



ISSN 1982-1026

Boletim de História e Filosofia da Biologia

Volume 13, número 2

Junho de 2019

Publicado pela Associação Brasileira de
Filosofia e História da Biologia (ABFHiB)

<http://www.abfhib.org>

Sumário:

1. Encontro de História e Filosofia da Biologia 2019
2. Eleição da Diretoria e Conselho da ABFHiB
3. Periódico *Filosofia e História da Biologia* volume 14, número 1, junho de 2019
4. Chamadas para publicação
5. Outros eventos da área
6. Livro publicado da área
7. Nova seção do Boletim de História e Filosofia da Biologia: Discussões contemporâneas de teorias e métodos da biologia
8. Discussões contemporâneas de teorias e métodos da biologia: “Tradução de artigo que defende a síntese evolutiva estendida”, por Renata de Paula Orofino

1. ENCONTRO DE HISTÓRIA E FILOSOFIA DA BIOLOGIA 2019

Encontro de História e Filosofia da Biologia 2019

Departamento de Biologia
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
Universidade de São Paulo

Local: Bloco Didático da Medicina

29 a 31 de julho

Consulte o Programa completo em:

<http://www.abfhib.org/Encontro.html>

ehfb2019@abfhib.org



O *Encontro* tem o objetivo de servir como oportunidade para discussão de pesquisas sobre história e/ou filosofia da biologia e suas interfaces epistêmicas, podendo tratar de sua aplicação ao ensino.

Trabalhos aceitos e inscritos serão publicados no *Caderno de Resumos do Encontro*.

As pessoas interessadas em participar do *Encontro de História e Filosofia da Biologia 2019* (seja apresentando trabalhos ou como ouvintes) devem preencher a ficha de inscrição e fazer o pagamento da taxa de inscrição do Encontro.

O evento contará com as seguintes conferências:

William de Jong-Lambert

Bronx Community College, CUNY Graduate Center
New York, USA

"... if we do not speak out then stones shall speak!":

Theodosius Dobzhansky and Trofim D. Lisenko

29 de julho

Susana Gisela Lamas

Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM),
Universidad Nacional de La Plata (UNLP)
La Plata, Argentina

"Las teorías evolutivas actuales en biología y las antiguas dicotomías teóricas"

30 de julho

Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional
Rio de Janeiro, Brasil

"Coleção Binckhorst:

O importante acervo paleontológico que escapou de ser destruído
pelo incêndio no Museu Nacional"

31 de julho

2. ELEIÇÃO DA DIRETORIA E CONSELHO DA ABFHiB

Encerra-se em Agosto de 2019 o mandato da atual Diretoria e Conselho da ABFHiB, eleita em julho de 2017. Uma nova composição da Diretoria e do Conselho deve ser eleita para o biênio 2019-2021. Para organizar o processo eleitoral, o atual Conselho Deliberativo nomeou uma Comissão Eleitoral encarregada de informar aos afiliados sobre os detalhes do processo eleitoral. A comunicação da Comissão Eleitoral é feita por e-mail, a partir do endereço eleicao@abfhib.org.

As principais etapas do processo, estão descritas no Estatuto da ABFHiB, disponível em [Estatuto ABFHiB](#), são as seguintes:

