

Teoria Sintética e Síntese Estendida: uma discussão epistemológica sobre articulações e afastamentos entre essas teorias

Beatriz Ceschim *

Thais Benetti de Oliveira #

Ana Maria de Andrade Caldeira ^δ

Resumo: A Teoria Sintética da evolução constitui um arcabouço teórico consolidado que, na maioria das vezes, é apresentado pelos livros didáticos utilizados tanto na educação básica como na formação inicial em Ciências Biológicas como sendo o único ou principal eixo teórico para explicar o processo evolutivo. Essa teoria explica a diversidade orgânica com base nos conceitos de mutação, deriva genética, migração e seleção natural, enfatizando a perspectiva DNA-centrista do processo evolutivo. No entanto, os genes e as alterações da frequência gênica nas populações como resultado de processos seletivos não são a única explicação para a diversidade orgânica. A Síntese Estendida representa o quadro evolutivo contemporâneo que abrange uma pluralidade de processos para explicar essa diversidade: a plasticidade fenotípica, teoria de construção do nicho, viés do desenvolvimento e herança indusiva. Vale ressaltar que nos materiais

* Estudante de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Educação para a Ciência, Departamento de Educação da Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, campus de Bauru, SP. Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Bairro Vargem Limpa, 17033-360, Bauru, SP. E-mail: beatriz_ceschim@hotmail.com

Doutorado pelo Departamento de Educação da Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, Bauru, São Paulo. Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Bairro Vargem Limpa, 17033-360, Bauru, SP. E-mail: thabenetti@fc.unesp.br

^δ Departamento de Educação da Faculdade de Ciências, Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, campus de Bauru, SP. Av. Eng. Luiz Edmundo Carrijo Coube, 14-01, Bairro Vargem Limpa, 17033-360, Bauru, SP. E-mail: anacaldeira@fc.unesp.br

didáticos do ensino superior grande parte dos conteúdos relativos aos mecanismos evolutivos diferentes de seleção natural aloca-se em apêndices, notas de rodapé, leituras complementares ou em capítulos finais, nos quais são abordados de maneira fragmentada. Este trabalho é um estudo teórico sobre a articulação entre a Teoria Sintética e Síntese Estendida, cujo resultado pode contribuir para reformulações didático-pedagógicas, principalmente voltadas aos professores de evolução na formação inicial em Ciências Biológicas.

Palavras-chave: Teoria Sintética da Evolução; Síntese Estendida; ensino de Biologia evolutiva

Synthetic theory and Extended synthesis: an epistemological discussion about links and disconnections between these theories

Abstract: The Synthetic Theory of evolution is an established theoretical framework that, in most cases, is presented by the textbooks used both in basic education and Teacher Training on Biological Sciences as the only or main theoretical axis to explain the evolutionary process. This theory explains the organic diversity based on mutation, genetic drift, migration and natural selection, emphasizing the DNA-centrist perspective of the evolutionary process. However, genes and changes on genetic frequency in populations as a result of selection processes are not the only explanation of organic diversity. The Extended Synthesis represents the contemporary evolutionary framework that references a plurality of processes to explain this diversity: phenotypic plasticity, the niche construction theory, the development bias and inclusive heritage. It is important to say that most didactic materials based on Basic Education or in Teacher Training bring the evolutionary concepts of Evo-devo allocated in appendices, footnotes, complementary readings or in final chapters in which they are organized in fragmented way. This work is a theoretical study about the relationship between the Synthetic Theory and the Extended Synthesis, and it can contribute to educational and didactic (re)formulations, especially directed to Teacher Training in Biological Sciences.

Key-words: Synthetic Theory of Evolution; Extended Synthesis; teaching of evolutionary biology

1 INTRODUÇÃO

Populações biológicas, ao enfrentar desafios ambientais, podem dispor de três estratégias gerais para manter a viabilidade e manutenção de sobrevivência: a) aproveitamento da capacidade

plástica em expressar diferentes fenótipos a partir da composição genética existente; b) adaptação por alteração genética ao longo do tempo; ou c) deslocamento para um ambiente mais adequado às possibilidades adaptativas (Waples, 2016). Alguns organismos não conseguem migrar, ou por baixa capacidade de dispersão ou porque as alterações antropogênicas têm criado barreiras à dispersão, devido à fragmentação de habitats. Nesses casos, a alteração genética ao longo do tempo e a plasticidade são opções que podem contribuir para a perpetuação da população em questão.

As questões mencionadas acima poderiam ser interpretadas de acordo com as asserções da – um arcabouço teórico consolidado que explica a biologia evolutiva a partir de conceitos como seleção natural, deriva genética, migração e mutação. Não obstante a relevância epistemológica, histórica e didática dessa teoria, há compêndios teóricos e empíricos contemporâneos que defendem a proposição de uma Síntese estendida da evolução (representada por autores como Massimo Pigliucci, Gerd B. Müller, Kevin N. Laland e Armin Moczek) que fez erigir algumas articulações iniciais entre os pressupostos evolutivos abordados pela Teoria Sintética e as novas constatações sobre os processos evolutivos, voltadas, principalmente, para a origem da diversidade das formas orgânicas e para um pluralismo de processos envolvidos nas explicações causais da evolução. Assim, os estudos no campo da biologia evolutiva permitiram a incorporação de novos conhecimentos teóricos e empíricos que, segundo Kevin N. Laland *et al.* (2015), mantém os fundamentos centrais da Teoria Sintética, mas diferem acerca da ênfase sobre o papel do processo ontogenético e os modos de causalidade evolutiva.

É necessário que essa articulação também seja refletida nos âmbitos epistêmicos e didáticos, uma vez que a atividade e produção científica contemporânea (tanto teórica quanto empírica) devem ser conteúdo de discussões e reflexões nos cursos de Ciências Biológicas. A importância da inserção da produção científica atual nos cursos de formação de professores é justificada por possibilitar o contato dos estudantes com questões científicas recentes e, sobretudo, por fornecer subsídio teórico consistente acerca de teorias que serão mobilizadas futuramente por eles e que, portanto, devem ser

parcimoniosamente compreendidas a partir de referenciais nacionais e internacionais.

O conteúdo referente à biologia evolutiva do desenvolvimento, ou Evo-Devo encontra-se em apêndices, notas de rodapé, leituras complementares, ou nos capítulos finais de alguns livros didáticos de evolução para o ensino superior - como Ridley (2006) e Futuyma (2009). Tal constatação é preocupante, visto que os livros didáticos influenciam diretamente a prática da maioria dos professores e a aprendizagem dos estudantes, além de exercer direcionamento sobre a elaboração do currículo, uma vez que são utilizados para sequenciar conteúdos, atividades, abordagens e avaliação (Bittencourt-dos-Santos & El-Hani, 2013).

As vertentes epistemológicas e filosóficas das Ciências Biológicas tornam imperativa a compreensão das vicissitudes pelas quais os conceitos estão submetidos. É importante transitar epistemologicamente entre diferentes contextos filosóficos e históricos da Biologia, de forma a ressignificar os conceitos de acordo com o avanço das pesquisas empíricas e teóricas das Ciências Biológicas, características de diferentes cenários heurísticos e investigativos para readequar os conteúdos às mudanças contemporâneas e para considerar, ainda, a natureza integrada da Biologia e do processo evolutivo. Por exemplo, a Eco-Evo-Devo é um campo que integra e organiza conceitos como simbiose do desenvolvimento, plasticidade do desenvolvimento, assimilação genética, herança extragenética e construção de nicho (Gilbert, Bosch e Ledón-Rettig, 2015, p. 611). Em outras palavras, é uma abordagem evolutiva que contempla além de plasticidade fenotípica, também os conhecimentos referentes aos processos regulatórios que orquestram o desenvolvimento e os mecanismos epigenéticos associados (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

Para elaboração de uma proposta teórica que apreenda as articulações entre os conhecimentos evolutivos contemporâneos e a Teoria Sintética é necessário que exista uma inclusão efetiva da Eco-Evo-Devo às explicações evolutivas, uma vez que os mecanismos ontogenéticos, epigenéticos, a plasticidade fenotípica e a construção do nicho não atuam de forma isolada, mas sincronicamente à seleção natural, deriva genética, mutações e migrações, por exemplo.

