não concordou com as críticas de Underwood. Ele considerava que os estímulos que havia utilizado poderiam revelar mecanismos gerais que relacionassem os genótipos às forças seletivas atuantes sobre o fenótipo. Quanto à afirmação de que a assimilação genética não era necessária, pois todo genótipo responderia adaptativamente ao ambiente, Waddington argumentou que muitas características adaptativas são fixas e não se alteram quando as condições ambientais se modificam (Waddington, 1956, p. 11).

A discordância de Waddington se estendeu à proposta de se fazer uma distinção entre os dois tipos de adaptação. Ele comentou que se essa distinção fosse feita a modificação decorrente do ambiente seria irrelevante para a origem das adaptações primárias fixas. Na época ou não se considerava o efeito ambiental em discussões sobre a evolução de novos caracteres ou ele era deixado em segundo plano. A seu ver, todos os fenótipos são modificados pelo ambiente e todos os genótipos sofrem a ação da seleção natural e seu desenvolvimento é modificado pelo ambiente. Ele considerou que a distinção sugerida por Underwood não correspondia à realidade (Waddington, 1956, p. 11).

No final de seu artigo, Waddington voltou a enfatizar que a mudança ocorrida em um curto tempo (30 gerações), em seus experimentos, sugeria que esse tipo de estudo era importante e ajudava a compreender os processos evolutivos (Waddington, 1956, p. 11).

Vários outros autores criticaram o trabalho de Waddington sobre assimilação genética em *Drosophila*. Por exemplo, Frederick E. Warburton considerou que os artigos de Waddington de 1952, 1953 e 1956 forneceram fortes evidências de que a assimilação genética poderia ser uma força evolutiva poderosa em populações de *Drosophila*, mas isso não mostrava que ela ocorreria também em outros organismos. Por isso, ele considerava necessário investigá-la também em outros grupos, pois os mecanismos e processos que ocorreriam em *Drosophila* talvez não ocorressem nos outros seres vivos (Warburton, 1956, p. 337). Em suas palavras:

Ele [Waddington] não deveria ter sua hipótese restrita pelas limitações de desenvolvimento de um único filo, mas deveria reconhecer e estudar os diferentes modos de interação disponíveis para diferentes grupos de organismos. Talvez nem todos esses modos sejam explicados por *Drosophila* (Warburton, 1956, p. 338).

Procurando responder a algumas das críticas que havia recebido, Waddington fez um novo experimento com algumas modificações. Essas diziam respeito ao fato de ele ter trabalhado com caracteres e estímulos ambientais que não ocorriam na natureza. Por isso, ele planejou um experimento utilizando um caráter que fosse adaptativo. Nesse experimento, ele colocou três linhagens de *Drosophila melanogaster* em um meio de cultura com uma quantidade de cloreto de sódio que poderia matar mais de 60% das larvas. Desse modo, ocorreu uma seleção mais rigorosa. Nas gerações seguintes a quantidade de sal foi aumentada. A seleção foi mantida por 21 gerações. Nesse estágio, os ovos (em igual quantidade) foram distribuídos em um meio com várias concentrações de sal. Uma linhagem não selecionada também foi testada. Após computar o número de sobreviventes e sua área da papila anal (parece que esse órgão era relacionado com a regulação osmótica da larva), constatou que as linhagens selecionadas sobreviveram mais do que as não selecionadas e a área da pupila anal aumentou proporcionalmente à concentração de sal. Ele concluiu que havia ocorrido alguma assimilação genética e que a seleção tinha aprimorado a adaptabilidade dos animais (Waddington, 1959, pp. 1654-1655). A seu ver esse trabalho envolveu uma característica que tinha uma função adaptativa na natureza, já que a papila anal poderia estar relacionada à regulação osmótica.

Dois anos depois Waddington (1961) fez uma revisão de seus trabalhos anteriores sobre assimilação genética e canalização. Ele definiu o caráter assimilado e herdado como:

Se nós temos razão para acreditar que um organismo, se criado no ambiente E, exibiria o fenótipo P, enquanto que se criado no ambiente E' seu fenótipo seria P', então essas características em que P' difere de P são consideradas como caracteres adquiridos, e aquelas características em que P' se assemelha a P são consideradas como caracteres herdados, com referência a sua mudança particular de ambiente (Waddington, 1961, p. 259).

Diante da dificuldade ou impossibilidade de criar o mesmo indivíduo em dois ambientes diferentes, ele sugeriu que fossem usadas populações de organismos que apresentassem genótipos similares (Waddington, 1961, p. 259).

Para ele a assimilação genética envolvia um fenômeno e um mecanismo pelo qual esse fenômeno ocorreria. Em suas palavras:

O fenômeno pode ser descrito como a conversão de um caráter adquirido em um caráter herdado; ou melhor, como uma mudança (em direção a uma maior importância de herdabilidade) no grau para o qual o caráter é adquirido ou herdado. Considere uma população que

vive no ambiente E e exibe o fenótipo P. Deixe uma subpopulação ser colocada no ambiente E', onde ela exibe o fenótipo P'. Então P-P' é um caráter adquirido nessa subpopulação. Agora, depois que a subpopulação tenha ficado no E' por um número maior ou menor de gerações, a deixe retornar para o ambiente E; e suponha que lá ela exibe o fenótipo P''. Então a grau que P'' se assemelha a P' é uma medida da extensão que o caráter adquirido original P-P' tem sido convertido em um caráter herdado. O nome “assimilação genética” é dado para tal processo de conversão quando eles ocorrem por seleção que atua sobre os genótipos na subpopulação que foi transferida de E para E' (Waddington, 1961, p. 259).

Christopher Williams (1926-2010), um crítico da teoria evolutiva da década de 1960, criticou a assimilação genética. Williams (1966) rejeitou o papel da assimilação na teoria evolutiva alegando que a plasticidade que precede a assimilação do novo fenótipo poderia ser adaptativa e, portanto, resultado da seleção natural. No entanto, essa crítica não procede, pois ele igualou as características vantajosas com a existência de características que são resultado do processo de adaptação (Pigliucci e Murren, 2003, p. 1456).

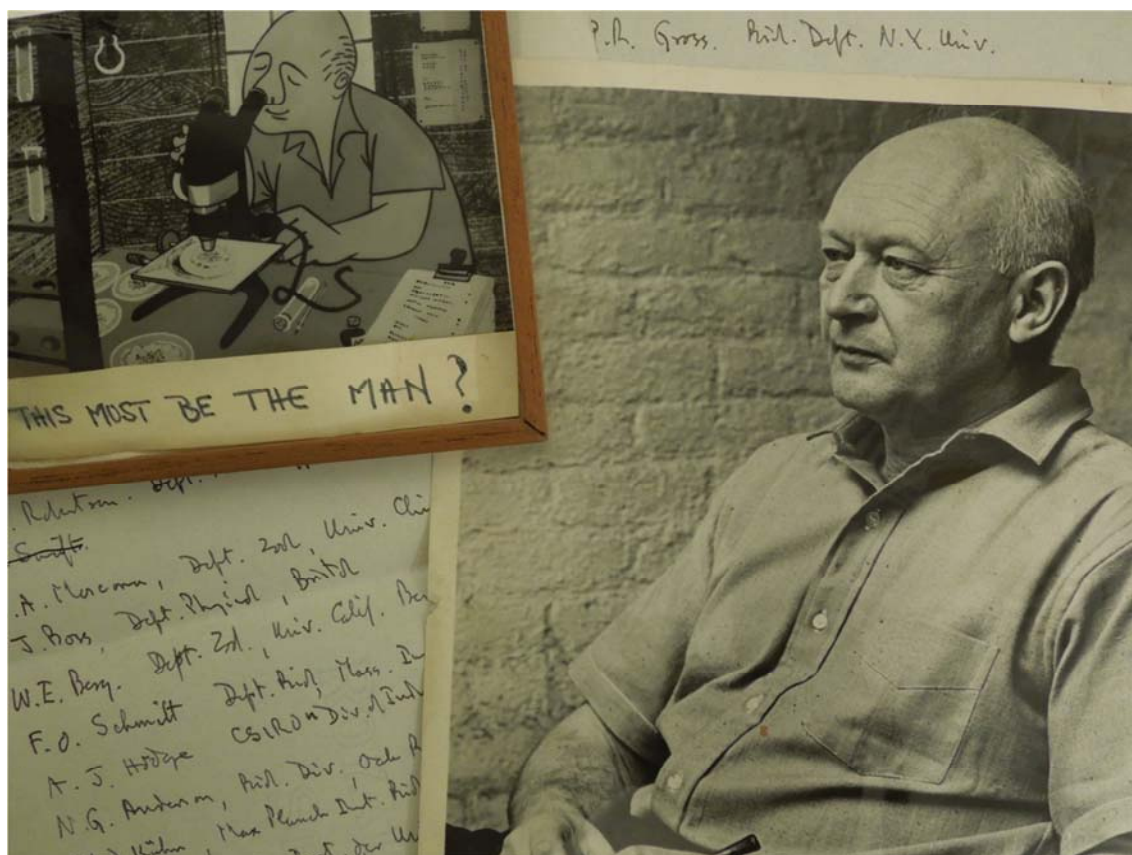


Figura 17. Conrad Hal Waddington.

Fonte: <http://libraryblogs.is.ed.ac.uk/towardsdolly/files/2012/09/waddington-portrait-gb237-coll41-9-5-2.jpg>

4.2.2 Algumas considerações

Waddington estava interessado em elucidar o mecanismo de gerar novos fenótipos a partir de um estímulo ambiental simples. Contudo, ele não estava satisfeito com as explicações dadas na época para esses fenômenos. Ele sugeriu uma explicação alternativa. Propôs que por meio dos processos de desenvolvimento seria possível compreender como os genótipos evoluíam em resposta ao ambiente. Para ele o ambiente poderia influenciar o sistema de desenvolvimento de várias maneiras. Diante disso, elaborou uma série de experimentos utilizando estímulos ambientais, como alta temperatura e éter, em linhagens de *Drosophila*, por várias gerações. Os fenótipos analisados nessas moscas foram o *crossveinless*, *bithorax* e papila anal. A principal conclusão de Waddington foi que as linhagens selecionadas mostraram resposta fenotípica mesmo na ausência do estímulo ambiental. Além disso, ocorreu aumento da frequência do caráter e estabilização de seu desenvolvimento. Dessa maneira, seus experimentos corroboraram sua hipótese de assimilação genética. Ele sugeriu que a modificação produzida pelo ambiente, se fosse favorável ao organismo, poderia ser geneticamente assimilada em um tempo relativamente curto.

Os resultados dos experimentos de Waddington indicaram que novos fenótipos podiam ser gerados por fatores ambientais e que o produto final era uma característica canalizada que não necessitava mais do estímulo ambiental para ser expressa. Apesar de Waddington não ter usado o termo plasticidade fenotípica, mas assimilação genética, percebemos a relação entre plasticidade (novos fenótipos devido a um estímulo ambiental) e assimilação genética (organismo apresentar o novo fenótipo mesmo na ausência do estímulo ambiental – caráter adquirido). A concepção de caracteres adquiridos de Waddington é equivalente ao que se considera como uma característica fenotipicamente plástica.

Como já havíamos mencionado, concepções semelhantes à assimilação genética já tinham sido apresentadas por outros autores como Baldwin, por exemplo. Apesar das semelhanças entre assimilação genética e as ideias de Baldwin, existem diferenças entre elas que estão relacionadas ao resultado final da seleção. No Efeito Baldwin, a seleção atuaria para alterar os valores médios das características sem alterar o nível da plasticidade nas populações ou alternativamente a seleção que atuaria sobre o fenótipo poderia resultar em um aumento do nível da plasticidade. Portanto, a plasticidade inicial permitiria a sobrevivência em um novo ambiente. Por outro lado, a assimilação genética atuaria para diminuir a plasticidade

(aumentando a canalização) em uma população dentro de uma gama de condições ambientais, caso esse aumento da canalização fosse adaptativo (Hall, 2001, p. 220; Crispo, 2007, p. 2474).

A ideia de assimilação genética de Waddington também é similar à seleção estabilizadora de Schmalhausen (1949) que foi apresentada na seção anterior. No entanto, as duas ideias apresentam algumas diferenças. Waddington propôs que as perturbações ambientais seriam inicialmente adaptativas, enquanto Schmalhausen propôs que elas seriam algumas vezes mal adaptadas (Hall, 1998, p. 311; Hall, 2001, p. 223; Crispo, 2007, p. 2472). Atualmente, Mary Jane West-Eberhard (2005) sugeriu que a assimilação genética seria um caso especial de acomodação genética.

Os experimentos de Waddington trouxeram evidências de que a seleção pode fixar genotipicamente uma mudança fenotípica que foi inicialmente engatilhada pelo ambiente. A assimilação genética seria um processo que transforma a resposta plástica em uma resposta geneticamente invariante (canalizada) por meio da seleção continuada, para posteriormente ter uma expressão estável da característica sob novas condições ambientais (Pigliucci e Murren, 2003, p. 1456).

Quando a assimilação genética foi proposta por Waddington, poucas pessoas seguiram sua linha de pesquisa. O tratamento ambiental não natural (temperaturas extremas, vapor de éter) dos experimentos de Waddington, promoveu questionamentos sobre a importância desse fenômeno em populações naturais (Pigliucci e Murren, 2003, p. 1460).

Waddington não usou o termo norma de reação ou plasticidade fenotípica em seu trabalho. Contudo, é possível perceber que seu mecanismo de assimilação genética é realmente um exemplo de seleção na forma da norma de reação do organismo (Pigliucci e Müller, 2010, p. 360). Pois, quando o novo fenótipo é assimilado ocorre uma mudança da norma de reação do genótipo. Pesquisas recentes vêm mostrando evidências empíricas sobre a assimilação genética e que a seleção pode agir sobre redes regulatórias para tamponar (canalizar) contra as perturbações ambientais. Esse mecanismo pode acelerar o processo de aquisição e difusão de novidades evolutivas.

CAPÍTULO 5

AS CONTRIBUIÇÕES DE ANTHONY BRADSHAW

Neste capítulo discutiremos sobre as contribuições do biólogo evolutivo, geneticista e ecólogo britânico Anthony David Bradshaw (1926-2008). Ele tratou tanto da base genética como de aspectos evolutivos relacionados à plasticidade, em populações de plantas. Sugeriu que a resposta plástica de um genótipo depende do ambiente e da característica que estava sendo analisada.

Bradshaw graduou-se em Botânica na Universidade de Cambridge (UK), em 1947. Iniciou suas pesquisas em genecologia⁴² (*genecology*) 1948, em Aberystwyth. Utilizou como material experimental *Agrostis tenuis* (Figura 19) e *Anthoxanthum odoratum* (Figura 20). Em seus experimentos, cujos resultados foram apresentados em sua dissertação, adotou principalmente as metodologias de jardim comum e transplante.

Durante seu doutorado trabalhou com a diferenciação populacional em gramíneas. Encontrou evidências de que a seleção natural pode causar mudanças evolutivas rápidas, mesmo em populações que estão separadas por distâncias curtas. A partir da década de 1950, em suas investigações sobre a tolerância de plantas cultivadas em solos contaminados por metais pesados, desenvolveu técnicas para a restauração de ecossistemas degradados (Fitter, 2010, pp.27-29).

Prosseguiu com essas investigações após se tornar assistente no *University College of North Wales*, Bangor, em 1950 (Peirson, 2015, p. 3). Nessa época publicou vários artigos (Bradshaw, 1952, 1958a, 1958b, 1959a, 1959b, 1960, 1962, 1963, 1964). Neles discutiu sobre a diferenciação morfológica em populações submetidas a diferentes ambientes.