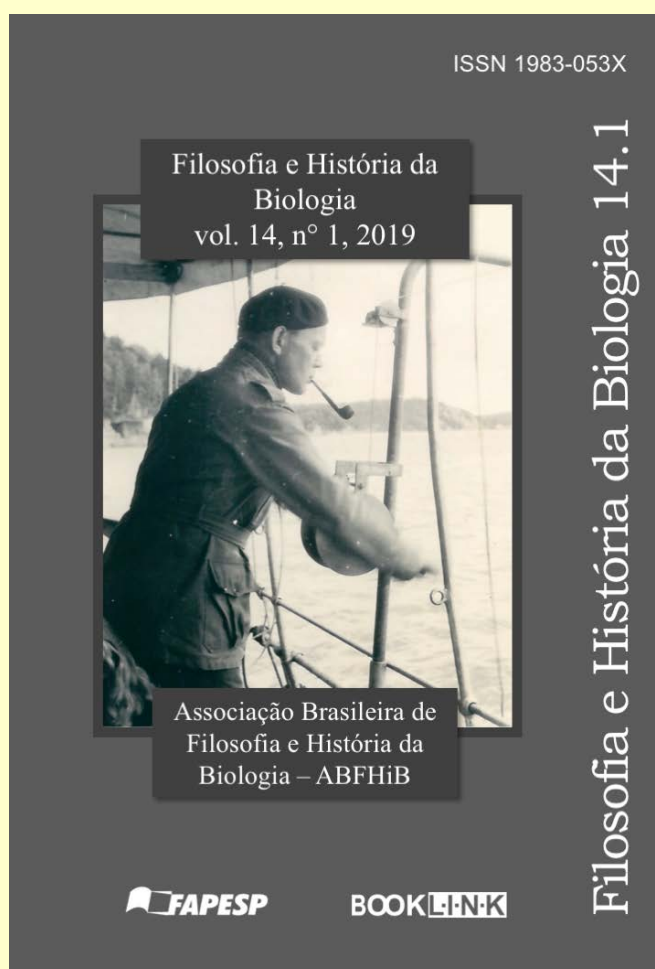
- a) A Comissão Eleitoral consulta todos os associados sobre indicações de candidatos. Nesta fase, todos os associados podem sugerir nomes para concorrer às eleições (tanto para a Diretoria quanto para o Conselho Deliberativo). Além disso, as pessoas que queiram se candidatar a algum dos cargos podem inscrever-se.
- b) A Comissão Eleitoral inclui na consulta também o atual Conselho Deliberativo, que tem a prerrogativa de indicar candidatos, podendo, no entanto, optar por não indicar nenhum nome.
- c) Após o término da indicação preliminar, a Comissão Eleitoral consulta todas as pessoas indicadas, verificando se aceitam ser candidatos. Todas as pessoas que aceitarem as indicações ou que tenham se inscrito como candidatos vão concorrer à eleição, desde que estejam em dia com suas anuidades.
- d) Todos os associados já foram informados sobre a necessidade de estar em dia com suas anuidades, para poderem concorrer às eleições ou votar. A Tesouraria da ABFHiB está informando a cada associado sua situação, para que seja possível saldar eventuais anuidades em atraso.
- e) A Comissão Eleitoral elaborará a cédula eleitoral, que será divulgada a todos os sócios.

f) A eleição será realizada durante o *Encontro de História e Filosofia da Biologia 2017*. De acordo com a atual legislação brasileira, não é possível votar por correspondência. O voto será presencial, havendo, no entanto, a possibilidade de que um associado ausente nomeie um procurador para votar em seu nome.

g) A apuração dos votos será realizada também durante o *Encontro*, na Assembleia da ABFHIB, e, logo em seguida, os eleitos tomarão posse para o mandato de 01 de setembro de 2019 a 31 de agosto de 2021.

3. FILOSOFIA E HISTÓRIA DA BIOLOGIA, V 14, N 1, JUN. 2019

A versão online do volume 14, número 1, de junho de 2019, de *Filosofia e História da Biologia* já está [disponível aqui](#).



Sumário

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins, Maria Elice Brzezinski Prestes e Roberto de Andrade Martins

“Apresentação”

“Presentation”

Antonio Carlos Sequeira Fernandes e Sandro Marcelo Scheffler

“A Coleção Binckhorst e o Museu Nacional: uma perda pela sua não aquisição?”

“The Binckhorst Collection and the National Museum: a loss for its no acquisition?”

Cristianini Trescastro Bergue

“Bathytic ostracods: Old, diverse, and plenty of memories on past oceans”

“Ostracodes batíficos: antigos, diversos e repletos de memórias sobre os oceanos pretéritos”

Matheus Luciano Duarte Cardoso, Thaís Cyrino de Mello Forato e Maria Luiza Ledesma Rodrigues

“Ciência e epistemologia em sala de aula: Uma perspectiva histórica para a teoria de Lamarck”

“Science and epistemology in the classroom: A historical perspective for Lamarck’s theory”

Maurício de Carvalho Ramos

“*Encheiresis naturae*: a manipulação da natureza na química e na botânica”

“*Encheresis naturae*: manipulation of nature in chemistry and botanics”

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins

“Depois de Darwin: Romanes e o papel da herança de caracteres adquiridos no processo evolutivo”

“After Darwin: Romanes and the role of inheritance of acquired characteristics in the evolutionary process”

4. CHAMADAS PARA PUBLICAÇÃO

***Peri*, Revista de Filosofia**

A revista *Peri*, publicação semestral vinculada ao Programa de Pós-graduação em Filosofia da Universidade Federal de Santa Catarina, faz chamada de artigos para um número especial sobre Filosofia da Biologia.