É a partir dos apontamos supracitados que consideramos pertinente apresentar o resultado da análise dos dados coletados em 2014 em turmas de um curso de Licenciatura em Ciências Biológicas cujos alunos já haviam cursado a disciplina de evolução. Nessa pesquisa, identificamos que os pressupostos teóricos sobre a Evo-Devo ainda não são citados pelos sujeitos para explicação dos fenômenos evolutivos. Podemos inferir que a falta da referência a esses conteúdos se deve à inserção incipiente da Evo-Devo nos livros didáticos e, como consequência, no discurso dos professores. Se a referência aos processos da Evo-Devo ainda não é feita pelos alunos, se considerarmos que esse conteúdo já se faz presente nos materiais didáticos, pode-se inferir que pressupostos sobre a plasticidade fenotípica, construção do nicho e herança inclusiva provavelmente também não estarão presentes.

Este trabalho, portanto, tem como objetivo apresentar caminhos para uma articulação epistemológica inicial entre os conteúdos da Teoria Sintética e da Síntese Estendida da evolução, principalmente no que diz respeito à causalidade de outros processos seletivos que atuam concomitantemente com a seleção natural.

Tendo em vista a escassez de propostas de caráter integrador entre teorias evolutivas antigas e atuais nos manuais didáticos disponíveis atualmente, faz-se necessária a atuação de pesquisadores que realizem a incorporação dos dados empíricos mais recentes ao corpo teórico evolutivo já consolidado pensando na didatização desse conhecimento.

2 CONSIDERAÇÕES SOBRE A ASCENSÃO DA NECESSIDADE DE UM PLURALISMO DE PROCESSOS PARA O ENTENDIMENTO DA EVOLUÇÃO

Antes da relação entre biologia molecular, embriologia e evolução ser entendida, os biólogos conjecturavam que organismos filogeneticamente distantes teriam constituições genéticas muito diferentes. Entretanto, pesquisas moleculares realizadas na década de 1980 mostraram o contrário: os genes responsáveis pela organização da constituição corporal dos organismos possuem homólogos na maioria dos animais (Carroll, 2006, p. 16).

Ainda na década de 1980 uma evidência fundamental para o entendimento da relação entre ontogenia e evolução fora apresentada: a existência dos genes organizadores do processo embriológico (Carroll, 2006, p. 16). Tais genes que controlam o desenvolvimento foram denominados genes “Hox”. O controle de outros genes, exercido pelos genes controladores é mediado por fatores de transcrição – proteínas capazes de se ligar a trechos de DNA para regular a intensidade de expressão de genes.

Os genes *Hox* foram primeiramente encontrados e caracterizados na mosca da fruta *Drosophila melanogaster*. Posteriormente, genes *Hox* de insetos, vermes e mamíferos também foram estudados com mais detalhes (Gellon & McGinnis, 1998, p. 116). O conhecimento proveniente dos estudos dos genes *Hox* de diferentes grupos animais permitiu a comparação dos padrões de expressão, o que caracterizou uma das primeiras tentativas sistematizadas para compreender a base molecular da evolução dos padrões de desenvolvimento.

A variação da regulação de genes *Hox* é apontada como uma das causas para o surgimento de novos planos corporais em diferentes táxons animais (Gellon & McGinnis, 1998, p. 116). Os componentes genéticos responsáveis pelas construções corpóreas são comparados a um “*kit* de ferramentas” composto por fatores de transcrição e sinalizadores que controlam o desenvolvimento animal. O que determina o resultado final do trabalho realizado por meio do *kit* de ferramentas genéticas não é a constituição desse *kit*, mas o modo de utilização (Carroll, 2006, p. 75).

Para ilustrar a importância do estudo dos genes do *kit* de ferramentas, um exemplo será apresentado: o gene chamado FOXP2 que atua na vocalização de vertebrados. Segundo Reece *et al.* (2015, p. 455), evidências que apontam que a relação entre o FOXP2 e a emissão sonora são: (a) mutações nesse gene causam sérios problemas de fala e linguagem em seres humanos e (b) a expressão desse gene em mandarins e canários ocorre quando tais aves estão aprendendo a cantar. A comparação do gene FOXP2 entre humanos e chimpanzés levou à conclusão de que há dois aminoácidos diferentes – um aspecto provavelmente relacionado com a capacidade de fala no humano. Neandertais foram apontados como seres incapazes de falar, porém, por meio da análise do gene FOXP2 foi

possível a elaboração da hipótese de que, sim, neandertais foram capazes de falar, pois o FOXP2 codifica uma proteína idêntica a humana (Reece *et al.*, 2015, p. 455). Mais estudos podem ser realizados, mas a constatação da semelhança do gene em humanos e neandertais é uma importante evidência para direcionar estudos posteriores.

Genes controladores da embriogênese de drosófilas possuem homólogos exatos na maioria dos animais, inclusive no homem (Carroll, 2006, p. 17). A comparação de tais genes é uma área de pesquisa com investigação em andamento e muito ainda se poderá concluir por meio da análise de representantes dos filos animais. Para exemplificar a complexidade envolvida: evidências apontam para a ideia de que organismos modelo, como *Drosophila melanogaster* e *Caenorhabditis elegans* podem ter sofrido uma grande quantidade de perda de genes porque há uma percentagem de genes humanos que possuem mais homólogos em anêmona do mar (*Nematostella vectensis*) do que em qualquer dos organismos modelo acima mencionados (Jarvela & Pick, 2016, p. 268).

Como pontuam Alys M. Cheatle Jarvela e Leslie Pick (2016, p.261), os genes do *kit* de ferramentas foram inicialmente identificados em um pequeno número de organismos modelo, como *D. melanogaster* e *C. elegans*, que não representam a diversidade existente entre os metazoários. Como resultado, tem-se estudado um conjunto restrito de genes conservados em uma pequena amostra da diversidade de animais disponíveis. Segundo os autores, grupos de animais como Porifera, Cnidaria, e Ctenophora, são especialmente importantes para a compreensão das origens dos processos de desenvolvimento.

Atualmente, segundo Jarvela e Pick (2016), algumas pesquisas estão dedicadas aos estudos do desenvolvimento de genes que não são do *kit* de ferramentas, ou seja, são investigados os genes de linhagens específicas (algumas vezes chamado de “órfãos” ou “genes taxonomicamente restritos”) que podem compor 10-20% de cada genoma eucariótico.

Sabe-se, por exemplo, que somente 1% dos genes humanos não tem similaridade com os de outros animais, e que somente 0,4% dos genes do camundongo não têm homólogos humanos. [...] Não se

sabe se esses genes órfãos são novidades evolutivas, sobreviventes antigos, ou genes que perderam sua identidade em decorrência de transformações radicais. (Salzano, 2012, p. 81)

O exemplo empregado por Jarvela e Pick (2016) para mostrar a importância de tal argumento é o das diferenças morfológicas dos cefalópodes: pensava-se que a duplicação do genoma da linhagem cefalópode seria a melhor explicação para as morfologias encontradas neste clado que não estavam presentes em outros moluscos, tais como um sistema nervoso complexo bastante expandido e os braços com ventosas que possuem quimiorreceptores e notável destreza. Todavia, a análise do genoma do polvo sugere não só que a duplicação do genoma não ocorreu, mas também que transpósons, duplicação de genes, edição de RNA e da evolução dos genes específicos de linhagem explicam as peculiaridades desse organismo. Notavelmente, centenas de genes específicos de polvo foram expressos no sistema nervoso central e alguns outros foram limitados à superfície e às ventosas, onde as novidades morfológicas mais marcantes evoluíram nesse organismo.