⁴² O termo “genecologia” (“taxonomia experimental” ou “biossistemática”) surgiu nas primeiras décadas do século XX. Era uma disciplina que envolvia biogeografia, citologia, genética e botânica de campo. A abordagem genecológica utilizava dois métodos experimentais. Um deles, o jardim comum (*common garden*) consistia em coletar plantas de diferentes habitats e cultivá-las em condições uniformes. Isto fazia com que as diferenças fenotípicas devidas ao ambiente fossem minimizadas. No outro, o transplante, as plantas eram coletadas e cultivadas em ambientes diferentes. Nesse caso, elas exibiam diferenças fenotípicas (Peirson, 2015, p. 3).



Figura 18 . Anthony David Bradshaw.
Fonte: (Fitter, 2010, p. 26).

Em um de seus artigos analisou uma amostra constituída de 60 brotos de *A. tenuis*, coletados ao acaso, dentro de uma área de 30 m. As plantas coletadas foram colocadas em caixas e se desenvolveram durante três meses, antes de serem replantadas na área experimental. Cada população foi dividida em seis grupos de 10. Elas foram plantadas aleatoriamente, sendo cultivadas em condições de jardim durante três anos. A área onde foi realizado o experimento era constituída por diferentes ambientes (Bradshaw, 1959a, pp. 210-211). Tendo analisado a altura, densidade e ângulo das inflorescências; diâmetro da planta; emergência e maturação das sementes; modo de crescimento e propagação, Bradshaw chegou à conclusão de que o ambiente tinha um papel importante na diferenciação dessas populações. Encontrou indícios de que a espécie evoluía sob a ação da seleção natural em resposta às variações ambientais (Bradshaw, 1959a, pp. 223-224). Os outros estudos que ele desenvolveu, como mencionados no parágrafo anterior, corroboraram essa ideia (Peirson, 2015, p. 4).



Figura 19. Imagem ilustrativa de *Agrostis tenuis*.

Fonte: <http://www.ibaf.cnr.it/phyto/schede/AGROSTIS%20TENUIS-%20Cu.pdf>

O ano de 1957 marcou o início do desenvolvimento dos estudos de Bradshaw sobre plasticidade. Ele considerou a hipótese de que tanto espécies irmãs como suas populações mostravam flexibilidade fenotípica⁴³ diferente. Além disso, que flexibilidade fenotípica tinha uma base genética e era controlada pela seleção natural (Peirson, 2015, p. 6).

⁴³ Nessa época, como veremos mais adiante, o termo flexibilidade fenotípica era mais usado do que plasticidade.



Figura 20. Imagem ilustrativa de *Anthoxanthum odoratum*.

Fonte: <http://www.uniprot.org/taxonomy/29661>; <http://www.naturespot.org.uk/species/sweet-vernal-grass>

Para Bradshaw, a flexibilidade fenotípica seria a “capacidade de um genótipo variar sua expressão em diferentes ambientes” (Bradshaw, 1958, p. 143). Essa concepção diferia da apresentada por John Marion Thoday (1916-2008) que a definiu como a capacidade de “um determinado organismo poder se adaptar às variações das condições externas e ao reagir a esse ambiente manter as suas características”. Ou seja, os organismos são tamponados (*buffered*) contra a variação ambiental. Este autor definiu flexibilidade fenotípica como “uma unidade de evolução perfeitamente ajustada, com estabilidade genética completa. Apesar disso, seus constituintes poderiam funcionar nos mais variados ambientes e responder às possíveis mudanças ambientais” (Thoday, 1953, p. 99). A discordância entre os dois autores transparece na correspondência que trocaram na época (Peirson, 2015, p. 6).

Embora eles concordassem sobre a importância adaptativa da flexibilidade fenotípica, utilizavam uma terminologia diferente. Enquanto Thoday se referia ao organismo, Bradshaw se referia ao genótipo. Para o primeiro, o organismo poderia manter suas características ou se adaptar de acordo com as variações ambientais. Por outro lado, Bradshaw considerava que o genótipo poderia se expressar de maneira diferente de acordo com as mudanças ambientais.

Na opinião de Thoday, ao enfatizar as diferenças morfológicas, Bradshaw restringia a concepção do fenótipo. Por outro lado, Bradshaw criticava Thoday por ter ideias que, embora pudessem ser aplicadas aos animais, não eram, em alguns casos, adequadas para as plantas (Peirson, 2015, p. 6).

Thoday sugeriu, então, que Bradshaw adotasse uma terminologia diferente: “plasticidade”. Esta havia sido empregada pelo taxonomista William Bertram Turrill (1890-1961) que a considerou como o tipo de variação fenotípica mensurável induzida pelo ambiente, que os genecologistas procuravam minimizar nos experimentos de jardim comum. Bradshaw concordou com essa sugestão, passando a se referir a dois tipos de plasticidade: adaptativa e não adaptativa, que ele procurou diferenciar posteriormente (Peirson, 2015, p. 6).

A discussão com Thoday não desencorajou Bradshaw. Nos verões de 1958 e 1959 ele desenvolveu vários experimentos em que analisou as diferenças na plasticidade em resposta ao tipo de solo, fertilidade e pastagem, entre as populações de *Agrostis tenuis* e *A. stolonifera* e entre variedades regionais de *Polypogon*, *Sonchus oleraceus*, entre outros, (Peirson, 2015, p. 6).

No final da década de 1950, Bradshaw via as populações de plantas como uma miscelânea de adaptações morfológicas e fisiológicas, a ambientes locais (Bradshaw, 1959a; Bradshaw, 1959b). Ele considerava que o ambiente e as variações locais determinavam a diferenciação das populações de plantas e que o padrão de diferenciação das plantas podia ser explicado pela seleção natural. O processo de evolução adaptativa local era rápido (Peirson, 2015, p. 5).

5.1 AS INVESTIGAÇÕES SOBRE PLASTICIDADE NA DÉCADA DE 1960

Nas décadas de 1950 e 1960, alguns pesquisadores que estudavam evolução, como o geneticista de populações Douglas Scott Falconer (1913-2004), consideravam a plasticidade uma fonte de medida de erro. Por isso, procuraram excluí-la de seus estudos experimentais e/ou das análises estatísticas (Nicoglou, 2015, p.2). nesse sentido, Bradshaw comentou:

Muito do trabalho recente sobre adaptação em plantas tem cautelosamente evitado fazer qualquer consideração sobre plasticidade. Quaisquer modificações induzidas pelo ambiente durante um experimento são usualmente apenas um estorvo (Bradshaw, 1965, p. 148).

A mesma consideração apareceu novamente em um artigo publicado por ele, muitos anos depois (Bradshaw, 2006, p. 645).

No outono de 1960, Bradshaw solicitou ao diretor do Instituto de Sistemática de Plantas em Genética da Faculdade real de Agricultura, em Uppsalla, a disponibilização de amostras de duas variedades de *Polygonum amphibium*. Considerou que uma delas era bastante plástica e a outra não. Embora nunca tenha recebido esse material, sua preocupação em obtê-lo e a terminologia empregada mostram seu interesse no estudo da plasticidade (Peirson, 2015, p.7). Em 1961, ele comentou que a plasticidade fenotípica tinha tantas facetas que era difícil saber quais termos utilizar e como começar sua investigação (Carta de Bradshaw para Ken Lewis, *Oxford Botany School*, 03/1961, *apud*, Peirson, 2015, p. 5)⁴⁴. Nesse mesmo ano, Bradshaw escreveu um manuscrito sobre plasticidade fenotípica e discutiu suas ideias com George Gaylord Stebbins (1906-2000). Depois disso, foi convidado para visitar Davis (EUA) e trabalhar com Robert Wayne Allard (1919-2003), dedicando-se à análise das bases genéticas e adaptativas da plasticidade e estabilidade (Peirson, 2015, p. 8).

Em 1963, Bradshaw obteve uma bolsa de estudos e viajou para Davis juntamente com sua família. Lá iniciou um amplo experimento sobre a plasticidade fenotípica em cevada. Nessa nova fase experimental, mudou a variável ambiental estudada. Testou a resposta plástica em relação à densidade de plantas e não em relação ao tipo de solo e à fertilidade, como vinha fazendo anteriormente. Ele via a densidade como uma variável ambiental facilmente manipulável, mas com grande importância agroeconômica (Peirson, 2015, pp.10-11).

No experimento com cevada ele comparou tanto a média quanto a variância em três níveis diferentes, a saber: a resposta da variedade em contraste à densidade; a variação entre os indivíduos dentro dessas variedades e a variação dentro de um mesmo indivíduo. As mudanças ocorridas (tipo de planta, variável ambiental e características analisadas) foram bastante significativas para o entendimento de Bradshaw sobre a plasticidade (Peirson, 2015, p.9). Infelizmente os resultados desses experimentos nunca foram publicados e apenas uma parte muito pequena dos dados foi arquivada (Peirson, 2015, p.8).

Nos estudos anteriores mencionados na introdução deste capítulo, Bradshaw já havia visto que o fenótipo podia mudar em função do ambiente. Entretanto, ele ainda não havia definido a plasticidade fenotípica, o que fez no artigo de 1965. Segundo Peirson, o

⁴⁴ D1041. Anthony David Bradshaw papers, Special Collections & Archives, Sydney Jones Library, University of Liverpool. *in*, PEIRSON, Erick. Plasticity, stability, and yield: The origins of Anthony David Bradshaw's model of adaptive phenotypic plasticity. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **50**: 51-66, 2015.

treinamento em genecologia (*genecology*) e as ideias sobre evolução local forneceram a base epistêmica para a pesquisa de Bradshaw sobre plasticidade (Peirson, 2015, p.3).

EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE OF PHENOTYPIC PLASTICITY IN PLANTS

A. D. Bradshaw

Department of Agricultural Botany, University College of North Wales, Bangor, Wales
and Department of Agronomy, University of California, Davis, California

	<i>Page</i>
I. Introduction	115
II. Genetic Control of Plasticity	117
III. Fitness, Plasticity, and Selection	124
IV. Conditions Favoring Plasticity	125
A. Disruptive Selection	126
B. Directional Selection	136
C. Stabilizing Selection	137
V. Conditions Disfavoring Plasticity	138
VI. Mechanisms of Plasticity	140
VII. Fixed Phenotypic Variation	144
VIII. Conclusions	145
A. General Characteristics of Plasticity	145
B. Interrelationship of Plasticities of Different Characters	146
C. Open Problems	148
D. Plasticity in Crop Plants	149
IX. Summary	149
References	151

I. Introduction

One must take into account the organism's capacity for adaptive plasticity. In this regard the question which will undoubtedly receive especial attention in the future is

Figura 21. Índice do artigo de Bradshaw sobre a plasticidade fenotípica em plantas.

Fonte: Bradshaw, Anthony. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**: 115-155, 1965.

Em 1965, Bradshaw publicou uma revisão sobre plasticidade fenotípica (Figura 21). Ela foi amplamente citada e discutida (Nicoglou, 2015, p. 2)⁴⁵. A seu ver, ocorria plasticidade “quando a expressão de um genótipo pudesse ser alterada por influências ambientais” (Bradshaw, 1965, p. 116). A mudança ocorrida seria chamada de resposta (*response*). Conseqüentemente, todas as mudanças nas características de um organismo que não fossem genéticas seriam ambientais.

A plasticidade poderia se manifestar de duas maneiras: “fisiológica e morfológica”. A plasticidade fisiológica poderia ocorrer a qualquer momento, mesmo nos estágios maduros e ser reversível. Por outro lado, a plasticidade morfológica seria uma mudança fisiológica na morfologia e ocorreria durante o desenvolvimento, sendo permanente. Para Bradshaw, esses dois tipos de plasticidade estavam intimamente relacionados, uma vez que a estabilidade morfológica poderia ser o resultado da plasticidade fisiológica. Como as mudanças

⁴⁵ Segundo Alastair H. Fitter, foram cerca de 1500 citações (Fitter, 2010, p.31). A revisão é considerada, por muitos, como um dos artigos fundamentais relacionados ao conceito de plasticidade fenotípica (Nicoglou, 2015, p. 2).

fisiológicas eram mais difíceis de serem observadas do que as morfológicas, a maior parte das evidências sobre a plasticidade estaria relacionada às mudanças morfológicas (Bradshaw, 1965, p. 116).

Richard Golschmidt (1878-1958) fez a distinção entre plasticidade fisiológica e plasticidade morfológica. Ele separou a norma de reação (que era geneticamente determinada) da norma de reatividade (que era qualquer reação fisiológica do organismo). Bradshaw, ao contrário, considerava que ambas eram geneticamente determinadas. Com essa distinção ele pretendia mostrar que os biólogos estudavam a plasticidade morfológica, pois esta era mais fácil de ser identificada (Nicoglou, 2015, p.4).

A plasticidade no sentido adotado por Bradshaw não incluía a variação de origem genética. Nesse sentido, sua definição era mais restrita que a empregada por Edward James Salisbury (1886-1978), que incluiu tanto a variação ambiental quanto a genética (Bradshaw, 1965, p. 116). Salisbury assim se referiu à plasticidade:

Ambas as variações fenotípica e genotípica podem, em um sentido, ser mantidas para representar um tipo de plasticidade, mas enquanto a plasticidade no plasma germinativo pode ser essencial para a sobrevivência da raça, a plasticidade na resposta fenotípica pode talvez possa ser mais importante para a sobrevivência do indivíduo (Salisbury, 1940, p. 332).

Bradshaw se preocupou em precisar a conotação da plasticidade fenotípica que estava adotando e as diferenças em relação à conotação adotada por outros autores da época. A seu ver, a plasticidade não tinha qualquer implicação em relação ao valor adaptativo das mudanças que estavam ocorrendo, embora diversos tipos de plasticidade pudessem apresentar efeitos adaptativos importantes (Bradshaw, 1965, p. 116). A plasticidade não era equivalente à flexibilidade fenotípica, no sentido utilizado por Thoday. Como vimos anteriormente no começo do presente capítulo, para Thoday, a flexibilidade fenotípica seria a capacidade de um organismo funcionar em uma série de ambientes e poderia incluir respostas plásticas ou estáveis (Bradshaw, 1965, p. 116).

Bradshaw explicou que sua definição de plasticidade não tinha relação com o conceito de instabilidade de Mather (1953) e outros, pois eles consideravam que a variação que não tinha causa genética e nem ambiental, poderia ser um erro ou ruído causado por mudanças ao acaso que ocorriam durante o desenvolvimento (Bradshaw, 1965, p. 116).

O autor considerava importante compreender que mecanismo estava envolvido na mudança causada pelo ambiente. Ele esclareceu que a plasticidade de um caráter poderia ser

independente da plasticidade de outro caráter, para o mesmo genótipo. Sendo assim, a plasticidade de diferentes caracteres teria controles genéticos distintos (Bradshaw, 1965, p. 119). Para exemplificar, mencionou *Linum usitatissimum*, que exibia diferenças de resposta plástica para a produção de sementes em relação à densidade, em variedades dentro de uma espécie. Essa diferença na produção de sementes, devido à diferença de densidade, também foi detectada na soja, cereais e sorgo (Bradshaw, 1965, p. 119). Ele acrescentou: “A plasticidade deve ser considerada em relação aos efeitos ambientais específicos, em estágios do desenvolvimento também específicos” (Bradshaw, 1965, p. 122). Segundo Pigliucci, essas conclusões abriram caminho para estudos posteriores (Diggle 1993, Pigliucci & Schlichting, 1995, Imasheva *et al.* 1997, entre outros), focados no desenvolvimento da plasticidade fenotípica (Pigliucci, 2001, p. 56).