Editores do número especial de Filosofia da Biologia: Gustavo Andrés Caponi (UFSC) e Jerzy André Brzozowski (UFSC).

Os artigos podem ser escritos em português, espanhol e inglês, as demais diretrizes para submissão se encontram no site:

<http://www.nexos.ufsc.br/index.php/peri/about/submissions#authorGuidelines>

Prazo para submissões: 28 de fevereiro de 2020.



***Paralaje*, Revista de Filosofía**

A revista *Paralaje*, publicação de estudantes de pós-graduação em Filosofia da Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Chile, faz chamada de artigos para um Dossier intitulado “Filosofía y Biología en un mismo territorio”.

Para ver os critérios editoriais, acessar o site:

<http://www.paralaje.cl/convocatoria-actual-2/>

Prazo para submissões: 01 de agosto de 2019.



5. OUTROS EVENTOS DA ÁREA

2019 ISHPSSB Meeting

O *2019 ISHPSSB Meeting* será realizado em Oslo, Noruega, de 07 a 12 de julho de 2019. Informações em: <http://ishpssb2019.tekniskmuseum.no/about/dates-and-news>

15th International Conference of History, Philosophy, and Science Teaching

O tema da *15th International Conference of History, Philosophy, and Science Teaching* é “Re-introducing science: Sculpting the image of science for education and media in its historical and philosophical background”. O evento ocorrerá na Universidade Aristóteles de Salônica, Grécia, entre os dias 15 e 19 de julho de 2019. Informações em: <http://ihpst2019.eled.auth.gr/>

2019 Annual Meeting of the History of Science Society

O *2019 Annual Meeting of History of Science Society*, organizado pelo Descartes Centre for the History and Philosophy of the Sciences e pelo Humanities Department da Universidade de Utrecht, em Utrecht, Holanda, ocorrerá de 23 de julho a 27 julho de 2019. Informações em: <https://hss2019.hssonline.org>

6. LIVRO PUBLICADO DA ÁREA



Tiago Santos Almeida

*Canguilhem e a gênese do possível:
Estudo sobre a historicização das ciências*

São Paulo: LiberArs, 2018

7. NOVA SEÇÃO DO BOLETIM DE HISTÓRIA E FILOSOFIA DA BIOLOGIA: DISCUSSÕES CONTEMPORÂNEAS DE TEORIAS E MÉTODOS DA BIOLOGIA

A biologia protagoniza debates das ciências naturais desde meados do século XIX. A teoria celular e a teoria evolutiva estão entre os alicerces que impulsionaram a fabulosa expansão do conhecimento sobre os processos fundamentais dos seres vivos, incluindo suas interações com o ambiente. O século XX testemunhou a emergência de campos disciplinares como a genética, a ecologia, a etologia, a biologia molecular, a biologia do desenvolvimento, a neurociência, todos fecundos na produção de saberes sólidos que subsidiam a vida dos seres humanos no planeta. Como em qualquer outro território científico, no entanto, muitas questões se encontram em pleno vórtice de investigação e debate.

Esta nova seção “Discussão contemporânea de teorias e métodos da biologia”, inaugurada neste número do *Boletim de História e Filosofia da Biologia*, destina-se à publicação de traduções de artigos ou de pequenos artigos autorais que retratem debates epistemológicos e metodológicos em curso no âmbito da própria biologia, assim como da filosofia, história e sociologia da biologia.