A partir da discussão acima pretende-se propor que há uma pluralidade de explicações possíveis para processos evolutivos e que a Evo-Devo não deve reduzir as explicações evolutivas à comparação de genes *Hox*, uma vez que nem todas as características dos seres vivos poderão ser explicadas por biologia molecular e ontogenia.

As discussões contemporâneas sobre processos evolutivos ratificam a necessidade da pluralidade explicativa. Armin P. Moczek (2012, p. 109) faz uma análise acerca das limitações enfrentadas pelos estudos de biologia evolutiva do desenvolvimento e observa, por exemplo, um cenário preocupante em livros destinados a graduação e pós-graduação. No conteúdo dos materiais analisados pelo autor está implícita a noção de que a diferença entre os traços dos organismos reside em genes e na variação genética e que o desenvolvimento é determinado e dirigido por genes ou seus produtos imediatos. O autor defende uma mudança premente, pois mesmo se compreendermos todos os genes e regiões do genoma, bem como suas interações que contribuem para uma característica complexa de interesse, ainda não teremos um quadro completo de o que se deveria

saber sobre o controle do desenvolvimento e evolução de um determinado traço.

Pois bem, nem todas as explicações sobre o desenvolvimento e sobre a evolução dos organismos residem na descrição dos genes e dos genomas. Para entender alguns fenômenos evolutivos, é preciso recorrer a outras estratégias de pesquisa. Atualmente, alguns autores têm adaptado as investigações evolutivas por meio de abordagens mais plurais, como a “Geogenômica” e a “Genômica Ecológica”. Essa integração de campos enfrenta muitos desafios, mas ainda assim está em curso e pode revolucionar a compreensão de muitos fenômenos biológicos.

A Geogenômica resulta do trabalho colaborativo entre geólogos e biólogos evolucionistas que investigam, concomitantemente, processos geológicos e evolutivos. Um estudo sobre a origem do Rio Amazonas e sobre a origem da diversidade de espécies amazônicas está em andamento, viabilizado por uma abordagem geogenômica. O rio, entendido como uma barreira entre populações que pode ter influência na diferenciação biológica e eventual especiação, separa, na Amazônia, espécies fenotipicamente distintas de macacos, aves e algumas borboletas. Aves do gênero *Psophia*, por exemplo, distribuem-se em espécies claramente delimitadas pelos principais rios da Amazônia (Baker *et al.*, 2014, p. 43). A pesquisa, exequível devido à possibilidade de um diálogo entre áreas de estudo complementares, permite uma troca de evidências que são interpretadas por geólogos e biólogos, que, por exemplo, empregam dados biológicos para a determinação de uma data aproximada para a origem do rio (segundo a datação da especiação dos organismos pesquisados) e dados geológicos para o entendimento de fenômenos evolutivos, como a vicariância causada pela formação de um rio.

Outra abordagem evolutiva caracterizada pela integração de subáreas biológicas é explicada por Mark C. Ungerer, Loretta C. Johnson e Michael A. Herman, (2008, p. 178): combinando a análise genômica de organismos em experimentos de laboratório com estudos de campo, os pesquisadores que utilizam a abordagem da denominada “Genômica Ecológica” buscam compreender os mecanismos genéticos subjacentes às respostas dos organismos ao seu ambiente natural. Os autores argumentam que ao trazer os

organismos para o laboratório para estudar elementos biológicos isoladamente, de forma a ignorar o contexto ecológico nos quais tais elementos surgiram e persistem, corre-se o risco de se obter compreensões equivocadas por meio de respostas particulares, parciais ou fragmentadas sobre os processos biológicos.

Sobre a relação ambiente-organismo-evolução, autores como Scott F. Gilbert e David Epel (2009) discutem a plasticidade fenotípica, definida como a habilidade do organismo em produzir reações ao ambiente (como uma mudança morfológica ou uma taxa de atividade). Esse mecanismo possibilita a observação de uma relação explícita entre a variação fenotípica, a seleção natural e interferência ambiental. A plasticidade implica que a seleção pode operar em vários estágios da ontogenia e isso fornece uma chave explicativa para as circunstâncias em que as populações reagem rapidamente às condições de mudanças ambientais (Müller, 2007).

Gilbert e Epel (2009) discutem casos como o das espécies de peixes, tartarugas e lagartos nos quais o sexo é determinado pela temperatura vigente durante a incubação. Um mesmo ovo pode dar origem a uma fêmea ou a um macho, o que depende da temperatura local. Os autores citam também o que ocorre com gatos siameses e coelhos himalaia, que possuem pigmento preto nas extremidades das orelhas, devido à ação da tirosinase (enzima envolvida na síntese de melanina) que nesses animais é dependente de temperatura baixa para dobrar-se corretamente. Gatos e coelhos himalaia só produzem a pigmentação em pontas de orelhas, patas, rabos e focinhos, onde predominam temperaturas mais baixas. Em consonância, Scott F. Gilbert, Thomas C. G. Bosch e Cristina Ledón-Rettig (2015) ressaltam que um genoma único pode gerar diferentes fenótipos dependendo dos sinais ambientais. Assim, o ambiente não representa somente um agente seletivo, uma vez que também está envolvido com a produção de fenótipos.

São situações como as exemplificadas que podem ser desconsideradas em ambiente laboratorial, uma vez que o hábitat do organismo não pode ser representado de forma verossímil, o que podem ocasionar equívocos nas conclusões do pesquisador.

Gilbert, Bosch e Ledón-Rettig (2015) discutem eco-evo-devo principalmente por meio do conceito de plasticidade do

desenvolvimento (definida como a capacidade de organismos embrionários e em estágios larvais responderem ao ambiente com mudança morfológica, fisiológica ou comportamental) e defendem que esta, somada aos efeitos da simbiose do desenvolvimento e da construção do nicho na evolução, são responsáveis pela geração de muitos fenótipos ambientalmente induzidos.

A simbiose do desenvolvimento é definida pelos autores como o conceito de que os organismos são construídos, em parte, pelas interações que ocorrem entre o hospedeiro e seus micro-organismos simbióticos persistentes (p. 611). Os autores empregam o termo “holobionte” para indicar o organismo eucariótico (hospedeiro) que contém organismos simbioses. A vaca, por exemplo, é um organismo holobionte por conter simbioses produtores de enzimas que permitem a digestão de gramíneas.

Segundo Tsutomu Tsuchida *et al.* (2010), pulgões (*Acyrtosiphon pisum*) podem apresentar coloração verde ou vermelha, sendo que o organismo de cor verde é mais predisposto ao ataque de vespas parasitas enquanto a cor vermelha predispõe à predação por joaninhas. O trabalho de Tsuchida e colaboradores consiste na defesa de que a coloração de pulgões pode ser determinada pela interação existente entre o genoma do pulgão com bactérias simbioses do gênero *Rickettsiella*: pulgões infectados pela bactéria simbiótica alteram a cor do corpo para verde. Assim, a intensidade de cor verde foi positivamente correlacionada com a densidade de infecção de *Rickettsiella* nos hospedeiros. O que os autores presumem é que a *Rickettsiella* não só sintetiza novos pigmentos, mas estimula o próprio pulgão a produzir mais pigmento verde – um fenótipo favorável em ambientes com muito predadores.