Segundo Bradshaw, a seleção natural também poderia influenciar a plasticidade de um caráter. Isto poderia ocorrer em poucas gerações, como exemplificado pelo experimento com uma linhagem de *Drosophila* (Waddington, 1953a). Neste, Conrad Hal Waddington (1905-1975) constatara que moscas submetidas à alta temperatura tinham seu padrão de veias da asa modificado pela seleção após doze gerações (Bradshaw, 1965, pp. 123-124), como visto no Capítulo 4 desta tese. Nesse caso, o efeito induzido pelo ambiente seria assimilado e determinado geneticamente. Para Bradshaw, essas ideias haviam sido “demonstradas elegantemente nas investigações sobre assimilação genética de Waddington (1957, 1961) e outros” (Bradshaw, 1965, pp.123-124). Ele concluiu que a plasticidade poderia reagir à seleção em uma taxa rápida. De acordo com Pigliucci, Bradshaw relacionou a assimilação genética que havia sido observada por Waddington com a plasticidade sob uma perspectiva evolutiva (Pigliucci, 2001, p. 56).

Algumas mudanças no caráter, devido ao ambiente, poderiam indicar ausência de adaptação e, conseqüentemente, instabilidade do genótipo frente às variações ambientais. O *fitness* máximo de um organismo não implicava, necessariamente, que todos os seus caracteres fossem estáveis. Geralmente, os caracteres relacionados à sobrevivência apresentariam uma maior estabilidade em relação aos outros (Bradshaw, 1965, p. 124). Em alguns casos a plasticidade poderia mostrar valor positivo que fosse vantajoso em termos seletivos, como por exemplo, na ausência de processos de tamponamento o organismo se desenvolveria com as oportunidades fornecidas pelo ambiente. Um exemplo deste tipo de organismo seriam as plantas que “forneceriam um excelente material” para o estudo do valor adaptativo da plasticidade (Bradshaw, 1965, p. 125).

Para Bradshaw, a evolução da plasticidade poderia estar relacionada aos três tipos de seleção que operavam nas populações. O primeiro seria a seleção disruptiva que podia ser

devida à variação recorrente no tempo e/ou no espaço. Em populações sem isolamento reprodutivo ela poderia causar polimorfismo genético ou plasticidade (Bradshaw, 1965, p. 126). Na seleção disruptiva no tempo, as mudanças ambientais tinham a mesma ou menor duração que o tempo de geração do indivíduo, então uma espécie não iria se adaptar por mudanças genéticas, mas somente por plasticidade (Bradshaw, 1965, pp. 126-127). Por outro lado, na seleção disruptiva no espaço, as mudanças ambientais ocorreriam em curtas distâncias, então seria possível a ocorrência de vários tipos de plasticidade, pois a adaptação pela formação de populações geneticamente diferentes estaria impossibilitada (Bradshaw, 1965, p. 133).

Para Bradshaw, “diferentes tipos de resposta podem ser encontrados não somente em espécies irmãs, mas também em diferentes populações de uma única espécie”⁴⁶ (Bradshaw, 1965, p. 129). Desse modo, a plasticidade podia ser diferente entre espécies e entre populações. Os diferentes níveis de plasticidade entre populações e entre os caracteres podiam estar relacionados à sua significância adaptativa ao ambiente em questão (Bradshaw, 1965, p. 130). Estudos experimentais mostraram que nem todas as populações possuíam o mesmo grau de plasticidade, como visto no exemplo, mencionado pelo autor, do trabalho de Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) com populações de *Ranunculus hirtus* (Fisher, 1960). Essa planta ocupava vários ambientes nas florestas geladas da Nova Zelândia e suas folhas mostravam diferentes graus de ressecamento que poderiam ser controlados pela temperatura. Foi mostrado experimentalmente que populações do sul da ilha de Nova Zelândia eram mais plásticas do que as populações do norte (Bradshaw, 1965, p. 136).

O segundo tipo de seleção mencionado por Bradshaw foi a direcional. Nesse caso, se a seleção fosse muito severa e a variação genética limitada, a adaptação podia ser proporcionada pelo aumento de plasticidade. Desse modo, a “plasticidade estaria complementando a adaptação genética já presente” e poderia ser geneticamente determinada em alguns casos e ambientalmente determinada em outros (Bradshaw, 1965, p. 136). Segundo Pigliucci, essas ideias estão relacionadas ao conceito de assimilação genética de Waddington (1942) e anos depois foram trabalhadas por Mary Jane West-Eberhard (1989) e Schlichting & Pigliucci (1995) (Pigliucci, 2001, p. 58).

De acordo com Bradshaw, a plasticidade permite que um único genótipo “assuma” diferentes fenótipos e que diferentes genótipos “assumam” um único fenótipo. Este processo seria análogo à dominância. Essas ideias fazem parte do terceiro tipo de seleção mencionado

⁴⁶ Como vimos anteriormente neste capítulo, Bradshaw já havia aplicado essas ideias em relação à flexibilidade fenotípica.

pelo autor, a seleção estabilizadora. Se a seleção atuasse de maneira estabilizadora, poderia permitir que a população assumisse um fenótipo uniforme, mantendo a variação genética (Bradshaw, 1965, p. 137). Isso foi chamado de redundância genética e implicou na capacidade da plasticidade tamponar a variação genética contra a seleção (Pigliucci, 2001, p. 58).

Bradshaw estava interessado em elucidar se havia diferença entre a adaptação por plasticidade e a adaptação genética. Concluiu que tanto a adaptação por plasticidade exógena como a adaptação por mudança genética endógena tinham efeitos semelhantes. Nesse ponto, ele concordava com a posição de Waddington (1961) que admitia que essa semelhança pudesse surgir como resultado de assimilação genética (Bradshaw, 1965, pp.139-140).

Bradshaw discutiu sobre alguns mecanismos relacionados à plasticidade fenotípica. A estabilidade de um caráter dependia de seu grau de canalização, isto é, do quanto um organismo poderia se manter estável face às mudanças ambientais e genéticas. O desenvolvimento de um caráter, por sua vez, seria determinado por uma paisagem epigenética (*epigenetic landscape*)⁴⁷ que também podia influenciar a maneira como o caráter pode ser modificado pelo ambiente. O autor concluiu que os padrões da paisagem epigenética são numerosos e variados, pois as plantas reagem de diferentes maneiras às mudanças ambientais (Bradshaw, 1965, p. 140).

Em um extremo as modificações que ocorrem em um caráter dependeriam da intensidade do estímulo ambiental. Isso seria o que Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963) chamara de “morfogênese dependente” (*dependent morphogenesis*), em 1949. Nesse caso, o indivíduo ou o caráter poderia seguir vários caminhos durante seu desenvolvimento até atingir a fase adulta, podendo sofrer ajustes contínuos (Bradshaw, 1965, p. 140). Por outro lado, o caráter poderia exibir uma série de modificações discretas, geralmente duas, sem intermediários. Nesse caso o desenvolvimento apresentaria apenas duas opções divergentes e o estímulo ambiental seria um interruptor (*switch*). Schmalhausen (1949) chamou essa situação de “morfogênese autorregulatória dependente” (*autoregulatory dependent morphogenesis*) e sugeriu que este fenômeno poderia ter ocorrido por seleção estabilizadora (Bradshaw, 1965, p. 140).

Bradshaw concluiu que, quando ocorressem mudanças ambientais, a adaptação (*fitness*) do organismo poderia ser maximizada pelas mudanças fenotípicas de duas maneiras: minimização do efeito deletério do ambiente ou maximização do efeito vantajoso (Bradshaw, 1965, p. 146). Além disso, a estabilidade de um caráter seria compensada pela plasticidade de

⁴⁷ Ver nota de rodapé 34 do Capítulo 4 desta tese.

outros. Sendo assim, a interação entre plasticidade e estabilidade fisiológica e morfológica poderia levar a um *fitness* máximo. Em suas palavras: “a plasticidade fisiológica pode permitir a estabilidade morfológica” e o ajuste morfológico pode manter o *fitness* do organismo mesmo se não ocorrer plasticidade no sistema fisiológico. Segundo o autor, “há, portanto, uma hierarquia da plasticidade” (Bradshaw, 1965, p. 147).

Bradshaw deixou algumas questões sobre o assunto em aberto. A seu ver, havia poucas análises críticas sobre plasticidade em plantas, principalmente sobre seu controle genético e resposta à seleção, e as evidências eram circunstanciais. Por outro lado, a evidência experimental direta era escassa. Portanto, seriam necessárias mais pesquisas para quantificar a variabilidade genética disponível nas populações, seu controle genético e como isso poderia ser selecionado. Comentou ainda sobre a necessidade de mais evidências sobre os diferentes tipos de plasticidade e seus mecanismos. Para ele, pesquisas sobre respostas plásticas em híbridos e em mutantes e informações sobre o controle da direção das respostas também seriam importantes (Bradshaw, 1965, pp. 148-149).

Em sua opinião, compreender a plasticidade seria relevante tanto para a teoria evolutiva quanto para resolver os problemas de plantas cultivadas. Desse modo, a “plasticidade é, portanto, parte essencial tanto da adaptação das plantas domésticas quanto das espécies selvagens” (Bradshaw, 1965, p. 149).

5.2 BRADSHAW REVISITA A PLASTICIDADE

Algumas décadas mais tarde, Bradshaw (2006) voltou a comentar sobre suas ideias anteriores e desdobramentos em relação à plasticidade fenotípica. Embora a presente tese trate de contribuições sobre o assunto até a década de 1960, consideramos importante analisar este artigo publicado muito posteriormente.

Peirson enumera várias razões para o decréscimo de publicações de Bradshaw sobre plasticidade após 1968. As entidades de apoio à pesquisa mudaram o foco de seus investimentos. Isso fez com que ele voltasse a estudar a tolerância das plantas aos metais pesados. O desastre em uma mina de carvão em 1966 fez com que o governo britânico investisse na recuperação dos depósitos de minérios e Bradshaw foi convidado para trabalhar com a restauração dessas áreas. O convite para assumir *Holbrook Gaskell Chair of Botany* na Universidade de Liverpool. Somando-se a isso, outros motivos que levaram Bradshaw a

desistir de seus estudos sobre plasticidade foram: a dificuldade em analisar os dados gerados nos experimentos, pois os métodos estatísticos não eram adequados e o fato de não conseguir publicar os trabalhos dos seus alunos (Peirson, 2015, p.13).

Bradshaw considerou a capacidade de mudar (que ele chamou de plasticidade) como “importante e fascinante, especialmente em plantas”. Embora essa plasticidade tivesse sido considerada por muitos autores como sinal de fraqueza ou ausência de *fitness*, ela poderia ser também considerada como um sinal de força, que refletia os mecanismos que mantêm o *fitness*. Sendo assim, a mudança fenotípica poderia minimizar o estresse e ser capaz de contribuir para a adaptação evolutiva. Segundo Bradshaw, isso tinha sido reconhecido muito tempo atrás por autores como Anton Kerner Von Marilaun (1831-1898), em 1895; Nil Herman Nilsson-Ehle (1873-1949) em 1914; ou mesmo Charles Robert Darwin (1809-1882) (Bradshaw, 2006, p. 645).

Bradshaw sugeriu que uma maneira de investigar a plasticidade seria por meio de estudos comparativos, os quais relacionavam espécies e populações de diferentes ambientes. Esse enfoque já havia sido adotado por vários autores como Kerner (1895), Salisbury (1940), pelo próprio Bradshaw (1965) e por Sonia E. Sultan em 2000 (Bradshaw, 2006, p. 645). Nesse artigo, ele caracterizou a plasticidade da seguinte forma:

Específica para um caráter particular; específica em relação às influências ambientais particulares, incluindo padrões de variação ambiental; específica em padrão e direção; tem valores adaptativos específicos ou efeitos mal adaptados; está sob controle genético por meio de mecanismos elaborados de percepção e expressão; está sob controle genético; é capaz de ser alterada pela seleção para se ajustar às demandas de diferentes ambientes (Bradshaw, 2006, p. 645).

Via a necessidade de conhecer a variância e o eco-devo, que seria uma resposta às condições ambientais. Pesquisas sobre a ocorrência e propriedade da plasticidade, em diferentes situações, poderiam levar a novas descobertas. Era necessário relacionar a plasticidade e a resposta eco-devo aos detalhes do ambiente (como o tipo de variação, escala espacial, tempo, rapidez, custo da resposta e reversão) e seus efeitos sobre o *fitness*. Conhecer a natureza desse mecanismo deveria ser a essência de um trabalho sobre plasticidade. Mas ele esperava que ela fosse estudada em termos de adaptação (Bradshaw, 2006, p. 646).

Tinha consciência de que as bases genéticas da plasticidade ainda permaneciam mal compreendidas, pois apesar dos estudos comparativos entre espécies e populações fornecerem evidências sobre o controle genético, os mecanismos específicos só poderiam ser revelados

por experimentos genéticos específicos. Sugeriu a utilização de técnicas moleculares, como examinar os genes da ‘plasticidade’ e fazer análise de QTLs; realizar cruzamentos experimentais que poderiam determinar os componentes genéticos e a herdabilidade da resposta plástica. Considerava que o fato de poder ou não ser selecionada, era uma característica fundamental da plasticidade. Ele explicou:

As diferenças encontradas entre populações são uma forte evidência de que o caráter [plasticidade] pode desempenhar o seu papel na evolução por seleção natural. A ampla gama de variabilidade que pode surgir em cruzamentos é ainda melhor. Mas a melhor evidência é o progresso que pode ser alcançado por seleção direta ao longo de várias gerações (Bradshaw, 2006, p. 647).

Sugeriu a separação entre o mecanismo subjacente e os genes responsáveis, pois se os genes determinam além do caráter, a resposta deste caráter, então isso poderia contribuir para as ideias de evolução e adaptação (Bradshaw, 2006, p. 647).

5.3 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

A expressão “plasticidade fenotípica”, ao que tudo indica, foi introduzida no trabalho de Bradshaw em 1965. No entanto, outros autores já haviam utilizado o termo plasticidade aplicando-o a outros casos.

A análise desenvolvida mostrou que a terminologia utilizada por Bradshaw foi mudando. Por exemplo, até o final da década de 1950, ele usava o termo “flexibilidade fenotípica”, que ele conceituava de modo diferente de outros autores da época, como Thoday, por exemplo. A definição de flexibilidade fenotípica dada em 1958 era muito parecida à definição de plasticidade fenotípica de 1965. Bradshaw já se expressava em termos genotípicos e de resposta ao ambiente. Por outro lado, Thoday via a flexibilidade como uma capacidade do organismo e uma adaptação deste ao ambiente. Isso mostra que Bradshaw tinha uma visão do processo diferente dos outros pesquisadores de sua época.

A concepção de plasticidade de Bradshaw se baseou em três pontos principais. Ela seria específica de um caráter em relação a uma influência ambiental específica. Ela difere entre as espécies e entre as populações de uma espécie, estando sujeita a seu próprio controle genético. O grau de modificação pode estar relacionado à via de desenvolvimento ou

paisagem epigenética de desenvolvimento. Além disso, a plasticidade está submetida à seleção natural.

Concordamos com Peirson (2015, p. 2) que os estudos de Bradshaw não constituíram uma investigação única, pois havia muitos outros estudiosos que trabalhavam tanto no âmbito teórico quanto empírico, nas décadas de 1950 e 1960, com a questão da plasticidade e forneceram subsídios para o trabalho dele. No entanto, o que diferenciou a proposta de Bradshaw das outras, foi a consideração das relações internas dos organismos como um todo, voltadas para as características e fatores ambientais específicos.

Apesar de alguns estudos empíricos terem sido desenvolvidos após a época de Schmalhausen (1949), poucos biólogos evolutivos deram importância ou compreenderam a plasticidade (Pigliucci, 2001, p. 54). Nesse sentido, foram relevantes as contribuições de Bradshaw na década de 1960, bem como sua revisão de 1965. Elas contribuíram para o desenvolvimento de um novo campo de pesquisa.