8. DISCUSSÕES CONTEMPORÂNEAS DE TEORIAS E MÉTODOS DA BIOLOGIA: “TRADUÇÃO DE ARTIGO INDISPENSÁVEL PARA DISCUTIR A SÍNTESE EVOLUTIVA ESTENDIDA”

Renata de Paula Orofino
Centro de Ciências Naturais e Humanas – CCNH - UFABC
renata.orofino@gmail.com

A tradução para o português do artigo de Kevin Laland e colaboradores foi inicialmente derivada da motivação, em minha prática docente, de levar à sala de aula de uma disciplina introdutória sobre evolução no ensino superior os debates contemporâneos em torno da teoria de evolução biológica. A teoria que expressa a conciliação da evolução dos seres vivos proposta por Charles Darwin com as ideias de hereditariedade de Gregor Mendel, foi nomeada de Síntese Moderna da Evolução, com base no título do livro de Julian Huxley, *Evolução: a síntese moderna*, de 1942. Particularmente a partir dos anos 1960, os aportes dos estudos sobre o DNA focalizaram cada vez mais o papel dos genes na hereditariedade e, conseqüentemente, na evolução. Contribuições subsequentes de outras áreas de estudos, como da ecologia evolutiva, do comportamento social e da biologia do desenvolvimento, bem como as ideias de equilíbrio pontuado desenvolvidas por Stephen Jay Gould e Niles Eldredge, ocasionaram expansões cuja ordem de grandeza motivou Massimo Pigliucci e Gerd B. Müller a proporem, em 2007, uma reconceitualização do que passaram a chamar de Síntese Evolutiva Estendida. Em 2010, contribuindo com a discussão, os mesmos autores editaram um livro (*Evolution: The extended synthesis*) no qual ampliaram o conhecimento sobre a contribuição das diferentes áreas para as mudanças propostas na teoria evolutiva.

A necessidade e abrangência da Síntese Estendida tem suscitado reações divergentes entre os biólogos evolutivos. De um ponto de vista de continuidade com o passado, argumenta-se ser desnecessário um nome novo para uma teoria que não mudou em seus princípios fundamentais, mas foi apenas fortalecida por aporte de conhecimentos novos. Por outro lado, favorável a uma ruptura epistemológica, defende-se que as modificações propostas nas diversas áreas da biologia impactam a biologia evolutiva, de forma a gerar incoerências entre conceitos chave da Síntese Moderna e da Síntese Estendida, o que impediria de entender o conhecimento atual como continuação linear do conhecimento anterior.

No epicentro dessas discussões, encontra-se o artigo aqui apresentado. Sem romper com o quadro epistêmico da Síntese Moderna, moldado pelos conceitos de seleção, deriva, mutação e outros processos evolutivos estabelecidos, a Síntese Estendida quer realçar as influências desenvolvimentistas que moldam o processo evolutivo. Publicado no prestigioso periódico *Proceedings of the Royal Society B*, em 2015, o artigo foi escrito Kevin Laland, Tobias Uller, Marc Feldman, Kim Sterelny, Gerd Müller, Amin Moczek, Eva Jablonka e John Odling-Sme. Representando instituições da Grã-Bretanha, Suécia e Estados Unidos, esses pesquisadores desenvolvem um ambicioso projeto destinado a testar e fortalecer a Síntese Evolutiva Estendida¹. A proposta alinha-se com o desenvolvimento da teoria da evolução biológica, desde sua apresentação original nas obras de Darwin, passando pela teoria neodarwiniana, de fins do século XIX e início do século XX, até a Síntese Moderna dos anos 1940. A continuidade epistêmica é reafirmada no título do mais recente livro de Kevin Laland, voltado aos aportes culturais sobre a formação da mente humana, *A sinfonia inacabada de Darwin* (2017).

Estudantes, professores e pesquisadores que não são familiarizados com a língua inglesa podem agora ter contato com o manuscrito original dessa equipe de pesquisadores protagonistas da Síntese Estendida. A tradução ao português permitirá amplificar o debate no Brasil bem como possibilitar que o tema seja levado às salas de aula, seja do Ensino Superior ou da Educação Básica.

Na tradução ao português, alguns termos de uso corrente entre os pesquisadores da área em nosso país, assim como nomes populares de espécies, foram mantidos em inglês, sendo grafados em itálico; no segundo caso, foram inseridos os nomes científicos das espécies mencionadas, entre colchetes. Por vezes, termos traduzidos ao português se fizeram acompanhar dos originais em inglês, entre colchetes. O texto em português manteve todos os itálicos e aspas do original.