No estudo de Gil Sharon *et al.* (2010), a presença de *Lactobacillus* na constituição da microbiota de *D. melanogaster* foi apontada como a responsável pela preferência de acasalamento que foi mantida ao longo de 37 gerações, ocasionando isolamento reprodutivo na população de moscas estudadas. As conclusões foram confirmadas após o tratamento das moscas com antibióticos causar o rompimento da preferência de parceiros, que foi substituída para uma escolha aleatória de parceiros.

Assim, simbioses são cruciais para a evolução e desenvolvimento dos hospedeiros. Eles ajudam a gerar fenótipos, podem criar as condições para o isolamento reprodutivo e podem ser os facilitadores de transições evolutivas (Gilbert, Bosch & Ledón-Rettig, 2015, p. 612).

A defesa da importância de tais mecanismos não-genômicos de variação hereditária selecionável impõe a necessidade de uma reinterpretação do processo evolutivo de forma a manter os conhecimentos provenientes da Teoria Sintética, mas incorporando conteúdos da Eco-Evo-Devo nas discussões e definições sobre o processo evolutivo.

Esses contrapontos justificam e endossam a ideia de expormos e analisarmos um panorama acerca da necessária integração de fatores bióticos (das mais diversas subáreas da biologia) e abióticos para o entendimento da evolução. Fenômenos evolutivos devem ser estudados por uma abordagem integrada e pluralista, de forma a contemplar possibilidades explicativas que não se restrinjam apenas a seleção natural, mas que também não se restrinjam aos genes *Hax* ou às análises genômicas realizadas em ambientes laboratoriais com condições controladas. A formação de professores de Ciências e de Biologia (para nível de ensino básico e superior) e de pesquisadores exige a reflexão de que a evolução não pode associar-se a explicações provenientes de uma única subárea biológica. Muitas variáveis biológicas e abióticas podem estar envolvidas na explicação de histórias evolutivas, o que notabiliza uma necessária integração de conceitos antigos e contemporâneos para a compreensão do processo evolutivo. Essa integração será tratada nos próximos tópicos.

3 O QUADRO TEÓRICO CONTEMPORÂNEO DA SÍNTESE ESTENDIDA PODE SUBSTITUIR OU INVALIDAR A TEORIA SINTÉTICA?

Atualmente, a Teoria Sintética constitui o arcabouço teórico que explica as narrativas evolutivas, principalmente, entre os estudantes de Ciências Biológicas na graduação, como foi possível constatar por meio da pesquisa que será retomada em tópicos posteriores. No entanto, a Síntese Estendida da evolução proporciona contribuições relevantes que podem reestruturar o pensamento evolutivo referente

à ênfase atribuída ao mecanismo de seleção natural na produção ou retenção da diversidade orgânica.

As informações obtidas por meio de pesquisas de genes reguladores do desenvolvimento, de genes órfãos, da genômica ambiental, da geogenômica, da simbiose do desenvolvimento, de influências ambientais sobre o fenótipo e de influências do organismo no ambiente não só complementam o arcabouço teórico evolutivo por acrescentar novos fatores com poder explicativo, mas reestruturam – ou deveriam reestruturar – toda a forma de interpretar processos evolutivos já consolidados.

Inicialmente, é preciso ratificar que na Síntese Estendida da evolução, a seleção natural e a deriva genética ainda permanecem como processos capazes de alterar proporções genéticas em populações, assim como as mutações e as recombinações gênicas permanecem como fontes de variações. Sendo assim, o pensamento evolutivo contemporâneo não representa uma negação ou ruptura com prestígio conceitual dos últimos quadros teóricos da biologia evolutiva.

É igualmente importante ressaltar que os conhecimentos sustentados pela Eco-Evo-Devo não são meros acréscimos ou conhecimentos “complementares”, pois têm atuações sistêmicas o que, necessariamente, irroga a reinterpretação e a articulação de tais conceitos ao quadro teórico da Teoria Sintética.

3.1 Seleção natural

A diversidade das formas orgânicas, para a Síntese Estendida, passa a ser consequência da seleção natural apenas em parte, visto que uma trajetória evolutiva particular passa a ser entendida, também, por vias de desenvolvimento e pela herança inclusiva.

Para Laland *et al.* (2015, p. 2), de acordo com a Teoria Sintética, a seleção natural dirige e influencia fortemente processos criativos na evolução e por si só explica por que as propriedades de organismos coincidem com as propriedades de seus ambientes (adaptação). Esta forma de causalidade evolutiva é unidirecional: começa no ambiente externo (ou seja, com a seleção) e termina com mudanças adaptativas no organismo (*Ibid.*, p. 6). Para a Síntese Estendida há causalidade recíproca, ou seja, um processo A é uma das causas do processo B e,

posteriormente, o processo B é uma causa do processo A (*Ibid.*). Processos de desenvolvimento, atuando por meio de um viés ontogenético e por construção de nicho, compartilham alguma responsabilidade com a seleção natural na direção e na taxa de evolução e contribuem na relação organismo-ambiente (*Ibid.*, p. 2).

3.2 Herança extragenética e inclusiva

Para a Teoria Sintética, a herança é genética e, dessa forma, os genes constituem o único sistema geral de herança, uma vez que caracteres adquiridos não são herdados. Para a Síntese Estendida, formas de herança extragenéticas são consideradas. A herança extragenética é definida como mecanismos de variação hereditária que não são provenientes de variantes dos ácidos nucleicos parentais (Gilbert, Bosch e Ledón-Rettig, 2015, p. 616). Pode-se dizer que a Síntese Estendida abrange uma “herança inclusiva”. Trata-se de uma herança que se estende para além de genes, uma vez que integra, por exemplo, herança epigenética (transgeracional), herança ecológica, herança social (comportamental) e herança cultural. Na perspectiva da herança inclusiva, os caracteres adquiridos também desempenham papéis evolutivos por contribuir com a origem de variantes fenotípicas.

Richard C. Francis (2015, p. 51) pontua que o ambiente interno da célula é influenciado externamente por outras células do organismo, que podem ser próximas ou não. O interior da célula também pode sofrer influências de fatores externos ao organismo, como interações sociais. Segundo o autor “um dos motivos pelos quais a guerra e outras formas de trauma têm efeitos psicológicos tão duradouros é a capacidade de desencadear alterações epigenéticas causadoras de mudanças de longo prazo na regulação gênica” (*Ibid.*, p. 52).

O mecanismo epigenético de regulação gênica mais estudado é a metilação (adição de um grupo metila ao DNA), que tem efeito inibidor na expressão do gene. A metilação não é efêmera, pois o grupo metila tende a continuar no DNA mesmo quando replicado antes divisão celular (Francis, 2015, p. 67) e “quanto mais inicial for o estágio de desenvolvimento em que ocorre a metilação, mais pronunciados e generalizados serão seus efeitos” (*Ibid.*, p. 68).

O autor explica que além da metilação do DNA, as histonas desempenham um papel importante na regulação da expressão gênica, pois em geral, a interação histona-DNA é mais frouxa em regiões de genes de ativa síntese proteica. Diferentes níveis de ligação histona-DNA são viabilizados por alterações bioquímicas na histona, como por exemplo, a metilação que pode bloquear a expressão gênica. Os padrões de metilação de histonas também podem ser transmitidos quando a célula é dividida (Francis, 2015, p. 84-85).