Embora nas décadas de 1960 e 1970 possam ser encontrados trabalhos empíricos sobre a plasticidade, dentre os quais os de Bradshaw, seu impacto foi baixo na época. O tratamento recebido pode estar relacionado à utilização da palavra “planta” no título (Pigliucci, 2001, p. 54), o que fez com que os pesquisadores que trabalhavam com animais se desinteressassem. Na época, a maior parte dos pesquisadores, principalmente biólogos evolutivos, desenvolvia pesquisas com animais. Este pode ter sido um dos motivos para que seu trabalho fosse levado em consideração apenas algumas décadas depois (1980 e 1990).

Na época de sua publicação, o trabalho de Bradshaw sobre plasticidade foi bem recebido por autores como Theodosius H. Dobzhansky (1900-1975), mas também foi objeto de críticas, como por exemplo, da parte de David Daniels Keck (1903-1995) que considerou os achados de Bradshaw “acidentais”. Além disso, foi avaliado negativamente por Ernst Mayr (1904-2005), pois Bradshaw divergia em relação às concepções deste último sobre especiação (Fitter, 2010, pp. 30-31).

O artigo de Bradshaw (1965) sugeriu o controle genético da plasticidade e trouxe uma discussão sobre o seu significado adaptativo. Além disso, apontou as circunstâncias que favoreceriam a plasticidade e desenvolveu uma análise dos diferentes tipos de resposta plástica. Estas questões colocadas por Bradshaw fazem parte de vários estudos teóricos e empíricos que foram e estão sendo desenvolvidos nos anos posteriores à publicação de sua revisão.

Concordamos com Nicoglou (2015, p.3), que na visão de Bradshaw a resposta para variação ambiental pode ser compreendida como uma adaptação e a plasticidade considerada

como sendo geneticamente determinada. A última afirmação está de acordo com a distinção de genótipo e fenótipo feita por Johanssen em 1911 (ver Capítulo 2 desta tese).

A posição de Bradshaw, no artigo de 2006 não mudou muito desde a publicação da revisão de 1965, exceto por incluir trabalhos recentes. Isso pode demonstrar uma fixação de Bradshaw com seu conceito de plasticidade fenotípica (Nicoglou, 2015, p.5).

Concordamos com a opinião de vários estudiosos (como, Nicoglou (2015), Peirson (2015), Pigliucci (2001), Fitter (2010)), que embora o trabalho de Bradshaw (1965) tenha recebido diferentes interpretações e críticas no decorrer do tempo, permanece como uma importante referência para os estudos contemporâneos de plasticidade fenotípica em ecologia evolutiva.

CAPÍTULO 6

A PLASTICIDADE FENOTÍPICA APÓS BRADSHAW

Embora a delimitação do tema desta pesquisa vá somente até 1960, dentro de uma visão sincrônica da historiografia da história da ciência, consideramos importante oferecer ao leitor um panorama das contribuições posteriores. Desse modo, no presente capítulo, comentaremos sobre alguns trabalhos relacionados à plasticidade fenotípica e norma de reação, publicados no período que se seguiu à revisão feita por Bradshaw (1965). Consideramos os trabalhos publicados até a década de 1990.

De 1965 até a década de 1980, muitos ecólogos, biólogos evolutivos e botânicos estavam interessados na plasticidade, tanto morfológica quanto fisiológica e em sua evolução (por exemplo, Harper, 1967; Baker, 1974; Cavalli-Sforza, 1974; Shapiro, 1976; Rehfeldt, 1979; Caswell, 1983; Smith-Gill, 1983). Eles procuravam compreender qual era o papel da seleção natural nesse processo. Diante disso, duas questões relacionadas com a plasticidade ainda permaneciam: Qual modelo descreveria a evolução da plasticidade?; Qual definição geral poderia ser dada para a plasticidade? (Nicoglou, 2015, p. 72). A atenção se voltou para a chamada plasticidade adaptativa, apesar de não haver um consenso sobre seu significado (Nicoglou, 2015, p. 5).

No período acima mencionado ocorreu uma diversificação nos estudos de plasticidade. Este passou a ser aplicado aos organismos estudados e ao efeito que o ambiente produzia sobre eles. A plasticidade foi estudada tanto em plantas (Harms, 1965; Basak & Chaudhuri, 1967; Cook & Johnson, 1968; entre outros) como em animais⁴⁸ (Alexander, 1975; Shapiro 1976, 1978).

Vernon L. Harms analisou cinco espécies do complexo *Heterotheca subaxillaris* que foram cultivadas em dois ambientes diferentes. Detectou a presença de plasticidade fenotípica em vários caracteres: diâmetro e altura do caule, tamanho da corola, entre outros (Harms, 1965).

S. L. Basak & B. B. Chaudhuri analisaram duas espécies de juta (*Corchorus capsularis* L. e *C. olitorius*) em três condições ambientais diferentes: seca, alagado e controle⁴⁹. A primeira era resistente ao alagamento e a segunda não. O objetivo dos autores foi analisar os componentes gerais que contribuíram para essas diferenças. Os resultados indicaram que as diferenças, entre as variedades dentro das espécies para peso da raiz e número de raízes laterais, eram controladas pelo genótipo. As variedades dentro dessas espécies não apresentaram diferenças ao serem cultivadas em diferentes ambientes. Eles interpretaram isso como sendo expressão da flexibilidade fenotípica. No entanto, quando

⁴⁸ Isso é mostrado em uma busca em base de dados (Isi, Scopus, Google Acadêmico), a qual mostrou que a plasticidade foi objeto de estudo em plantas e em animais.

⁴⁹ No tratamento controle o solo nos vasos foi mantido sempre úmido e o excesso de água foi drenado.

analisaram as espécies que foram cultivadas em ambientes diferentes encontraram diferenças. Estas modificações, que envolviam aspectos morfológicos, foram consideradas pelos autores como sendo expressão da plasticidade fenotípica (Basak & Chaudhuri, 1967).

Em uma revisão sobre o uso da abordagem darwiniana em estudos ecológicos de plantas, J. L. Harper mencionou o termo plasticidade. Ele sugeriu que a plasticidade e a reprodução vegetativa dificultavam o desenvolvimento da planta. Referiu-se também à existência de plasticidade no tamanho e na capacidade reprodutiva de populações de peixe e de *Drosophila* (Harper, 1967, p. 247).

Stanton A. Cook & Michael P. Johnson analisaram a variabilidade inter e intrapopulacional em *Ranunculus flammula* L., quando cultivadas em ambientes terrestre e aquático. Os resultados indicaram que plantas com heterofilia (presença de folhas com diferentes formatos no mesmo indivíduo) eram mais adaptáveis em novos ambientes. Eles mencionaram que a adaptabilidade individual vinha recebendo várias denominações: amplitude ecológica, homeostase individual, tamponamento, plasticidade e flexibilidade fenotípica. Consideraram que nem todas as modificações eram adaptativas. Afirmaram que por essa razão, Bradshaw (1965) havia utilizado o termo plasticidade tanto para se referir às mudanças adaptativas como para as não adaptativas e o termo “flexibilidade” para se referir às mudanças apenas adaptativas (Cook & Johnson, 1968, p. 496).

Carl A. Huether analisou populações naturais de *Linanthus* observando que vários caracteres mostravam modificações fenotípicas em situações de *stress* ambiental. Em condições ambientais extremas, a flexibilidade do desenvolvimento produzia fenótipos mais adaptados. Huether via a plasticidade fenotípica⁵⁰ como uma defesa do organismo contra a diversidade ambiental (Huether, 1969, p. 585).

6.1 PUBLICAÇÕES DA DÉCADA DE 1970

Jain & Marshall investigaram a plasticidade fenotípica como resposta à seleção em 20 famílias de *Avena fatua* e *Avena. barbata*, provenientes de populações naturais. Os resultados constataram que *Avena. fatua* teve maior variabilidade genética, enquanto *A. barbata* teve maior plasticidade fenotípica (Jain e Marshall, 1970).

⁵⁰ Este autor se referiu a Bradshaw (1965) e utilizou o termo plasticidade fenotípica com a mesma conotação adotada por ele.

Cinco anos mais tarde, Richards Alexander (1975) analisou a plasticidade fenotípica de *Rafinesquina alternata*, um braquiópode. Coletou 11 amostras em sítios arqueológicos de Indiana, Kentucky e Ohio, EUA. Dessas amostras, 1100 espécimes do Ordoviciano superior foram analisados. Foram medidas as variações de comprimento médio, relação entre perímetro /volume e relação comprimento/altura em sete intervalos estratigráficos. Os resultados indicaram que a variação observada nas características morfológicas externas de *R. alternata* foram causadas por mudanças ambientais.

Bonaparte & Brawn (1975) analisaram a plasticidade de 16 caracteres em híbridos de milho (*Zea mays* L.) em relação à densidade de plantas. Os híbridos diferiram em suas respostas plásticas em todas as características analisadas. Enquanto alguns caracteres foram altamente plásticos, outros foram mais estáveis. Os autores sugeriram a existência de uma relação entre a plasticidade dos caracteres e seu padrão de desenvolvimento. Concordaram com Bradshaw (1965) de que a plasticidade de um caráter é uma propriedade independente daquele caráter e está sob seu próprio controle genético.

Morishima & Oka investigaram a diferenciação do padrão de crescimento e a plasticidade fenotípica, em linhagens selvagens e domésticas de arroz cultivadas em diferentes ambientes. Eles testaram as concentrações de nutrientes e diferenças de fotoperíodo, durante sete anos. Eles observaram que as linhagens selvagens eram mais plásticas do que as domésticas e que durante a domesticação, a plasticidade fenotípica havia perdido sua vantagem seletiva (Morishima & Oka, 1975).

Vasek (1977) analisou três espécies de *Clarkia* em relação às características morfológicas e de desenvolvimento. Inicialmente, as plantas foram cultivadas em um mesmo ambiente para homogeneizá-las. Depois, para estimar a plasticidade fenotípica⁵¹, foram submetidas a diferentes condições de temperatura, fotoperíodo e solução de Hoagland⁵² padrão. Ao serem submetidas a diferentes fatores ambientais as populações analisadas apresentaram expressões fenotípicas diferentes. Além disso, a plasticidade fenotípica foi maior na natureza do que no campo.

Arthur Shapiro (1975a, 1975b, 1975c, 1976, 1978) desenvolveu vários estudos para investigar a plasticidade fenotípica em diversas espécies de borboletas em relação ao fotoperíodo e temperatura. No entanto, seus resultados foram inconclusivos.

Gerald Rehfeldt analisou 12 populações de *Pinus manticola* usando a abordagem de full-sib, para investigar a diferenciação local das populações do sul e do norte de Idaho, EUA. Essas

⁵¹ Eles utilizaram o termo plasticidade fenotípica no mesmo sentido adotado por Bradshaw (1965).

⁵² Solução nutritiva fornecida às plantas para melhorar seu crescimento.

populações se encontravam em diferentes altitudes. As sementes coletadas dessas plantas foram cultivadas em dois ambientes diferentes. Os resultados mostraram pouca diferenciação entre as populações, variação genética entre as famílias dentro das populações e diferenças de crescimento e desenvolvimento relacionadas aos efeitos ambientais. O autor concluiu que a adaptação dessa espécie pode ser governada mais pela plasticidade fenotípica do que pela diferenciação seletiva. Ele mencionou que resultados parecidos foram encontrados em Baker, 1974; Rehfeldt e Steinhoff, 1970; Steinhoff, 1979 (Rehfeldt, 1979, p. 633).

De acordo com Sahotra Sarkar, a década de 1970 marcou o início do desenvolvimento de modelos para o estudo da plasticidade e da norma de reação (Sarkar, 2004, p. 21). Um desses modelos foi proposto por Derek Roff. Em seu artigo de 1978, apresentou um modelo baseado na regressão de pais-filhos. Seu objetivo foi investigar a evolução dos caracteres em ambientes variáveis. Esse modelo também podia ser usado nas investigações de plasticidade fenotípica (Roff, 1978).

O uso de modelos para o estudo da plasticidade se expandiu na década de 1980. Além disso, o interesse teórico aumentou as investigações experimentais sobre a plasticidade fenotípica (Sarkar, 2004, p. 21). Esses modelos que começaram a ser construídos levaram em conta que a norma de reação era alvo da seleção, mas com um enfoque menor sobre a questão genética (Huey & Slatkin, 1976). A maior parte desses modelos lidava com os caracteres de história de vida (Lively, 1986; Stearns & Koella, 1986; Fagen, 1987; Moran, 1992;) (Sarkar, 2004, p. 22).

Como eram restritos aos caracteres de história de vida eles se mostraram limitados. Além disso, de acordo com Sarkar, esses modelos apresentavam dois problemas: variação genética não limitada e nenhuma restrição sobre a evolução (Scheiner, 1993a). Isso levou alguns estudiosos a pensarem que nesses modelos a seleção somente explicaria as características de interesse (Gould & Lewontin, 1979) (Sarkar, 2004, p. 22).

6.2 PUBLICAÇÕES DAS DÉCADAS DE 1980 E 1990

De acordo com Sarkar, na década de 1980 ocorreu um retorno às ideias de Bradshaw (1965) sobre o controle genético específico da plasticidade (Sarkar, 2004, p. 25). Por exemplo, Scheiner & Goodnight (1984) constataram que cinco populações de *Danthonia spicata* apresentaram diferenças significativas na variância fenotípica para 11 das 12 características analisadas e que as diferenças genotípicas foram pequenas. Os autores sugeriram que essas

diferenças genótípicas foram resultado de deriva genética do que da seleção (Scheiner e Goodnight, 1984, p. 848). Em outro trabalho, Schlichting (1986) sugeriu que o padrão da resposta plástica poderia evoluir independente do caráter médio (Schlichting, 1986, p. 677).

Gerdien de Jong (1988, 1989, 1990a) começou a modelar a variação quantitativa da plasticidade. Não mencionou explicitamente a existência de genes da plasticidade, mas seu modelo admitia a existência destes genes e a evolução independente da plasticidade. Essa abordagem foi chamada de polinomial (*polynomial*) por Via e colaboradores (1995) ou abordagem da norma de reação por de Jong (1995). Alguns pesquisadores estudaram essa abordagem e sugeriram que a seleção atuaria nos coeficientes dos polinômios relevantes (Scheiner & Lyman, 1991).

Sergei Gavrilets & Samuel Scheiner (1993) produziram um modelo formal para a abordagem anteriormente mencionada. A norma de reação foi descrita por uma função polinomial dos valores fenotípicos expressos pelo genótipo por meio de um intervalo de ambientes e os modelos evolutivos eram baseados na média da população e na variância e covariância genética do coeficiente do polinômio.

De Jong (1990b) estendeu a genética quantitativa padrão à construção de modelos aditivos (sem dominância⁵³ e epistasia⁵⁴), em que efeitos alélicos eram funções lineares das variáveis ambientais. Esse modelo também passou a incluir epistasia (Tienderen & Koelewyn, 1994). De Jong mostrou que o estado de caráter e abordagem polinomial eram equivalentes para ambientes discretos e contínuos (de Jong, 1995).

Gabriel & Lynch (1992) desenvolveram modelos para explicar a evolução da norma de reação, nos quais o ambiente induziria um interruptor (*switches*) irreversível no desenvolvimento. Já para outros modelos a norma de reação poderia assumir qualquer forma e incorporar as restrições genéticas. Dessa maneira a seleção levaria as populações para convergir em um genótipo com *fitness* máximo em todos os ambientes. Mesmo se a seleção atuasse sobre o próprio caráter em cada população, a evolução da plasticidade seria independente da evolução da média do caráter (Gavrilets & Scheiner, 1993).

No entanto, segundo Sarkar, essas questões foram marginais no debate que emergiu nesse período sobre a evolução da norma de reação e da plasticidade. Para ele, a disputa foi se a plasticidade era um alvo direto da seleção (relacionada à questão da existência dos genes da plasticidade) ou se a plasticidade era um subproduto da seleção, como argumentado por Via & Lande (1985) (Sarkar, 2004, p. 26).