Sendo assim, segundo Laland *et al.* (2015), a perspectiva genecêntrica da Teoria Sintética – que normalmente está associada a uma concepção de evolução como um processo de mudanças nas frequências de genes nas populações por meio da seleção natural, deriva, mutação e fluxo gênico – na Síntese Estendida é ampliada por uma perspectiva centrada no organismo: a evolução é interpretada também por mudança transgeracional que modifica a distribuição dos traços hereditários de uma população.

Segundo Gilbert, Bosch e Ledón-Rettig (2015, p. 616), epialelos são sequências de DNA que apesar de idênticas na composição do ácido nucleico, diferem nas modificações secundárias como, por exemplo, na metilação do DNA e na acetilação ou metilação das histonas. Em alguns casos, segundo os autores, epialelos responsáveis pela herança transgeracional das características adquiridas podem persistir por centenas de gerações (*Ibid.*, p. 616). Para os autores supracitados, a Teoria Sintética propõe que as mutações genéticas são suficientes para gerar a variação fenotípica hereditária na qual atua a seleção natural, mas a Eco-Evo-Devo alega que a herança extragenética da variação fenotípica também pode ter um papel importante na mudança evolutiva.

Os autores defendem que a plasticidade do desenvolvimento pode gerar fenótipos ambientalmente induzidos que, em última análise, podem ser assimilados no genoma e tornam-se traços herdados. Defendem ainda que os traços herdados permitem que tanto a simbiose do desenvolvimento quanto a plasticidade do desenvolvimento possam estar envolvidos em grandes transições da evolução (Gilbert, Bosch & Ledón-Rettig, 2015, p. 617).

A simbiose do desenvolvimento também é um fator importante na discussão da ampliação das formas de herança, uma vez que os

simbiontes microbianos podem ser adquiridos através do ovo ou do ambiente materno. Como já tratado acima, os organismos simbiontes podem contribuir significativamente na formação de fenótipos. Se os organismos simbiontes podem ser transmitidos genealogicamente, os fenótipos dos descendentes poderão ser engendrados por determinação da interação entre o hospedeiro e os respectivos simbiontes, o que torna os simbiontes parentais uma forma de herança muito importante no processo evolutivo.

A Síntese Estendida também contempla o que pode ser entendido como herança social. O estudo em ratos sobre o cuidado parental de mães tem gerado conclusões acerca do papel da metilação na herança social. Mães que lambem mais o filhote estimulam positivamente a formação da herança social de seus descendentes. Os filhotes que convivem com mães que são boas lambedoras (independente de terem nascido de mães negligentes) têm maior número de receptores de estrogênio no hipotálamo, devido à metilação do gene que codifica o estrogênio. Em contrapartida, os filhotes de mães más lambedoras tem uma metilação muito acentuada, que reduz a expressão de estrogênio. Tais filhotes terão um desempenho ruim como mães pela deficiência do gene receptor de estrogênio no hipotálamo (Francis, 2015, p. 95).

Segundo Laland *et al.* (2015, p. 5), a herança social poderia ser tradicionalmente tratada como um caso especial, porém para Síntese Estendida, a hereditariedade inclui integralmente mecanismos não genéticos de herança que contribuam para hereditariedade e que podem ou não facilitar a origem e a disseminação de traços induzidos pelo ambiente.

A última forma de herança a ser tratada aqui com a finalidade de estender o panorama da herança estritamente genética da Teoria Sintética é a transferência horizontal de genes. Considerada por Luiz Boto (2010) como uma forma não-genealógica de obtenção de novos genes, a transferência horizontal é um mecanismo que permite a aquisição de novidades evolutivas tanto em procariotos como em eucariotos, o que inclui também a transferência de genes de simbiontes aos respectivos hospedeiros. A transferência horizontal de genes, portanto, envolve a troca de material genético entre organismos diferentes em uma única geração (Boto, 2010).

3.3 Plasticidade fenotípica

Atualmente, há um interesse na plasticidade como uma causa e não apenas como uma consequência da evolução fenotípica. A plasticidade do desenvolvimento, ou plasticidade fenotípica, é tradicionalmente entendida como característica geneticamente determinada em indivíduos, que podem evoluir sob seleção natural ou deriva genética. Nessa perspectiva, a plasticidade seria uma condição que promove, em ambientes variáveis, a evolução adaptativa em comparação aos organismos com fenótipos não plásticos.

Todavia, para a Síntese Estendida, a descrição da plasticidade como uma mera característica genética é considerada insuficiente e reducionista, uma vez que há no quadro teórico da Síntese Estendida um interesse na possibilidade de evolução adaptativa e na introdução de novidade fenotípica por meio da plasticidade (Laland *et al.* 2015, p. 5).

Segundo Ian M. Ehrenreich e David W. Pfennig (2015, p. 4), nas primeiras etapas de processos evolutivos que envolvem plasticidade fenotípica, o sistema sensorial do indivíduo detecta informações sobre seu ambiente externo. Posteriormente, o sinal detectado pelo sistema sensorial é traduzido em uma resposta molecular no nível bioquímico, alterando as atividades dentro das células. No caso de organismos multicelulares, essa informação pode ser transmitida em outros lugares no corpo por meio de sinais mediados por hormônios. E finalmente, nas células, órgãos ou tecidos-alvo haverá uma resposta que altera o fenótipo.

Para Pigliucci, Murren e Schlichting (2006, p. 2364) a plasticidade é de suma importância, pois permite a sobrevivência inicial do organismo sob novas condições ambientais. Porém, em condições ambientais pouco variáveis, uma característica anteriormente plástica pode passar por canalização, ou seja, por perda de plasticidade. Por exemplo, a perda de um sítio de ligação para um fator de transcrição condicionalmente ativo pode eliminar a sensibilidade de um gene para o ambiente (Ehrenreich & Pfennig, 2015, p. 6)

Em consonância, Gilbert, Bosch e Ledón-Rettig (2015, p. 611) apontam para três principais pontos a serem analisados na plasticidade fenotípica: (1) a plasticidade pode fornecer variação fenotípica por meio das quais os animais podem enfrentar desafios

ambientais tais como mudanças climáticas; (2) a plasticidade pode facilitar a construção de nicho, processo pelo qual um organismo ativamente altera seu ambiente e (3) a plasticidade do desenvolvimento pode gerar fenótipos ambientalmente induzidos que podem ser assimilados no genoma e passar a se comportar como traço herdável.

Massimo Pigliucci, Courtney J. Murren e Carl D. Schlichting (2006, p. 2363) pontuam que a plasticidade é o que torna possível a concretização de um fenótipo ambientalmente induzido e também ressaltam que um processo de seleção sobre a expressão de tal fenótipo pode culminar na fixação (assimilação genética). A assimilação genética, segundo os autores (*Ibid.*, p. 2362), é o processo pelo qual a variação fenotípica ambientalmente induzida torna-se constitutivamente produzida (ou seja, não requer mais o sinal ambiental para a expressão).

Nesse contexto, é importante considerar, por exemplo, a influência de processos epigenéticos na promoção de mutações genéticas, uma vez que alterações epigenéticas podem causar instabilidade no genoma, promovendo a facilitação de mutações genéticas (Skinner, 2015, p. 1987). Sendo assim, a epigenética pode influenciar diretamente mutações genéticas e, portanto, a origem da variação genotípica é influenciada pelas alterações epigenéticas que podem ser respostas às interações com o ambiente. A epigenética ambiental (ambientalmente induzida) não somente pode promover maior variação fenotípica, mas pode também conduzir à mudança genética e aumentar a variação genotípica (Skinner, 2015, p. 1299).

Sobre a importância da plasticidade fenotípica na causalidade dos processos evolutivos, Pigliucci, Murren e Schlichting (2006) consideram que raramente se sugere que a plasticidade desempenha um papel evolutivo tão importante como a seleção natural. Para os autores, a plasticidade pode ser entendida como um mecanismo no sentido de uma causa próxima de modificações do desenvolvimento (por meio de alterações de efeitos bioquímicos, fisiológicos, comportamentais), enquanto a seleção natural é uma das causas finais de adaptações durante a evolução (*Ibid.*, p. 2364). No entanto, uma fragmentação entre seleção e plasticidade do desenvolvimento não deve se estabelecer, uma vez que não são processos que se alternam,

mas que ocorrem concomitantemente. Sendo assim, reiteramos a necessidade de mobilizar em explicações evolutivas a causalidade recíproca supracitada segundo a proposta de Laland *et al.* (2015, p. 2).

A mutação genética, um mecanismo evolutivo frequentemente empregado em explicações propostas pela Teoria Sintética, não surge dirigida para adaptação. Não há teleologia no surgimento de mutações genéticas até então. Porém, no contexto da assimilação genética do quadro teórico evolutivo contemporâneo, a alteração genética pode ser ambientalmente induzida. A plasticidade fenotípica, seguida pela própria perda por meio da assimilação genética, pode facilitar a evolução genética e, assim, promover as origens dos novos traços e até mesmo de novas espécies (Ehrenreich & Pfennig, 2015, p. 1-2).

3.4 Teoria de Construção do Nicho

Todos os organismos vivos influenciam o próprio ambiente, no que diz respeito tanto a fatores bióticos quanto abióticos. Na teoria de construção do nicho, tais influências são entendidas como modificações ambientais realizadas por organismos que engendram alterações de pressões de seleção de modo a influenciar a trajetória evolutiva de populações de seres vivos (Matthews *et al.*, 2014, p. 245).

Tradicionalmente entendida como um fenótipo estendido, a teoria de construção do nicho no contexto da Síntese Estendida passa não a negar a importância do fenótipo estendido, mas a ampliar o entendimento do processo construtivo do nicho por defender que o organismo influencia a própria evolução, principalmente por contribuir com a criação das condições da seleção.

Segundo Kevin N. Laland, Blake Matthews e Marcus W. Feldman (2016), a construção do nicho não é simplesmente uma fonte de mudança ambiental, mas é um dirigente da seleção uma vez que pode produzir novos resultados evolutivos. Os autores exemplificam a afirmação com o exemplo da construção de um ninho por uma ave parental: o organismo cria condições de seleção para o ninho que passa a ser defendido, conservado e cuidado. Ovos poderão ser depositados e há condições engendradas pelo organismo construtor que reverberam novas narrativas de seleção tanto para o organismo

que construiu quanto para os demais organismos que habitam o ninho.

Os organismos modificam condições ambientais de formas não-aleatórias, impondo, assim, um viés sistemático sobre as pressões seletivas engendradas. Por conseguinte, a complementaridade organismo-ambiente pode ser aprimorada não só pela seleção natural, mas também pela construção do nicho devido às modificações ambientais realizadas pelos organismos para o atendimento das próprias necessidades (Laland *et al.*, 2015, p. 4). Sendo assim, a evolução mediada por construção de nicho pode levar a uma adaptação mais rápida do que a evolução por seleção de condições ambientais não previamente modificadas (Laland, Matthews & Feldman, 2016, p. 195).

A domesticação de plantas e animais pelo homem pode ser interpretada como um modelo que exemplifica muito adequadamente a teoria da construção do nicho. As paisagens modificadas pela queima, terraplanagem e aragem para melhoria do rendimento das plantações continuam a moldar o ambiente seletivo das populações descendentes, evocando respostas adaptativas, porque promovem às plantas maior sucesso nesses ambientes (Zeder, 2016, p. 332). Ao mesmo tempo, o ambiente está previamente mais adequado para as próximas gerações humanas. Os conhecimentos humanos sobre domesticação são ensinados aos descendentes e, segundo Melinda A. Zeder (*Ibid.*), a transmissão cultural de comportamentos adquiridos desempenha um papel central na transmissão de herança ecológica que impulsiona a trajetória evolutiva dos seres humanos.

As consequências das modificações ambientais (tanto em fatores bióticos como abióticos) reverberam sobre a descendência dos próprios humanos, mas também sobre a descendência de espécies de plantas e outros animais. Serão constantemente escolhidos animais dóceis e produtivos, mas que fora de ambientes antropogênicos sofreriam com vulnerabilidade à predação e na competição por parceiros. As plantas são escolhidas segundo a produtividade correspondente à resposta plástica para as modificações do solo, mas que, distante de locais artificialmente tratados, poderiam não ser devidamente estimuladas ambientalmente e estariam em desvantagem competitiva com outros indivíduos. Sendo assim, pode-se dizer que a

construção do nicho humano estende consequências evolutivas para muitas espécies, mas principalmente para a própria espécie humana. As modificações ambientais que humanos realizaram certamente foram as causas de diversos “desvios” de trajetórias seletivas para o homem e para outras espécies.

3.5 Biologia Evolutiva do Desenvolvimento

As restrições fenotípicas impostas pelo desenvolvimento comumente remetem à interpretação tradicional sobre a Evo-Devo. Tal perspectiva emprega as restrições do desenvolvimento para explicar a semelhança entre seres vivos e as imperfeições adaptativas das populações (Laland *et al.*, 2015, p. 5).

Sabe-se que restrições de caráter ontogenético impedem que determinadas novidades morfológicas ou funcionais sejam concebíveis. Assim, não podemos avaliar se haverá adaptação máxima, pois, o rol de organismos presentes em um ambiente não apresenta todas as variações possíveis.

Paul M. Brakefield (2006) destaca que o viés do desenvolvimento pode influenciar o ritmo e a direção da evolução e, portanto, tornar-se refletido nos padrões de biodiversidade. As restrições e padrões ontogenéticos incidem sobre a variação fenotípica, pois limitam e direcionam a morfologia dos organismos. Para o autor, pesquisas que integram as restrições e os padrões de desenvolvimento com processos seletivos são necessárias para investigar se uma distribuição morfológica em questão foi determinada por seleção natural ou por padrões ontogenéticos, ou por ambos.

Assim, mais do que explicar as restrições, na Síntese Estendida, a biologia evolutiva do desenvolvimento é entendida como fonte de vieses de variação fenotípica, direcionando a evolução, o que posiciona o desenvolvimento como um importante fator de origem de evolução e explicação de mecanismos, tendências e direções da diversificação das formas (Laland *et al.*, 2015, p. 5).

4 ALGUMAS RUPTURAS

Ao estabelecer uma articulação entre a Teoria Sintética e o quadro conceitual contemporâneo da biologia evolutiva, a abordagem teórica da Síntese Estendida suscita rupturas pontuais com questões

defendidas pela Teoria Sintética: (a) gradualismo, (b) microevolução e (c) seleção natural como fator causal de adaptações.

O aprofundamento teórico acerca da seleção natural, Evo-Devo, plasticidade fenotípica e construção do nicho relaciona os conceitos antigos e atuais por meio de articulações epistemológicas. Porém, especificamente sobre os três aspectos pontuais citados no parágrafo anterior, há um embate – de origem epistemológica e empírica – entre o núcleo fulcral da Teoria Sintética e a Síntese Estendida. Os conteúdos provenientes dos estudos da biologia evolutiva do desenvolvimento, da plasticidade fenotípica, da construção do nicho e da herança inclusiva são incompatíveis com as premissas do gradualismo, da microevolução e da adaptação entendida necessariamente como subproduto da seleção natural. Não porque tais fatores deixaram de ser considerados pela Síntese Estendida mas porque a Teoria Sintética defende a exclusividade de tais possibilidades evolutivas.