⁵³ Dominância é a propriedade de um alelo (dominante) produzir o mesmo fenótipo tanto em condição homozigótica quanto heterozigótica.

⁵⁴ Epistasia é a interação entre os genes. Ela ocorre quando a ação de um gene é modificado por um ou diversos genes que se associam independentemente.

Sara Via & Russel Lande (1985) desenvolveram modelos para explicar a dinâmica evolutiva dos caracteres quantitativos em ambientes parcialmente heterogêneos. Esses modelos estavam relacionados a evolução da norma de reação adaptativa e não adaptativa, genética quantitativa e sua base era genética (Via, 1987; Jong, 1988, 1989, 1995; Van Tienderen, 1991; Gabriel e Lynch, 1992; entre outros).

Alguns pesquisadores consideravam a variação ambiental como uma consequência da heterogeneidade espacial (Via e Lande, 1985; Via, 1987; Van Tienderen, 1991). Nesse cenário, um indivíduo completaria seu desenvolvimento em um único ambiente. Seguindo as ideias de Christiansen (1975), Via e Lande (1985) distinguiram dois tipos de seleção: a *soft*, que envolvia a regulação de cada população em cada ambiente, e a *hard*, na qual a população seria globalmente regulada. Eles construíram 4 modelos com dois ambientes discretos: 1) população panmítica com seleção *soft*; 2) a mesma população com seleção *hard*; 3) uma população subdividida com seleção *soft*; 4) a mesma população com seleção *hard*. Eles assumiram uma seleção fraca e populações grandes o bastante para a mutação reabastecer qualquer variação perdida por causa da seleção. Além disso, as gerações não teriam sobreposição, teriam herança autossômica e os efeitos da mutação, deriva, epistasia e recombinação seriam menores que o da seleção. Sendo assim, se a correlação genética entre os estados de caráter não fosse ± 1 e se não houvesse custo para a plasticidade, nos modelos 1 e 2 um conjunto ótimo para os dois ambientes seria alcançado. Se ocorresse fluxo gênico adequado entre as populações, os modelos 3 e 4 teriam as mesmas conclusões. Sara Via (1987) estendeu o modelo 1 para uma situação com 4 ambientes (Sarkar, 2004, p.23).

Os pesquisadores Gomulkiewicz & Kirkpatrick (1992), utilizando técnicas desenvolvidas por Kirkpatrick & Heckman (1989) modelaram a seleção *soft* e *hard* em ambientes que variavam continuamente. Eles estavam interessados em estudar tanto as restrições sobre a evolução quantitativa quanto a emergência da norma de reação adaptativa. Esses autores também modelaram a variação temporal que abrangia dois tipos: variação dentro da geração (o mesmo indivíduo experimentava um intervalo de ambientes) e variação entre as gerações (cada indivíduo experimentava um tipo de ambiente, mas isso mudava na geração seguinte). No caso da variação dentro da geração, ocorria a diferenciação de dois tipos de caracteres, lábeis e não lábeis. No primeiro caso o indivíduo ajustava sua expressão fenotípica ao longo de sua vida. No segundo caso, sua expressão durante o desenvolvimento era fixa. Diante disso, eles sugeriram que populações genotipicamente idênticas poderiam divergir em suas características evolutivas dependendo dos ambientes em que se desenvolviam (Sarkar, 2004, p. 24).

Sara Via (1994) distinguiu dois tipos de plasticidade. O primeiro seria o resultado da exposição de genótipos a ambientes diferentes e repetidos. Neste caso, o uso da norma de reação seria restrito. O segundo tipo seria o ruído de plasticidade (*noisy plasticity*), que seria a resposta à variabilidade imprevisível dentro do ambiente. No segundo caso, a resposta plástica seria diferente de uma norma adaptativa, pois o resultado seria a variabilidade fenotípica dentro do ambiente em questão e não a produção de um fenótipo particular (Via, 1994, p. 37).

A controvérsia decorrente disso, como exposta acima, foi se a norma de reação adaptativa emergiu como alvo da seleção ou como subproduto da seleção, agindo sobre as próprias características. Estas questões estavam relacionadas à existência de genes específicos da plasticidade, que são genes que podem modificar a expressão de uma característica. Bradshaw em sua revisão havia afirmado que se esses genes existissem, eles seriam genes da seleção (Bradshaw, 1965). Em oposição à visão de Bradshaw, nos modelos da década de 1980, todos os genes atuariam como genes da plasticidade (Scheiner, 1998).

Nos modelos mencionados, a norma de reação adaptativa emergiu, enquanto a seleção atuava sobre a média dos caracteres quantitativos. A seleção seria estabilizadora, levando a população em direção a um ótimo acessível. A técnica usada nessas análises era chamada de abordagem do estado de caráter (*character state*) (Via et al., 1995). Esta técnica foi proposta nos trabalhos de Douglas Scott Falconer (1913-2004) em 1952, que mostrou que quando um genótipo expressava o mesmo fenótipo em dois ambientes diferentes, poderia ser modelado com dois caracteres geneticamente distintos correlacionados. Assim, era possível utilizar técnicas da genética quantitativa para analisar a evolução da norma de reação. Nessa abordagem, o conjunto de fenótipos médios constituiu a norma de reação do genótipo (Sarkar, 2004, p. 23).

6.3 A CONTROVÉRSIA

6.3.1 Os estudos iniciais de Via e Lande

Nesta seção discutiremos brevemente sobre a controvérsia que ocorreu na década de 1980, envolvendo questões relacionadas à plasticidade fenotípica.

De acordo com Pigliucci, Via & Lande (1985) tiveram uma ideia original. Eles incorporaram a plasticidade fenotípica na teoria geral da genética quantitativa evolutiva. Seu trabalho contribuiu para os estudos teóricos modernos sobre evolução da norma de reação (Pigliucci, 2001, p. 66).

Antes de iniciar seus estudos com Russel Lande, Sara Via estava interessada na adaptação das populações em ambientes heterogêneos. A abordagem utilizada em sua pesquisa envolvia a análise da interação do genótipo e ambiente e de populações em dois ambientes diferentes. Para isso, utilizou insetos herbívoros em diferentes plantas hospedeiras (Via, 1984a, 1984b). A partir daí, dedicou-se à investigação da evolução dos insetos especialistas⁵⁵. Quando deu início à sua parceria com Lande, passou a investigar também a medida da variação em resposta ao ambiente. Essa questão já tinha sido discutida por Bradshaw (1965), quando observou que a expressão de um genótipo podia ser alterada pelo ambiente. Um ponto importante é que Via diferenciava o genótipo da norma de reação (Nicoglou, 2015, p. 72), em oposição ao pensamento de Johannsen, que os considerava como sinônimos.

Na definição de plasticidade de Via havia pontos em comum com a de Bradshaw (1965), mas também havia elementos que estavam presentes nas definições de Georgy Gause (1910-1986) e de Ivan I. Schmalhausen (1884-1963). Nas palavras de Via:

A modificação ambiental do fenótipo é comumente [encontrada] em caracteres quantitativos (poligênicos) dos organismos que habitam ambientes heterogêneos. O perfil dos fenótipos produzidos por um genótipo através de ambientes é a “norma de reação” (Schmalhausen, 1949); a medida pela qual o ambiente modifica o fenótipo é chamada de “plasticidade fenotípica” (Bradshaw, 1965; Gause, 1947). Como a resposta fenotípica à mudança ambiental pode facilitar a exploração de alguns ambientes e fornecer proteção para outros, o nível de plasticidade de uma dada característica é tido como sendo moldado pela seleção (Via & Lande, 1985, p. 505).

Via & Lande (1985) propuseram um modelo sobre a evolução da plasticidade. Anos mais tarde Via definiu a plasticidade de acordo com esse modelo (Via, 1993). Segundo Via, a ideia de que a plasticidade fenotípica é uma característica independente da média das características e a implicação de que a plasticidade é o alvo da seleção baseou-se em uma análise equivocada de Bradshaw (1965). Ela considerou que as causas desse engano poderiam

⁵⁵ Insetos especialistas são aqueles que utilizavam apenas um tipo de planta hospedeira para alimentação e oviposição.

estar relacionadas à falta de dados suficientes relacionados à genética quantitativa (Via, 1993, p. 352).

Após alguns estudos (Via, 1987; Via & Lande, 1985, 1987), os autores concluíram que a evolução da norma de reação poderia somente ocorrer por meio das próprias características fenotípicas e que a seleção não atuava diretamente sobre a plasticidade.

6.3.2 A controvérsia propriamente dita

No ano de 1986 ocorreu o início das divergências quando Carl Schlichting defendeu uma posição diferente da de Via & Lande. Após comparar duas espécies (*Portulaca grandiflora* e *P. oleracea*), Schlichting sugeriu que o controle genético da plasticidade de uma característica era diferente do controle genético da própria característica. As forças evolutivas poderiam atuar de modo independente sobre os caracteres e sobre a plasticidade daqueles caracteres (Schlichting, 1986, p. 677).

Alguns pesquisadores concordaram com Schlichting. Nesse sentido, Peter Van Tienderen (1991) e De Jong (1995) propuseram modelos da genética quantitativa. Nesses, foi detectada a existência de genes da plasticidade.

Assim, a divergência entre Via e Schlichting dizia respeito à atuação das forças evolutivas sobre a plasticidade. Essa controvérsia que ocorreu em periódicos e encontros científicos se restringiu mais ao âmbito teórico e conceitual do que nos obstáculos empíricos para a identificação da base “genética” da plasticidade. O problema foi que eles compreendiam de modo diferente a “base genética” da plasticidade (Nicoglou, 2015, p. 73).

Nesse ponto, entraram novos personagens na discussão: Samuel Scheiner e Richard Lyman. Ampliando os resultados de Scheiner & Goodnight (1984), que mencionamos anteriormente neste capítulo, Scheiner & Lyman desenvolveram métodos para medir a herdabilidade da plasticidade. Eles testaram o tamanho do tórax em *Drosophila melanogaster* em diferentes condições de temperatura. Após analisarem os resultados experimentais, observaram que a herdabilidade da plasticidade era menor do que a herdabilidade da média da característica. Sugeriram que a plasticidade da característica era distinta de sua média (Scheiner & Lyman, 1989). Esses autores criticaram o modelo de Via Lande (1985), preferindo o modelo de Lynch & Gabriel (1987), já mencionado nesta seção.

Scheiner & Lyman (1991) considerando a plasticidade como uma característica fenotípica específica e no contexto das pesquisas da genética quantitativa, propuseram uma classificação para a base genética da plasticidade. Eles adotaram um modelo em que a seleção atuava de modo diferente sobre a característica e sobre a plasticidade. Testaram três pressupostos das bases genéticas da plasticidade (Scheiner & Lyman, 1991, p. 25).

O primeiro, sobredominância (*overdominance*) considerava que a condição de heterozigose e a plasticidade eram inversamente proporcionais. A plasticidade era vista como um acidente, sendo o resultado de perda ou redução da homeostase genética. Isso levava a um aumento da homozigose genotípica. O segundo (pleiotropia) admitia que a plasticidade era uma função da expressão diferencial do mesmo gene em diferentes ambientes. O terceiro (epistasia) admitia que duas classes de genes controlavam as características fundamentais da norma de reação, sua plasticidade e média geral (Scheiner & Lyman, 1991). Os autores concluíram que a plasticidade era o resultado da interação entre os genes que determinam a resposta aos efeitos ambientais e os genes que determinam a expressão da média da característica.

Mais evidências de que a plasticidade de uma característica evoluía separadamente da própria característica foram trazidas por estudos comparativos como, por exemplo, os desenvolvidos por Schlichting & Levin (1984,1988, 1990; Schlichting, 1989). Esses autores compararam a plasticidade de 18 características de três espécies de *Phlox* (*P. cuspidata*, *P. drummond2* e *P. roemeriana*) em seis ambientes diferentes. Testaram três hipóteses, a saber: se havia relação inversa entre plasticidade e heterozigosidade; se a resposta plástica tornava-se menos similar com a distância filogenética; se a resposta plástica era menos similar para as espécies que evoluíssem em ambientes similares. Os resultados encontrados confirmaram as três hipóteses (Schlichting & Levin, 1984). Quando eles analisaram dez características em cinco populações de *P. drummond2*, encontraram uma maior variação na média da característica do que na plasticidade (Schlichting & Levin, 1988). Além disso, constataram que as populações mostravam diferenças significativas entre os padrões de divergência da plasticidade e da média das características, reforçando a ideia de que a plasticidade evoluía independentemente da média da característica e tinha um controle genético específico (Schlichting & Levin, 1990).

Via (1993a) não concordou com a interpretação dos resultados apresentados por Schlichting & Levin (1990). Em suas palavras:

Este ponto de vista é (a) incompatível com a conduta de qualquer seleção estabilizadora ou direcional dentro dos ambientes, (b) enganosa por causa da afirmação de que a plasticidade e a

característica média são independentes, e (c) desnecessária para uma descrição da evolução da norma da reação, pois os efeitos propostos dos genes separados para plasticidade pode ser produzido pela expressão de gene específico do ambiente ou por efeitos alélicos que variam através dos ambientes, ambos incorporados nos modelos genéticos atuais de evolução da norma da reação (Via 1993a, p.353).

Para Via a afirmação de que a plasticidade era independente da média da característica envolvia um equívoco semântico. Além disso, a média da característica podia ser medida para um único ambiente e em vários ambientes, recebendo o nome de “grande média”. Os dados coletados por Scheiner, Schlichting e seus colaboradores mostraram apenas que a plasticidade e a grande média eram independentes. Com essas duas medidas era possível estabelecer a correlação entre a evolução da característica e a evolução da plasticidade. No mesmo ambiente, espécies diferentes podiam crescer diferentemente, enquanto nos ambientes mudados, o crescimento médio poderia ser o mesmo. Os genes da plasticidade seriam desnecessários. Caso existissem genes para plasticidade que fossem diferentes dos genes para os valores médios das características isso significaria que o *loci* que influenciava o grau de mudança fenotípica em diferentes ambientes seria independente do valor da característica dentro de determinado ambiente (Via 1993a, p. 361). A partir disso ela concluiu que a plasticidade fenotípica deveria ser considerada como um “subproduto” da seleção sobre diferentes características fenotípicas médias em vários ambientes e não como uma característica específica, como sugerira Scheiner (Via, 1993a, p. 164).

Via alegou que os experimentos de Scheiner & Lyman (1991), que forneciam dados para o modelo da epistasia, envolviam a seleção sobre os valores das características. Além disso, que o *loci* investigado pelos dois autores, era um *loci* modificador com expressão específica do ambiente (*modifier loci with environment-specific expression*) que já faziam parte dos modelos da genética quantitativa (Via 1993a, p. 362).

Scheiner replicou que a definição de genes de plasticidade e terminologia de Via se referia ao mesmo fenômeno que ele tinha investigado (Scheiner, 1993b, p. 371).

Por outro lado, Schlichting & Pigliucci passam a considerar os genes da plasticidade de forma mais restrita que Via, a saber: um “*loci* regulatório que exerce controle sobre a expressão de genes estruturais dependendo do ambiente produzindo assim uma resposta plástica” (Schlichting & Pigliucci, 1993, p. 366).

Schlichting & Pigliucci apresentaram várias evidências da existência dos referidos *loci* regulatórios. Propuseram dois estágios para a evolução da norma de reação: a seleção explorava a variação alélica disponível para mover a média da característica em direção a um

ótimo; os ajustes da norma da reação poderiam ocorrer através da modificação da arquitetura genética subjacente (Schlichtin & Pigliucci, 1993, p. 366). Continuaram a desenvolver essas ideias em outro artigo (Schlichtin & Pigliucci, 1995).