O gradualismo é a defesa de que transições fenotípicas acontecem em pequenos passos. A microevolução ocorre pelo acúmulo gradual de diferenças genéticas, originando diferenças entre as linhagens de organismos. A macroevolução, que resulta em novos táxons acima do nível de espécie ocorreria, segundo a Teoria Sintética, pelos mesmos processos atuantes na microevolução. Dessa forma, a macroevolução foi definida como a microevolução desenrolada e acumulada em longos períodos de tempo (Ridley, 2006).

Gradualismo e microevolução como meios exclusivos pelos quais os caminhos evolutivos ocorrem não são asserções coerentes dentro da Síntese Estendida, uma vez que são contemplados mecanismos que compreendem taxas variáveis de mudança. Os saltos podem ocorrer, por exemplo, porque mutações em genes que têm grande controle na regulação gênica podem resultar em efeitos significativos. A biologia evolutiva do desenvolvimento rompe com o gradualismo estrito para explicar inovações morfológicas que acontecem em curtos períodos de tempo. Vale ressaltar que a aquisição de novos genes provenientes de transferência horizontal também podem proporcionar saltos evolutivos. Assim, uma nova estrutura pode ser originada por apenas uma mudança radical.

Outra ruptura importante é a perda da exclusividade da seleção natural na explicação da complementaridade organismo-ambiente, ou seja, na explicação de adaptações. No panorama atual, a seleção natural pode atuar em tais narrativas evolutivas com o viés do desenvolvimento, como consta na discussão acima.

5 CONCEPÇÕES DE GRADUANDOS DE LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS SOBRE O PROCESSO EVOLUTIVO

O estudo teórico parcimonioso sobre as questões evolutivas contemporâneas suscitou a construção de uma pesquisa cujo objetivo fora identificar concepções sobre questões evolutivas de alunos de um curso de Licenciatura em Ciências Biológicas que já haviam cursado a disciplina de evolução. Os dados obtidos e analisados por meio desta pesquisa serão brevemente discutidos aqui para que possamos enxergar implicações futuras desse quadro teórico contemporâneo no âmbito didático-pedagógico.

A pesquisa teve um questionário como instrumento de coleta de dados e uma das questões solicitava que os alunos concordassem ou não e justificassem o porquê da seguinte frase¹: “A seleção natural funciona como mera peneira que deixa passar ou não, sem ter o papel criador que lhe atribui a teoria sintética”. Do total de participantes (44 alunos) 29 deles argumentam que a seleção natural não tem um papel criador na evolução. Um aluno mencionou a mutação como um mecanismo capaz de dar origem a inovações evolutivas. Porém, três alunos afirmaram que a seleção natural tem, sim, papel criador, como pode ser constatado no trecho: “Discordo, porque na teoria sintética tudo era explicado pela seleção natural”.

Os demais alunos apenas responderam “sim” ou “não”, mas não justificaram suas respostas. Em outras perguntas do questionário, objetivamos investigar se os alunos conheciam os mecanismos evolutivos estudados pela Evo-Devo. Por exemplo, se os alunos fariam referência aos genes *Hox* ou, de forma menos específica, ao sincronismo espaço temporal da operação gênica durante a

¹ Para conhecer mais sobre o questionário ver Ceschim, Oliveira e Caldeira, 2014.

ontogenia. Para tanto, elaboramos uma questão sobre o reaproveitamento de sequências gênicas ao longo de gerações. Em outras perguntas do questionário, as restrições impostas pelo processo embriológico foram implicitamente evocadas para investigar se os alunos compreendiam a interferência das restrições embriológicas sobre a evolução. O resultado foi o mesmo da pergunta sobre reaproveitamento de sequências gênicas: os alunos não se referiram a tais processos.

Uma última questão tratava dos genes *Hox*, das restrições embriológicas e de seleção natural de forma concomitante. Era a questão de maior complexidade do questionário, a partir da qual pretendíamos investigar se os alunos relacionavam vários processos evolutivos para interpretar um mesmo fenômeno. Nenhum aluno elaborou uma resposta cuja articulação entre os conceitos fora apresentada ou integrada. Por meio da análise das respostas dos alunos foi possível perceber que não há menção a termos ou processos pertencentes aos pressupostos da Evo-Devo e as argumentações ficam restritas a ideias relacionadas à seleção natural e mutação. Essa constatação sugere que o quadro teórico contemporâneo evolutivo representado pela Síntese Estendida provavelmente ainda não fora incluído nos conteúdos abordados na graduação.

6 DISCUSSÃO

É notório que a transposição dos conteúdos engendrados pelas pesquisas teóricas e empíricas não atingem os materiais didáticos e as salas de aula dos cursos de formação de pesquisadores e professores rapidamente. No entanto, esse “atraso” na transposição dos novos conhecimentos não deveria determinar e orientar as abordagens dos professores ou a sistematização das ementas de disciplinas nas universidades. O quadro teórico evolutivo tem sido reinterpretado há anos e – fomentado tanto por novas metodologias de pesquisa empírica quanto pelo aprofundamento epistemológico e filosófico da pesquisa teórica que resultaram em objeções candentes em favor de uma ideia mais pluralista para explicação dos processos evolutivos – precisa ser estudado e incorporado aos conteúdos já consolidados pela Teoria Sintética.

Os professores e pesquisadores formados a partir de uma perspectiva conceitual estagnada ou associada a um recorte de uma determinada época – o que tangencia uma ideia equivocada de natureza estática dos conceitos científicos – acabam por mobilizar em suas práticas de trabalho, seja na docência ou na pesquisa, elementos provenientes de um só contexto. Nesse caso específico, o contexto é o da Teoria Sintética, que tem representado – segundo o que defendemos acima – um arcabouço teórico que necessita de ampliações e reinterpretações.

Um biólogo que compreende a evolução apenas de acordo com esse viés, ao se deparar por exemplo com o excêntrico caso de transgenia natural da alga *Vaucheria litoorea* e o molusco *Ehysia chlorotica* estudado em 2008, encontraria grandes dificuldades para elaborar explicações por meio de pressupostos da Teoria Sintética. O molusco citado se alimenta da alga, mas, além disso, sequestra cloroplastos para o epitélio digestivo, onde passa a realizar fotossíntese. Um organismo consumidor, um legítimo heterótrofo, passa a ser fotossintetizante. Por meio de investigações no genoma do animal, foi encontrado um gene necessário para a fotossíntese, transportado por transferência gênica horizontal da *V. litoorea* para a *E. chlorotica* (Salzano, 2012, p. 121). Como explicar tais modificações no molusco por processos de mutação aleatória e pressões seletivas? Sem considerar a transferência gênica não é possível interpretar esse exemplo.

O fato de a seleção natural não explicar tudo que vemos no mundo natural não diminui, de modo algum, sua importância. [...] em vez de apenas assumirmos que a seleção natural atuou para preservar ou eliminar certa característica, podemos testar uma diversidade de explicações possíveis e, assim, conseguir um conhecimento mais confiável acerca do processo evolutivo em questão. (Sepúlveda, Meyer e El-Hani, 2011, p. 189)

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este artigo representa o início de discussões epistemológicas debruçadas na tentativa de uma articulação entre a Teoria Sintética e a Síntese Estendida. Esperamos que essas discussões possam, futuramente, contribuir para pesquisas de caráter didático-pedagógica

cujos objetivos sejam uma inserção efetiva desse conteúdo nos cursos de Ciências Biológicas.