Via ficou convencida com as evidências apresentadas pelos dois autores e comentou:

O controle específico do ambiente da expressão fenotípica por genes regulatórios é geralmente compatível com os modelos da genética quantitativa por três razões: (1) os modelos da genética quantitativa não são destinados a ser mecanicistas; eles são cegos para os mecanismos genéticos precisos que geram os padrões da variância e covariância genética entre os caracteres, (2) o sistema de genes regulatórios não necessariamente causam violações das afirmações de normalidade dos modelos da genética quantitativa, e (3) a ação epistática do gene entre o *loci* regulatório e o *loci* da característica não invalida a dependência dos modelos aditivos genéticos de (co)variância (Via, 1993a p. 374).

Como a questão (2) somente era válida se um grande número de caracteres e *loci* regulatórios estivessem envolvidos, Via sugeriu que a ação epistática do gene contribuiria para a variância genética aditiva (Via, 1993a p. 376). Ela reconheceu que para explicar os detalhes genéticos da evolução da norma de reação era necessário utilizar modelos fornecidos pela genética quantitativa (Via, 1993a p. 377).

A controvérsia foi finalizada em favor do conceito de Scheiner após a publicação de Via *et al.*, 1995. O conceito de Scheiner foi redefinido por Schlichting & Pigliucci (1993). Eles propuseram uma nova definição para “genes da plasticidade” como:

Um *loci* regulatório que exerce controle ambientalmente dependente sobre a expressão estrutural do gene e assim produz uma resposta plástica. Tal *loci* representa um mecanismo genético para a resposta plástica que é distinta daquela assumida nos modelos da genética quantitativa para a evolução da norma de reação (Schlichting & Pigliucci, 1993, p. 366).

O debate entre Via e Scheiner sobre a evolução da plasticidade fenotípica mostra que mesmo que as evidências empíricas das bases genéticas da plasticidade tenham aumentado a partir da segunda metade da década de 1980, a busca de uma melhor compreensão dos mecanismos moleculares da origem das características fenotípicas tem levado os biólogos a se preocuparem com as causas subjacentes da plasticidade. Após o término do debate, a definição de plasticidade de Bradshaw permaneceu na literatura biológica, provavelmente porque nenhuma das partes envolvidas no debate questionou isso (Nicoglou, 2015, p. 74).

Porém vários problemas que vieram à tona no debate permanecem ainda sem solução. O mais relevante talvez não seja como a plasticidade evolui ou qual é a sua base genética, mas como a plasticidade deveria ser definida. Nesse caso, dever-se-ia incluir ou não suas causas? Via e Scheiner, assim como Bradshaw, nunca analisaram o mapa genótipo-fenótipo. Isso poderia explicar a dificuldade atual em associar a plasticidade ao mapa genótipo-fenótipo (Nicoglou, 2015, p. 74).

Vários participantes dessa disputa se reuniram em 1992 na Universidade da Califórnia, em Berkeley. Após várias discussões publicaram o artigo intitulado “Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy” (Via *et al.*, 1995). Nele os autores apresentaram uma série de indagações teóricas:

- Como a variância epistática e a ação gênica epistática afetam a resposta evolutiva longa para seleção sobre a norma de reação? Quão robustas são as predições dos modelos atuais que são baseados na variância genética aditiva?
- Podem os modelos genéticos explícitos complementarem os modelos genéticos quantitativos menos detalhados. Podemos aprender sobre a plasticidade o suficiente para estimar adequadamente os parâmetros de tais modelos?
- Precisamos de fato de modelos que dirijam especificamente a evolução dos mecanismos regulatórios?

Os dados da genética molecular ajudaram a resolver a controvérsia. Por exemplo, as questões sobre o *loci* regulatório puderam ser testadas somente no nível molecular.

6.4 ALGUMAS CONSIDERAÇÕES

Segundo Carl Schlichting (1986), de 1965 (publicação da revisão de Bradshaw) até 1985 (publicação do artigo de Via & Lande) os estudos sobre plasticidade foram limitados. Ele apontou diversas razões para isso. Em suas palavras:

Até 1980, o trabalho teórico sobre a plasticidade era limitado; e pesquisa empírica, com a notável exceção dos esforços de Subodh Jain (Jain, 1978, 1979; Marshall & Jain, 1968), foi em grande parte sem foco. As razões para tal negligência são intrigantes, especialmente considerando a clareza da revisão de Bradshaw.

Certamente, parte do problema foi a crescente fascinação com a detecção e medição de variação "genética", em que a plasticidade deve ter parecido uma antítese. Outro problema foi que a variabilidade induzida pelo ambiente em um experimento é tipicamente evitada a todo custo. A complexidade experimental e o problema de medir as respostas plásticas também atrasou o progresso (Schlichting, 1986, p. 669).

No entanto, Nicoglou (2015) e Peirson (2015) discordam dessa opinião. Afirmam que se observarmos a utilização do termo plasticidade entre os anos de 1965 e 1980, constataremos que seu permaneceu ativo, apesar de não estar relacionado com a evolução da plasticidade fenotípica, mas sim com a investigação da presença ou ausência de resposta plástica.

Em nosso levantamento bibliográfico também observamos, principalmente nas décadas de 1960 e 1970, artigos cujos objetivos eram estudar a presença de plasticidade em espécies, populações ou variedades de plantas e animais, submetidos a ambientes diferentes. A questão de evolução da plasticidade fenotípica, como colocada por Bradshaw (1965) apareceu nos artigos do final da década de 1970.

CAPÍTULO 7

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O objetivo desta pesquisa era responder as perguntas que foram colocadas na Introdução, que reproduziremos logo abaixo:

- a) No que consistiu a síntese evolutiva? Quais foram seus principais pressupostos? Qual foi o contexto científico, social, político e econômico que ela se desenvolveu? As críticas que surgiram na década de 1980 são procedentes?
- b) No que consiste a síntese estendida ou expandida? Quais são seus principais pressupostos?
- c) O que mudou da síntese evolutiva para a síntese estendida? Qual é o contexto dessa mudança?
- d) Por que nem todos os biólogos atuais concordam que se está diante de uma síntese estendida em andamento?
- e) É procedente a descrição feita por alguns autores de que a ideia da plasticidade fenotípica já estava presente em publicações de vários autores desde o início do século XX? Como ela aparece (ou não) nos trabalhos mencionados?
- f) Considerando os principais trabalhos dos chamados “arquitetos da síntese evolutiva” (Dobzhansky, Mayr, Huxley, por exemplo), é procedente a afirmação de que a plasticidade fenotípica realmente não estava presente na síntese evolutiva?

Julian Huxley (1942) descreveu a Síntese moderna como um evento que ocorreu dentro da Biologia no período entre guerras. Para Mayr (1982), o período foi de 1936 a 1947⁵⁶. Ele considera que este movimento promoveu a convergência de várias disciplinas, caracterizando-se pela união de duas tradições: a naturalista e a experimentalista. A seu ver, a Síntese moderna foi o resultado dos desenvolvimentos da genética; da teoria da seleção natural (modelos matemáticos e experimentais do estudo da evolução); da aplicação de métodos experimentais quantitativos ao estudo da Biologia; da fusão da nova genética com a teoria da seleção natural e da necessidade do isolamento geográfico na fase inicial da especiação. Alguns pressupostos anteriormente adotados foram deixados de lado como, por exemplo, a herança de caracteres adquiridos (*soft inheritance*). Outros, no entanto, foram considerados, tais como: a visão das espécies como agregados populacionais, a necessidade de isolamento geográfico para a ocorrência de especiação e a atuação da seleção natural sobre a frequência gênica. São considerados arquitetos da síntese, na visão de Mayr: Theodosius

⁵⁶ Existem diferentes interpretações sobre o período de duração da Síntese evolutiva. Para Smocovitis sua duração foi mais longa (até 1960).

Dobzhansky (1937); Ronald A. Fisher (1930); Sewall Wright (1931); John B. Sanderson Haldane (1932), Julian Huxley (1940); Ernst Mayr (1942); George G. Simpson (1944); Bernard Rensch (1947) e George L. Stebbins (1950), dentre outros.

Enquanto Mayr enfatiza o papel da Sistemática na Síntese, Provine enfatiza o papel da genética de populações e critica o emprego do termo “síntese”, uma vez que disciplinas como a Embriologia, não participaram do movimento. Ele considera que o que ocorreu foi uma “constrição” e não uma síntese.

A Síntese ocorreu em um período de fragmentação em consequência das duas Grandes Guerras. O movimento dos filósofos do Círculo de Viena pretendia uma agregação da ciência de um modo geral. A Síntese moderna representou esta tentativa de união dentro da Biologia, pois segundo Mayr, ela estava dividida entre os naturalistas e experimentalistas que “falavam línguas diferentes”. Durante o período da Síntese foram realizados encontros científicos e novas disciplinas e periódicos científicos foram criados.

Contudo, a década de 1980 foi marcada pela presença de publicações que criticavam a síntese evolutiva, considerando-a “incompleta, mal dirigida e errada” já que deixara de lado disciplinas importantes como a Embriologia, por exemplo. De acordo com Vassiliki Betty Smocovitis (1996), nessa época os historiadores e os biólogos evolutivos foram levados a repensar a síntese evolutiva. Isso transparece, por exemplo, nos trabalhos de Maynard Smith (1995); Jablonka & Lamb (1995); Schlichting & Pigliucci (1998); Gould (2002); Love (2003); Kirshner & Gerhardt (2005); que discutem se de fato ocorreu uma síntese e West-Eberhard, 2003; Jablonka e Lamb, 2005; Massimo Pigliucci e Gerd B. Müller (2010); cujos trabalhos propõem uma síntese estendida.

Consideramos que algumas críticas à síntese são procedentes, mas outras não. Ela pode ser considerada incompleta, uma vez que não incluiu disciplinas como a Embriologia, por exemplo. Nesse sentido, temos que levar em conta o contexto científico da época. Até que ponto era possível relacionar a embriologia com os conhecimentos da genética, por exemplo? Considerá-la “errada”, por outro lado, nos parece um anacronismo. Temos que considerar as condições da ciência no período relevante. De lá para cá muitos outros conhecimentos foram conquistados, permitindo um melhor diálogo entre antigas e novas disciplinas da Biologia. Quanto a ser rotulada de “mal dirigida” nos parece um exagero, pois ela permitiu um diálogo entre algumas subáreas da biologia que antes não havia.

A Síntese não alcançou alguns de seus objetivos, por ter eliminado algumas variáveis relevantes para o processo evolutivo. Por causa disso, não pôde explicar vários fenômenos evolutivos. Porém, promoveu a unificação de conhecimentos provenientes de diversos

campos da Biologia, como a genética, sistemática, paleontologia, entre outros. Construiu pontes entre esses conhecimentos e promoveu a interação entre pesquisadores de vários países. Como mencionado acima, nas décadas de 1920 e 1940 as reuniões científicas e os livros e artigos publicados criaram condições para que a comunidade científica pudesse trocar e comparar pontos de vista e os dados que estavam surgindo. Se a Síntese não conseguiu realizar tudo o que pretendia, ela merece crédito pelo que conquistou.

Alguns autores consideram que estamos a algum tempo vivenciando uma situação diferente que não corresponde mais à Síntese evolutiva, pois houve a inclusão e o surgimento de novas disciplinas e subáreas de estudo, como a Evo-devo, por exemplo. Além disso, novos pressupostos que não faziam parte da Síntese foram acrescentados e estão sendo objeto de estudo, como, a epigenética, plasticidade fenotípica, construção de nicho, entre outros. Diante disso, propõem a mudança de nome de Síntese moderna para Síntese evolutiva estendida.

Há biólogos que não concordam com que tenha havido uma mudança, em relação ao que era considerado pela síntese. Talvez isso se deva à falta de conhecimento histórico do que foi este movimento e de seus pressupostos. Outros que têm o conhecimento do que foi a síntese e de seus pressupostos, consideram que não é necessário haver uma mudança de nome, pois se trata de um programa de pesquisa em que novos pressupostos que estão sendo acrescentados, não entram em conflito com o que seria o núcleo duro ou *hard core da Síntese moderna*. Há ainda um terceiro grupo que considera se tratar de um programa de pesquisa em andamento, mas é favorável a uma mudança de nome.

Concordamos com a existência da mudança, mas não que tenha havido uma ruptura de paradigma, no sentido kuhniano. Consideramos tratar-se de um programa de pesquisa em andamento que pode receber o nome de Síntese estendida ou não.

Em relação à plasticidade fenotípica, esta pesquisa mostrou que não apenas no início do século XX, mas também no final do século XIX, foi possível encontrar elementos relacionados à plasticidade nas concepções de diversos estudiosos, embora muitos deles não tenham empregado a terminologia “plasticidade fenotípica”. Por exemplo, Baldwin (1896) considerava que o ambiente poderia modificar o fenótipo. Para ele, indivíduos de uma mesma geração eram plásticos e podiam se adaptar a seus ambientes. Weismann (1904) em seus experimentos com borboletas, criadas em ambientes com temperaturas diferentes, concluiu que as modificações de cor das asas eram causadas pela variação de temperatura. Woltereck (1909), baseado nos resultados experimentais obtidos com *Daphnia* investigou se a variação produzida pelo ambiente produzia algum impacto de desenvolvimento e cunhou o termo

“norma de reação”. Concluiu que o que era herdado era a norma de reação e que a mudança hereditária consistia na modificação dessa norma.

Considerando os chamados “arquitetos da síntese” provavelmente o que teve contato mais próximo com essa concepção foi Dobzhansky por ter traduzido a obra de Schmalhausen para a língua inglesa (*Factors of evolution*) e por sua formação em morfologia na União Soviética. Ele também trabalhou com a norma adaptativa que consistia no fato de que uma mutação não alteraria a característica morfológica, mas introduziria uma mudança na norma de reação) Para Simpson, a ideia de seleção estabilizadora de Schmalhausen foi valiosa para a teoria evolutiva. No entanto, para saber exatamente a posição dos outros arquitetos da síntese seria necessário um exame detalhado de suas principais obras, o que não foi feito, por fugir ao escopo desta pesquisa e pelas limitações de tempo para concluí-la.

Pode-se dizer que os estudos relacionados à plasticidade fenotípica estavam presentes na União Soviética, na década de 1940. Contudo, devido aos problemas políticos, foram proibidos, pois se opunham à visão adotada por Lysenko. Na Europa, nessa época, é possível encontrar contribuições como a de Waddington sobre a assimilação genética. Os resultados de seus experimentos com *Drosophila* traziam evidências de que uma característica poderia se expressar mesmo na ausência de um estímulo ambiental.

O uso da expressão plasticidade fenotípica pode ser considerada relativamente recente. Refere-se à capacidade para adaptação ambiental por meio do desenvolvimento de fenótipos alternativos. Esta pesquisa mostrou que os estudos de plasticidade fenotípica estão relacionados inicialmente com as contribuições de Weismann ao fazer a diferenciação entre o plasma germinativo (dos gametas) e o somatoplasma. Foi também essencial a distinção entre genótipo e fenótipo feita por Johannsen. Antes disso a terminologia empregada era confusa e o termo “caráter” era utilizado tanto para se referir ao genótipo como para se referir ao fenótipo.

Muitos pesquisadores consideram os estudos de Woltereck, como o primeiro experimento de plasticidade. No entanto, quando analisamos o trabalho de Weismann percebemos que seu experimento com borboletas não deixa de ser um estudo sobre a plasticidade, embora suas conclusões tenham sido diferentes das de Woltereck. Woltereck percebeu que ocorriam variações fenotípicas quando *Daphnia* era submetida a diferentes ambientes nutritivos. Cunhou o termo de “norma de reação” para descrever a relação genótipo/fenótipo/ambiente. Schmalhausen concluiu que quando um organismo era exposto a diferentes condições ambientais poderia surgir uma nova norma de reação que estaria sujeita à ação da seleção natural, o que poderia promover o desenvolvimento de um novo fenótipo.

Waddington, em seus experimentos com *Drosophila*, em diferentes condições ambientais, constatou que novos fenótipos poderiam ser gerados. O produto final era uma característica canalizada que não necessitava mais de estímulo ambiental para se expressar. Denominou esse fenômeno de assimilação genética. Bradshaw, ao contrário de seus colegas, desenvolveu experimentos com plantas. Inicialmente, empregou a expressão “flexibilidade fenotípica”. Posteriormente, adotou a terminologia “plasticidade fenotípica” para se referir à alteração da expressão do genótipo em decorrência das condições ambientais. Ao que tudo indica, foi quem introduziu a expressão plasticidade fenotípica. Esses estudos serviram de base para os estudos posteriores, que se tornaram mais complexos em função dos novos conhecimentos e técnicas de análise. Esta pesquisa mostrou várias vertentes e questões que poderão ser exploradas e aprofundadas em estudos futuros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, Mark B. A missing link in the evolutionary synthesis *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection* by I. I. Schmalhausen; Theodosius Dobzhansky; Isadore Dordick. *Isis*, **79** (2): 281-284, 1988.
- ALBERCH, P. Developmental constraints in evolutionary processes. Pp. 313-332, in BONNER, J. T. (ed.), *Evolution and development*. Berlin: Springer-Verlag, 1982.
- ALEXANDER, Richard R. Phenotypic lability of the brachiopod *Rafinesquina alternata* (Ordovician) and its correlation with the sedimentologic. *Journal of Paleontology*, **49** (4): 607-618, 1975.
- ALLEN, Garland E. *Life science in the twentieth century*. New York: John Wiley & Sons, 1975.
- A.R. Factors of evolution. [Critical review]. The theory of stabilizing selection by I. I. Schmalhausen. *Bios*, **20** (3): 192-193, 1949.
- AZEVEDO, Ricardo, B. R.; James, Avis, C.; McCabe, Jennie; Partridge, L. Latitudinal variation of wing: thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **52**: 1353-1362, 1998.
- BALDWIN, James. M. A new factor in evolution. *American Naturalist*, **30**: 441-451, 536-553, 1896.
- _____. *Development and evolution*. Londres: MacMillan Co., 1902.
- BASAK, S .L. & CHAUDHURI, B. B. Genetic variation and phenotypic plasticity of roots in two cultivated species of jute (*Corchorus olitorus* L. and *C. capsularis* L.). *Biologia Plantarum* (PRAHA), **9** (4): 292-300, 1967.
- BAKER, J. R. *Race*. Oxford: Oxford University Press, 1974.
- BEATTY, John. What's wrong with the received view of the evolutionary theory? *Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, **2**: 397-426, 1980.
- BEGG, Michael. Selection for the genetic basis of an acquired character. *Nature*, **169**: 625, 1952.

- BONAPARTE, E. E. N. A. & BRAUN, R. I. The effect of intraspecific competition on the phenotypic plasticity of morphological and agronomic characters of four maize hybrids. *Annals of Botany*, **39** (163): 863-869, 1975.
- BOORSE, G. C.; DENVER, R. J. Endocrine mechanisms underlying plasticity in metamorphic timing in spadefoot toads. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 646-657, 2004.
- BOSSDORF, O.; ARCURI, D.; RICHARDS, C. L.; PIGLIUCCI, M. Experimental alteration of DNA methylation affects the phenotypic plasticity of ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *Evolutionary Ecology*, **24**: 541-553, 2010.
- BOWLER, Peter J. *The eclipse of Darwinism*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1983.
- BRADSHAW, Anthony D. Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. *Nature*, **169**: 1098, 1952.
- _____. Phenotypic flexibility in plants. *Heredity*, **12**: 141-144, 1958 (a).
- _____. Natural hybridization of *Agrostis tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *New Phytologist*, **57**: 66-84, 1958 (b).
- _____. Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytologist*, **58**: 208-227, 1959 (a).
- _____. Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. III. Populations in varied environments. *New Phytologist*, **59**: 92-103, 1959 (b).
- _____. Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. III. Populations in varied environments. *New Phytologist*, **59**: 92-103, 1960.
- _____. The taxonomic problems of local geographic variation in plant species. *Systematics Association Publication*, **4**:7-16, 1962.
- _____. The analysis of evolutionary processes involved in the divergence of plant populations. P. 143, in S. J. Geerts (ed.), *Proceedings of the 11th International Congress of Genetics*, Haag, Netherlands, 1963.
- _____. Inter-relationship of genotype and phenotype in a varying environment. *Scottish Plant Breeding Station Record*, **1964**: 117-125, 1964.

- _____. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**: 115-155, 1965.
- _____. Unravelling phenotypic plasticity. Why should we bother? *New Phytologist*, **170** (4): 644-648, 2006.
- BRIGANDT, Ingo & LOVE, Alan C. Evolutionary novelty and the Evo-Devo synthesis: field notes. *Evolutionary Biology*, **37**: 93-99, 2010.
- CAVALLI-SFORZA, L. L. The role of plasticity in biological and cultural evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **231**(1): 43-58, 1974.
- CARREIRA, V. P.; SOTO, I.M.; HASSON, E.; FANARA, J.J. Patterns of variation in wing morphology in the cactophilic *Drosophila buzzatii* and its sibling *D. koepferae*. *J. Evol. Biol.*, **9**:1275-1282, 2006.
- CHURCHILL, Frederick. William Johannsen and the genotype concept *Journal of History of Biology*, **7**: 5-30, 1974.
- CASWELL, H. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist*, **23** (1): 35-46, 1983.
- COLLIER, M. H. & ROGSTAD, S. H. Clonal variation in floral stage timing in the common dandelion *Taraxacum officinale* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **91**, 1828-1833, 2004.
- COOK, Stanton, A. & JOHNSON, Michael, P. Adaptation to heterogeneous environments. I. variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. *Evolution*, **22** (3): 496-516, 1968.
- CHRISTIANSEN, F. B. Hard and soft selection in a subdivided population. *American Naturalist*, **109**: 11-16. 1975.
- CRISPO, Erika. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, **61** (11): 2469-2479, 2007.
- DE JONG, G. Consequences of a model of counter-gradient selection. Pp. 264-277, in: G. de Jong (ed.). *Population Genetics and Evolution*. Berlin: Springer-Verlag, 1988.

- _____. Phenotypically plastic characters in isolated populations. Pp. 3-18, in: Fontdevila, A. (ed.). *Evolutionary biology of transient unstable populations*. Berlin: Springer-Verlag, 1989.
- _____. Genotype-by-environment interaction and the genetic covariance between environments: multilocus genetics. *Genetica*, **81**:171–177, 1990 (a).
- _____. Quantitative genetics of reaction norms. *Journal of Evolutionary Biology*, **3**:447-468, 1990 (b).
- _____. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American Naturalist*, **145**: 493–512, 1995.
- DEBAT, V.; BÉGIN, M.; LEGOUT, H., DAVID, J.R. Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature. *Evolution*, **57**(12): 2773-2784, 2003.
- DEWITT, Thomas, J. & SHEINER, Samuel, M. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- DIGGLE, P.K. Developmental plasticity, genetic variation, and the evolution of andromonoecy in *Solomonium hirtum* (Solanaceae). *American Journal of Botany*, **80**: 967-973, 1993.
- DOBZHANSKY, Theodosius H. *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press, 1937.
- _____. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **20**:1-15, 1955.
- _____. DOBZHANSKY, Theodosius (ed.). Preface. Pp. ix-xi. SCHMALHAUSEN, I. I. (ed.). SCHMALHAUSEN, Ivan. I. *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection*. Blakiston: Philadelphia, PA, 1949.
- DRIVER, E. C. Temperature and gene expression in *Drosophila*. *Journal of Experimental Zoology*, **59**:1–28, 1931.
- ELDREDGE, Nils. *Unfinished synthesis: Biological hierarchies and modern evolutionary thought*. New York: Oxford University Press, 1985.
- ELDREDGE, N., & GOULD, S. J. On punctuated equilibria. *Science*, **276**: 338–339, 1997.

- FAGEN, R. Phenotypic plasticity and social environment. *Evolutionary Ecology*, **1**: 263–271, 1987.
- FALCONER, D. S. The problem of environment and selection. *American Naturalist*, **86**: 293-298, 1952.
- FALK, Raphael. The struggle of genetics for independence. *Journal of the History of Biology*, **28**: 219-246, 1995.
- FISHER, Ronald A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Oxford University Press, 1930.
- FISHER, F. J. F. A discussion of leaf morphogenesis in *Ranunculus hirtus*. *New Zealand Journal of Science*, **3**: 685-693, 1960.
- FITTER, Alastair. H. Anthony David Bradshaw. *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society*, **56**: 25-39, 2010.
- FOLGUERA, Guillermo & LOMBARDI, Olimpia. The relationship between microevolution and macroevolution and the structure of the Extended Synthesis. *History and Philosophy of Life Sciences*, **34**: 539-559, 2012.
- GABRIEL, W. & LYNCH, M. The selective advantage of reaction norms for environmental tolerance. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**: 41-59. 1992.
- GARLAND, T., Jr., & KELLY S. A. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *Journal of Experimental Biology*, **209**: 2344-2361, 2006.
- GAVRILETS, S. & SCHEINER, S. M. The genetics of phenotypic plasticity. V. Evolution of reaction norm shape. *Journal of Evolutionary Biology*, **6**:31-48, 1993.
- GAUSE, G. F. Problems of evolution. *Transactions of the Connecticut Academy of Sciences*, **37**:17-68, 1947.
- GLASS, Bentley. [Critical review]. *Factors of evolution. The theory of stabilizing selection* by I. I. Schmalhausen; Isadore Dordick; Theodosius Dobzhansky. *The Quarterly Review of Biology*, **26** (4): 384-385, 1951.
- GLOOR, H. Phänokopie versuche mit aether an Drosophila. *Revue Suisse Zoologie*, **54**: 637-712, 1947.

- GOLDSCHMIDT, Richard. *The material basis of evolution*. Yale: Yale University Press, 1940.
- GOMULKIEWICZ, R., & KIRKPATRICK, M. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution*, **46**: 390-411, 1992.
- GOULD, Stephen Jay. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2002.
- GOULD, Setephen J. & ELDREDGE, Nils. Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, **3**: 115-151, 1977.
- HALDANE, John B. Sanderson. The time of action of genes, and its bearing on some evolutionary problems. *American Naturalist*, **66**: 5-24, 1932.
- HALL, Brian K. *Evolutionary developmental biology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998
- _____. Organic selection: Proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour. *Biology and Philosophy*, **16**: 215-237, 2001.
- HARMS, Vernon, L. Biosystematic studies in the *Heterotheca subaxillaris* complex (Compositae: Astereae). *Transactions of the Kansas Academy of Science*, **68** (2): 244-257, 1965.
- HARPER, J. L. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, **55** (2): 247-270, 1967.
- HARWOOD, Jonathan. Weimar culture and biological theory: A study of Richard Woltereck." *History of Science*, **34**:347-77, 1996.
- HERSH, A. H. The facet-temperature relation in the Bar series of *Drosophila*. *Journal of Experimental Zoology*, **57**: 283–306. 1930.
- _____. On Mendelian dominance and the serial order of phenotypic effects in the Bar series of *Drosophila melanogaster*. *American Naturalist*, **68**:186-189, 1934.
- HOGBEN, Lancelot. *Nature and nurture*. New York: W. W. Norton, 1933.
- HUEY, R. & SLATKIN, M. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, **51**: 363-384, 1976.

- HUETHER, Carl A. Constancy of the pentamerous corolla phenotype in natural populations of *Linanthus*. *Evolution*, **23** (4): 572-588, 1969.
- HUXLEY, Julian S. *The new systematics*. Oxford: Oxford University Press, 1940.
- _____. *Evolution: The modern synthesis*. London: Allen & Unwin, 1942.
- IMASHEVA, A.G.; LOESCHCKE, V.; ZHIVOTOVSKY, L.A.; LAZEBNY, O.E. Effects of extreme temperature on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatti*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **61**: 117-126, 1997.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Epigenetic inheritance and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1995.
- _____. *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2005.
- JABLONKA, E. & LAMB, M. J. Soft inheritance: challenging the modern synthesis. *Genetics and Molecular Biology*, **31**:389–395, 2008.
- JAIN, S.K. & MARSHALL, D.R. Within-family selection in *Avena fatua* and *A. barbata*. *Theoretical and Applied Genetics*, **40** (2): 73-75, 1970.
- JOHANNSEN, Wilhelm. W. The genotype conception of heredity. *The American Naturalist*, **45** (531): 129-159, 1911.
- KIRSCHNER, M. W. & GERHART, J. C. *The plausibility of life: Resolving Darwin's dilemma*. New Haven, CT: Yale University Press, 2005.
- KNAPP, R. Endocrine mediation of vertebrate male alternative reproductive tactics: the next generation of studies. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 658-668, 2004.
- KRAFKA, J. The effect of temperature upon facet number in the bar-eyed mutant of *Drosophila*. *Journal of General Physiology*, **2**: 409–464, 1920.
- LALAND, Kevin; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marc; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd B.; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, **514**: 161-164, 2014.

- LECLAIRE, M. E BRANDL, R. Phenotypic plasticity and nutrition in a phytophagous insect: consequences of colonizing a new host. *Oecologia*, **100**: 379-395, 1994.
- LEVIN, D.A. Ecological speciation: crossing the divide. *Systematic Botany*, **29**: 807-816, 2004.
- LOVE, A. C. Evolutionary morphology, innovation and the synthesis of evolutionary and developmental biology. *Biology and Philosophy*, **18**: 309-345, 2003.
- LIVELY, C.M. Canalization versus developmental conversion in a spacially variable environment. *American Naturalist*, **128**: 561-572, 1986
- LEVIT, Geory S., HOSSFELD, Uwe & OLSSON, Lennart. From the ‘‘Modern Synthesis’’ to cybernetics: Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884–1963) and his research program for a synthesis of evolutionary and developmental biology. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, **306 B**:89-106, 2006.
- LYNCH, M. The frailty of adaptive hypotheses for the origins of organismal complexity. *Proceedings of the Academy of Natural Science. National Academy of Science. USA*, **104** (suppl. 1):8597-8604, 2007.
- LYNCH, M. & GABRIEL, W. Environmental tolerance. *American Naturalist*, **129**: 283-303, 1987.
- MAGISTRETTI, P. J. Neuron-glia metabolic coupling and plasticity. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 2304-2311, 2006.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação. [Tese de Doutorado]. Campinas: UNICAMP. 1997.
- _____. Bateson: da evolução à genética. *Episteme. Filosofia e História da Ciência em Revista*, **8**: 67-88, 1999.
- _____. August Weismann e evolução: os diferentes níveis de seleção. *Revista da SBHC*, **1** (1): 53-74, 2003.
- _____. *Materials for the study of variation* de William Bateson: um ataque ao Darwinismo? Pp. 259-282, in MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira; REGNER, Anna Carolina Krebs Pereira & LORENZANO, Pablo (eds.). *Ciências da Vida: Estudos históricos e filosóficos*. Campinas: AFHIC (Associação de História e Filosofia do Cone Sul), 2006.