A discussão contempla questões teóricas contemporâneas acerca do conhecimento biológico que, muitas vezes, não atingem os espaços de formação de professores e pesquisadores em Ciências Biológicas. O estudo da epistemologia da biologia evolutiva permite uma releitura dos pressupostos evolutivos já consolidados pelo Darwinismo e pela Teoria Sintética, que embora sejam entendidos como eixos fulcrais para abordagem evolutiva nos cursos de formação inicial, devem incorporar interpelações que sugerem uma abordagem pluralista e integrada dos elementos que participam dos percursos evolutivos. Trata-se de repensar as explicações causais da evolução, a partir das quais a seleção natural permanece como resoluta em algumas intercorrências evolutivas e na manutenção da diversidade orgânica, mas atua em sincronismo com outros fatores: plasticidade fenotípica, viés do desenvolvimento, influência de fatores abióticos (geogenômica), construção do nicho e herança não restrita à dimensão genética.

A incorporação desses compêndios teóricos às explicações evolutivas não caracteriza uma ideia ou concepção anacrônica da ciência, uma vez que defendemos um sincronismo entre passado e presente, a partir de um trânsito epistêmico entre diferentes contextos filosóficos e históricos da biologia evolutiva e a possibilidade de inserção desse trânsito na própria natureza da biologia, concebida a partir da integração e abordagem sistêmica dos conceitos constituintes dessa ciência. Trata-se de um exercício epistêmico a partir do qual os contextos de produção do conhecimento científico evidenciam aproximações heurísticas sobre o processo evolutivo ao mesmo tempo em que revelam as nuances e entraves da construção e edificação de teorias científicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BAKER, Paul A.; FRITZ, Sherilyn C.; DICK, Christopher, W.; ANDREW J. Eckert; HORTON, Brian K.; MANZONI, Stefano; RIBAS, Camila C.; GARZIONE, Carmala N.; BATTISTI, David S. The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Reviews*, **135**: 38-47, 2014.

- BITTENCOURT-DOS-SANTOS, Wellington; EL-HANI, Charbel Niño. A abordagem do pluralismo de processos e da Evo-Devo em livros didáticos de Biologia Evolutiva e Zoologia de Vertebrados. *Ensaio Pesquisa em Educação em Ciências*, **15** (3): 199-216, 2013.
- BOTO, Luis. Horizontal gene transfer in evolution: facts and challenges. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **277** (1683): 819-827, 2010.
- BRAKEFIELD, Paul M. Evo-devo and constraints on selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **21** (7): 362-368, 2006.
- CARROLL, Sean B., *Infinitas formas de grande beleza: como a evolução forjou a quantidade de criaturas que habitam o planeta*. Trad. Diego Alfaro. Rio de Janeiro: Jorge Zahar, 2006.
- CESCHIM, Beatriz; OLIVEIRA, Thais Benetti de; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. Evo-Devo e o ensino de evolução: uma análise de conteúdo acerca dessa relação em alunos de um curso de Licenciatura em Ciências Biológicas. *Encontro de História e Filosofia da Biologia 2014*. Ribeirão Preto, 2014. Pp. 211-214, *in: Caderno de Resumos*. Ribeirão Preto: ABFHIB, 2014.
- EHRENREICH, Ian M.; PFENNIG, David W. Genetic assimilation: a review of its potential proximate causes and evolutionary consequences. *Annals of botany*, **130**: 1-11, 2015.
- FRANCIS, Richard. *Epigenética: como a ciência está revolucionando o que sabemos sobre hereditariedade*. Trad. Ivan Weisz Kuck, Rio de Janeiro: Zahar, 2015.
- FUTUYMA, Douglas Joel. *Biologia Evolutiva*. 3. ed. Trad. Claudio Angelo. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2009.
- GELLON, Gabriel; MCGINNIS, William. Shaping animal body plans in development and evolution by modulation of Hox expression patterns. *BioEssays*, **20** (2): 116-125, 1998.
- GILBERT, Scott F.; EPEL, David. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Massachusetts: Sinauer Associates, 2009.
- GILBERT, Scott F.; BOSCH, Thomas C. G.; LEDÓN-RETTIG, Cristina. Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents. *Nature Reviews Genetics*, **16** (10): 611-622, 2015.

- JARVELA, Alys M. Cheatle; PICK, Leslie. Evo-Devo: Discovery of Diverse Mechanisms Regulating Development. *Current Topics in Developmental Biology*, **117**: 253-274, 2016.
- LOFEU, Leandro; KOHLSDORF, Tiana. Mais que seleção. *Genética na Escola*, **10** (1): 11-19, 2015.
- LALAND, Kevin N.; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marcus W.; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd B.; MOCZEK, Armin; JABLONKA, Eva; ODLING-SMEE, John. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **282** (1813): 2-14, 2015.
- LALAND, Kevin; MATTHEWS, Blake; FELDMAN, Marcus W. An introduction to niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, **30** (2): 191-202, 2016.
- MATTHEWS, Blake; MEESTER, Luc de; JONES, Clive G.; IBELINGS, Bas W.; BOUMA Tjeerd J.; NUUTINEN Visa; KOPPEL Johan Van de, ODLING-SMEE, John. Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, **84** (2): 245-263, 2014.
- MOCZEK, Armin P. The nature of nurture and the future of evo-devo: toward a theory of developmental evolution. *Integrative and Comparative Biology*, **52** (1): 108-119, 2012.
- MÜLLER, Gerd B. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 943-949, 2007.
- PIGLIUCCI, Massimo; MURREN, Courtney J.; SCHLICHTING, Carl D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, **209** (12): 2362-2367, 2006.
- REECE, Jane B.; URRY, Lisa B.; CAIN, Michael L.; WASSERMAN, Steven A. ; MINORSKY, Peter V.; JACKSON, Robert B. *Biologia de Campbell*. 10. ed. Trad. Anne D. Villela. Porto Alegre: Artmed, 2015.
- RIDLEY, Mark. *Evolução*. 3. ed. Trad. Henrique Ferreira, Luciane Passaglia e Rivo Fiescher. Porto Alegre: Artmed, 2006.
- SALZANO, Francisco M. *Genômica e evolução: moléculas, organismos e sociedades*. São Paulo: Oficina de Textos, 2012.

- SEPÚLVEDA, Claudia; MEYER, Diogo; EL-HANI, Charbel Niño. Adaptacionismo. Pp. 162-193, *in*: ABRANTES, Paulo C. (org.). *Filosofia da Biologia*. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- SKINNER, Michael K. Environmental epigenetics and a unified theory of the molecular aspects of evolution: a neo-Lamarckian concept that facilitates neo-Darwinian evolution. *Genome biology and evolution*, **7** (5): 1296-1302, 2015.
- SHARON, Gil; SEGAL, Daniel; RINGO, John M.; HEFETZ, Abraham, ZILBER-ROSENBERG, Ilana; ROSENBERG, Eugene. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107** (46): 20051-20056, 2010.
- TSUCHIDA, Tsutomu; KOGA, Ryuichi; HORIKAWA, Mitsuyo; TSUNODA, Tetsuto; MAOKA, Takashi; MATSUMOTO, Shogo; SIMON, Jean-Christophe; FUKATSU, Takema. Symbiotic bacterium modifies aphid body color. *Science*, **330** (6007): 1102-1104, 2010.
- UNGERER, Mark C.; JOHNSON, Loretta C.; HERMAN, Michael A. Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment. *Heredity*, **100** (2): 178-183, 2008.
- WAPLES, Robin S. How Plasticity and Evolution Work in the Real World. *Journal of Heredity*, **107** (1): 1-2, 2016.
- ZEDER, Melinda A. Domestication as a model system for niche construction theory. *Evolutionary Ecology*, **30** (2): 325-348, 2016.

Data de submissão: 09/04/2015

Aprovado para publicação: 17/09/2015