- _____. Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas. *Filosofia. Unisinos*, **8** (2): 170-190, 2007.
- MARTINS, Roberto de Andrade. August Weismann, Charles Brown-Séquard e a controvérsia sobre herança de caracteres adquiridos no final do século XIX. *Filosofia e História da Biologia*, **5** (1): 141-176, 2010.
- MATHER, Kenneth. Genetical control of stability in development. *Heredity*, **7** (3): 297- 336, 1953.
- MATTA, B.P. E BITNER-MATHÉ, B.C. Genetic architecture of wing morphology in *Drosophila simulans* and an analysis of temperature effects on genetic parameter estimates. *Heredity*, **93**: 330-341, 2004.
- MAYNARD SMITH, J.; SZTHMÁRY, E. *The major transitions in evolution*. Oxford: W. H. Freeman, 1995.
- MAYR, Ernst. *Systematics and the origin of species*. New York: Dover, 1942.
- _____. Workshops on the evolutionary synthesis. *Bulletin of the American Academy of Arts and Sciences*, **28** (3): 16-19, 1974.
- _____. *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Cambridge, MA: The Belknap Press, 1982.
- _____. Goldschmidt and the evolutionary synthesis: A response. *Journal of the History of Biology*, **30** (1): 31-33, 1997.
- MAYR, Ernst & PROVINE, William Ball. *The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of Biology*. Cambridge, MA.: Harvard University Press, 1980.
- _____. The evolutionary synthesis. *Bulletin of the American Academy of Arts and Sciences*, **34** (8): 17-32, 1981.
- MOCZEK, A. P. Integrating micro- and macroevolution of development through the study of horned Beetles. *Heredity*, **97**: 168-178, 2006.
- MORAN, N. A. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, **139**: 971-989, 1992.

- MORETEAU, B.; IMASHEVA, A.G., MORIN, J.P. & DAVID, J.R. Wing shape and developmental temperature in two *Drosophila* sibling species: different wing regions exhibit different norms of reaction. *Genetika*, **34**: 248–258, 1998.
- MORISHIMA, Hiroko; & OKA, Hiko-ICHI. Comparison of growth pattern and phenotypic plasticity between wild and cultivated rice strains). *Japanese Journal of Genetics*, **50** (1): 53-65, 1975.
- NICOGLUO, Antonine. The evolution of phenotypic plasticity: A new perspective on the history of a debate in genetics. *Studies in the History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **50**: 67-76, 2015.
- NILSSON-EHLE, Nils H. Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters acklimatisering? *Kunglig Landtbruksakademiens Handlingar och Tidskrift*, **53**: 537-572, 1914.
- PEIRSON, B. R. Erick, "Richard Woltereck (1877-1944)". Embryo Project Encyclopedia.<http://embryo.asu.edu/handle/10776/3939>. Acesso em: 13/05/2015.
- PEIRSON, Erick. Plasticity, stability, and yield: The origins of Anthony David Bradshaw's model of adaptive phenotypic plasticity. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **50**: 51-66, 2015.
- PELLEGROMS, B. Van Dogen, S.; Van Dyck, H.; Len, L. Larval food stress differentially affects flight morphology in male and female speckled woods (Pararge aegeria). *Ecological Entomology*, **34**:387-393, 2009.
- PIGLIUCCI, Massimo. *Phenotypic plasticity: beyond nature e nurture*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2001.
- _____. Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, **61**: 2743-2749, 2007.
- Pigliucci, Massimo. Phenotypic plasticity. Pp. 355-378, in PIGLIUCCI, Massimo & MÜLLER, Gerard (eds), *Evolution the extended synthesis*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2010.
- PIGLIUCCI, Massimo & MÜLLER, Gerard (eds), *Evolution the extended synthesis*. Cambridge, MA: The MIT Press, 2010.
- PIGLIUCCI, Massimo & MURREN, Courtney J. Perspective: Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: Can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, **57** (7): 1455-1464, 2003.

- PIGLIUCCI, M. & SCHLICHTING, C.D. Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): response to shading. *Ecology*, **76**: 2134-2144, 1995.
- PIGLIUCCI, M., MURREN, C. J., & SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental. Biology.*, **209**: 2362-2367, 2006.
- PROVINE, William, B. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago: University of Chicago Press, 1971.
- _____. Progress in evolution and meaning in life. Pp. 49–74, in M. H. Nitecki. (ed.), *Evolutionary progress* Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- _____. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago, University of Chicago Press, 2001.
- REHFELDT, G. E. Ecotypic differentiation in populations of *Pinus monticola* in North Idaho: Myth or reality? *American Naturalist*, **114** (5): 627-636, 1979.
- REHFELDT, G. E. & STEINHOFF, R. J. Height growth in western white pine progenies. *U.S. Dep. Agric. For. Serv. Res. Note INT-123*. Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah, 1970.
- RENSCH, B. *Neuere Probleme der Abstammungslehre: Die transspezifische Evolution*. Stuttgart: Enke, 1947.
- REIF, Wolf-Ernst, Junker, Thomas & Houfeld, Uwe. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis, *Theory Bioscience*, **119**: 41-91, 2000.
- RICHARDS, C.L.; BOSSDORF, O.; MUTH, N.Z.; GUREVITCH, J.; PIGLIUCCI, M. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plants invasions. *Ecology Letters*, **9**: 981-993, 2006.
- ROBERTSON, A. Conrad Hal Waddington. *Biographic Memoirs of the Fellows of the Royal Society* **23**, 575–622, 1977.
- ROFF, Derek A. Size and survival in a stochastic environment. *Oecologia*, **36**: 163-172, 1978.

- ROLL-HANSEN, Nils. The crucial experiment of Wilhelm Johannsen. *Biology and Philosophy*, **3**:303-29, 1989.
- _____. Sources of Wilhelm Johannsen's Genotype Theory. *Journal of the History of Biology*, **42**(3): 457-93, 2009.
- _____. Johannsen's criticism of the chromosome theory. *Perspectives in Biology and Medicine*, **57** (1): 40-56, 2014a.
- _____. Commentary: Wilhelm Johannsen and the problem of heredity at the turn of the 19th Century. *International Journal of Epidemiology*, **43**(4): 1007-1013, 2014b.
- SALISBURY, E. J. Ecological aspects of plant taxonomy. Pp. 329-340, in: HUXLEY, J. (ed.). *The New Systematics*. London e New York: Oxford Univ. Press, 1940.
- SCHEINER, S.M. GOODNIGHT, C.J. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution*, **38**: 845-855, 1984.
- SANTOS, Cintia G. *Influência dos cactos hospedeiros na variação de caracteres sistemático-taxonomicos nas espécies *Drosophila serido* e *Drosophila antonietae**. [Dissertação de Mestrado]. Ribeirão Preto: USP, 2011.
- SARKAR, Sahotra. From the Reaktionsnorm to the Adaptive Norm: The Norm of Reaction, 1909–1960. *Biology and Philosophy*, **14**: 235–52, 1999.
- _____. From the *Reaktionsnorm* to the Evolution of Adaptive Plasticity: A Historical Sketch, 1909–1999. Pp 10-30, in DEWITT, Thomas, J; SHEINER, Samuel, M. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- SCHEINER, S. M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**:35-68, 1993a.
- _____. Plasticity as a selectable trait: reply to Via. *American Naturalist*, **142**:372-374, 1993b.
- _____. The genetics of phenotypic plasticity. VII. Evolution in a spatially structured environment. *Journal of Evolutionary Biology*, **11**:303-320, 1998.

- SCHEINER, S. M., & GOODNIGHT, C. J. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* **38**:845-855, 1984.
- SCHEINER, S. M., & LYMAN R. F. The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology*, **2**: 95-107, 1989.
- _____. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **4**: 23-50, 1991.
- SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**: 667-693, 1986.
- _____. Phenotypic plasticity in *Phlox* II. Plasticity of character correlations. *Oecologia*, **78**: 496-501, 1989.
- SCHLICHTING, C. D. & LEVIN, D. A. Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society*, **29**: 37-47, 1986.
- _____. Phenotypic plasticity in *Phlox*. I. Wild and cultivated populations of *P. drummondii*. *American Journal of Botany*, **75**: 161-169, 1988.
- _____. Phenotypic plasticity in *Phlox*. II. Variation among natural populations of *P. drummondii*. *Journal of Evolutionary Biology*, **3**: 411-428, 1990.
- SCHLICHTING, C. D. & PIGLIUCCI, M. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *American Naturalist*, **142**: 366-370, 1993.
- _____. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology*, **9**:154-168, 1995.
- _____. M. *Phenotypic Evolution, a Reaction Norm Perspective*. Sunderland, MA: Sinauer, 1998.
- SCHMALHAUSEN, Ivan. I. *Factors of evolution: The Theory of Stabilizing Selection* Blakiston. Philadelphia, PA, 1949.
- SCHOCH, Rainer R. A fresh look at an early theory of evolution and development: a new translation of Schmalhausen's Factors of Evolution. *Acta Zoologica (Stockholm)* **91**: 495-496, 2010.

- SHAPIRO, A.M. Developmental and phenotypic responses to photoperiod in uni and bivoltine *Pieris napi* in California. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **127**: 65-71, 1975(a).
- _____. Photoperiodic control of development and phenotype in a subarctic population of *Pieris occidentalis* (Lepidoptera: Pieridae). *Canadian Entomologist*, **107**: 775-779, 1975 (b).
- _____. Papilio "gothica" and the phenotypic plasticity of *P. zelicaon* (Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists Society*, 29:79-84. 1975(c).
- _____. Seasonal polyphenism. Pp. 259-333, in HECHT M. K., STEERE W. C., & WALLACE B. (eds.), *Evolutionary biology*, Springer US., 1976.
- _____. Developmental and phenotypic responses to photoperiod and temperature in an Equatorial Montane butterfly, *Tatochila xanthodice* (Lepidoptera: Pieridae). *Biotropica*, **10** (4): 297-301, 1978.
- SIMPSON, G. G. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- SIMPSON, George G. Factors of evolution: a review. *The Journal of Heredity*, **40**: 322, 1949.
- SINERVO, B. & CALSBEEK, R. Physiological epistasis, ontogenetic conflict and natural selection on physiology and life history. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 419-430, 2003.
- SINNOTT, E. W., DUNN, L. C., & DOBZHANSKY, T. Principles of genetics. New York/ Toronto/ London: McGraw-Hill, 1950.
- SLACK, Jonathan M. Conrad Hal Waddington: the last Renaissance biologist? *Nature*, **3**: 889-895, 2002.
- SLATIS, Herman. [Critical review]. *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection* by I. I. Schmalhausen. *Science*, **110** (2862): 483-484, 1949.
- SMITH-GILL, S. J. Developmental plasticity: Developmental conversion versus phenotypic modulation. *American Zoologist*, **23** (1): 47-55, 1983.

- SOTO, Ignacio M.; HASSON, E.; MANFRIN, M.H. Wing morphology is related to host plants in cactophilic *Drosophila gouveai* and *D. antonietae* (Diptera, Drosophilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **95** (4): 655-665, 2008.
- STEBBINS, George L. *Variation and evolution in plants*. New York: Columbia University Press, 1950.
- SMOCOVITTIS, Vassiliki Betty. *Unifying biology – The evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1996.
- STEARNS, S. C. & KOELLA, J. C. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**: 893-913, 1986.
- STEINHOFF, R. J. Variation in early growth of western white pine in northern Idaho. *U.S. Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. INT-222*. Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah, 1979.
- SULTAN, Sonia E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **5**: 537–542, 2000.
- THODAY, John M. Components of fitness. *Evolution*, **7**: 96-113, 1953.
- UNDERWOOD, G. Categories of adaptation. *Evolution*, **8**: 365-377, 1954.
- VAN TIENDEREN, P. H. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, **45**:1317-1331, 1991.
- VAN TIENDEREN, P. H., & KOELEWIJN H. P. Selection on reaction norms, genetic correlations and constraints. *Genetical Research*, **64**:115-125, 1994.
- VASEK, F. C. Phenotypic variation and adaptation in *Clarkia* Section *Phaeostoma*. *Systematic Botany*, **2** (4): 251-279, 1977.
- VIA, Sara. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype-environment interaction in larval performance on different host plant species. *Evolution*, **38**: 881-895, 1984a.
- _____. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II Genetic correlations in larval performance within and among host plant. *Evolution*, **38**: 896-905, 1984b.

- _____. Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity. Pp.47-71 in LOESCHCKE V., (ed), *Genetic Constraints on Adaptive Evolution*. Berlin: Springer-Verlag, 1987.
- _____. Adaptive phenotypic plasticity: target or byproduct of selection in a variable environment. *American Naturalist*, **142**:352-365, 1993.
- _____. The evolution of phenotypic plasticity: what do we really know? Pp. 35-57, in REAL L. A., (ed), *Ecological Genetics*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1994.
- VIA, Sara., & LANDE Russel. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**: 505-522, 1985.
- _____. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype-environment interaction. *Genetical Research*, **49**:147-156, 1987.
- VIA, Sara; GOMULKIEWICZ, R., DE JONG, G., SCHEINER, S. M., SCHLICHTING, C. D. & VAN TIENDEREN, P. H. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**:212-217, 1995.
- VON MARILAUN, K. & OLIVER, F.W. *The natural history of plants*. Vol. 2. London: Blackie, 1895.
- WADDINGTON, Conrad Hal. *Organisers and genes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1940.
- _____. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature*, **150**: 563-565, 1942.
- _____. Selection of the genetic basis for an acquired character. *Nature*, **169**: 278, 1952a.
- _____. Selection of the genetic basis for an acquired character: reply to Begg. *Nature*, **169**:625-626, 1952b.
- _____. 1953a. Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution*, **7** (2): 118-126, 1953a.
- _____. The Baldwin effect, genetic assimilation and homeostasis. *Evolution*, **7**(4): 386-387, 1953b.
- _____. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. *Evolution*, **10**:1-13, 1956.

- _____. *The strategy of the genes*. George Allen & Unwin Ltd., Londres, 1957.
- _____. Canalization of development and genetic assimilation of acquired characters. *Nature*, **183**:1654-1655, 1959.
- _____. Genetic assimilation. *Advanced Genetics*, **10**: 257-290, 1961.
- WANSCHER, Johan Henrik. The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period 1903 to 1926. *Centaurus*, **19** (2): 125-147, 1975.
- WARBURTON, Frederick, E. Genetic assimilation: adaptation versus adaptability. *Evolution*, **10** (3): 337-339, 1956.
- WEBER, Bruce, H. Extending and expanding the Darwinian synthesis: the role of complex systems dynamics. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, **42**:75-81, 2011.
- WEISMANN, August. *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Transl. Edward B. Poulton, Selmas Schönland; Arthur E. Shipley. Oxford: Clarendon Press, 1889.
- _____. *The germ-plasm. A theory of heredity*. Transl. Newton Parker e Harriet Rönnefeldt. New York, Charles Scribner's Sons, 1893.
- _____. *The evolution theory*. Translated with the author's co-operation by J. Arthur Thomson and Margaret R. Thomson. 2 vols. London: Edward Arnbold, 1904 (b).
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a Review). *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **83**, 1388-1392, 1986.
- _____. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 249-278, 1989.
- _____. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- _____. Phenotypic accommodation: Adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology Part B (Molecular and Developmental Evolution)*, **304B**: 610-618, 2005(a).
- _____. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, **102** (Suppl. 1): 6543-6549, 2005(b).

- WILLIAMS, G. C. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1966.
- WOLTERECK, Richard. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden." [Further Experimental Investigations about Species Change, Especially about the Essence of Quantitative Differences in Daphnia. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft*, **19**: 110–73, 1909.
- WRAY, Gregory A.; HOEKSTRA, Hopi, E.; FUTUYMA, Douglas, J.; LENSKI, Richard, E.; MACKAY, Trudy, F. C.; SCHLUTER, Dolph; STRASSMANN, Joan, E.. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, **514**: 161-164, 2014.
- WRIGHT, Sewall. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**: 97-159, 1931.
- ZERA, A. J. The endocrine regulation of wing polymorphism in insects: state of the art, recent surprises, and future directions. *Integrative and Comparative Biology*, **43**: 607-616, 2004.