Agradecimentos

Esta tradução só foi possível graças ao apoio dos autores do artigo original, especialmente Kevin N. Laland, a quem agradeço a disponibilidade e prontidão em responder às dúvidas de tradução e às diferentes contribuições ao meu trabalho. Agradeço também a concessão de isenção de direitos autorais pela *Royal Society* e sua parceira editorial, a *Copyright Clearance Center*, permitindo sua divulgação online e gratuita no *Boletim de História e Filosofia da Biologia*. Agradeço ainda ao pesquisador Murillo Pagnota pela revisão conceitual e variadas contribuições à versão final do texto em português.

Notas:

¹ Extended Evolutionary Synthesis. Disponível em <https://extendedevolutionarysynthesis.com/> Acesso em 11/06/2019.

TRADUÇÃO DE: LALAND, Kevin N.; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marc W.; STERELNY, Kim; MÜLLER, Gerd B.; MOCZEK, Amin; JABLONKA Eva; ODLING-SMEE, John. The Extended Evolutionary Synthesis: Its Structure, Assumptions, And Predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, **282**: 20151019. (DOI: 10.1098/RSPB.2015.1019)

A síntese evolutiva estendida: sua estrutura, premissas e previsões

LALAND, Kevin N.; ULLER, Tobias; FELDMAN, Marc W.; STERELNY, Kim;
MÜLLER, Gerd B.; MOCZEK, Amin; JABLONKA Eva; ODLING-SMEE, John

Resumo: Atividades científicas ocorrem dentro do conjunto de ideias estruturadas e pressuposições que definem a área e suas práticas. A estrutura conceitual da biologia evolutiva emergiu com a Síntese Moderna no início do século XX e, desde então, expandiu-se em um programa de pesquisa exitoso que explora os processos de diversificação e adaptação. Entretanto, a habilidade com a qual essa estrutura conceitual acomodou satisfatoriamente os rápidos avanços na biologia do desenvolvimento, na genômica e na ecologia vem sendo questionada. Nós revisamos alguns desses argumentos com foco em literaturas (evo-devo, plasticidade de desenvolvimento, herança inclusiva e construção de nicho), cujas implicações para a evolução podem ser encaradas de duas formas – uma que preserva a estrutura interna da teoria evolutiva contemporânea e outra que aponta para uma estrutura conceitual alternativa. Esta última, que intitulamos “síntese evolutiva estendida” (SEE), mantém os fundamentos da teoria evolutiva, mas difere na ênfase dada ao papel dos processos construtivos do desenvolvimento e da evolução, além do caráter recíproco da causação¹. Na SEE, os processos de desenvolvimento, operando nos vieses de desenvolvimento, da herança inclusiva e da construção de nicho, compartilham responsabilidade pela direção e taxa da evolução, origem da variação de caracteres e complementaridade entre organismo e ambiente. Nós esclarecemos a estrutura, principais premissas e previsões inovadoras da SEE, além de mostrar como a SEE pode ser utilizada para estimular e avançar a pesquisa naquelas áreas que estudam ou utilizam a biologia evolutiva.

1. Introdução

Para progredir, cientistas precisam especificar fenômenos que requerem explicação, identificar causas e decidir sobre quais métodos, dados e análises são suficientemente explicativos. Ao realizar

tais ações, cientistas podem, inadvertidamente, criar uma “estrutura conceitual” – uma forma de pensamento para seus campos de conhecimento, com premissas, conceitos, regras e práticas associadas que permitem que o trabalho avance (Fleck, 1979; Kuhn, 1962; Lakatos, 1978). Estruturas conceituais são necessárias na ciência, porém, quando associadas a suas práticas, inevitavelmente encorajam algumas linhas de pesquisa mais prontamente que outras. Sendo assim, é crucial que as estruturas conceituais evoluam em resposta a novos dados, teorias e metodologias. Isso nem sempre é linear, uma vez que hábitos de raciocínio e a prática são arraigados. Nesse aspecto, estruturas conceituais alternativas podem ser valiosas, pois chamam a atenção para formas de raciocínio novas e construtivas, para influências causais adicionais, previsões alternativas ou novas linhas de investigação.

A Síntese Moderna (SM) emergiu na primeira metade do século XX com a integração da seleção natural darwiniana, o pensamento em nível populacional e a herança mendeliana, tendo fornecido a estrutura conceitual dominante para a biologia evolutiva (Mayr, 1982; Provine, 1971). É considerada, corretamente, como uma das maiores conquistas da biologia e levou à adoção generalizada de várias premissas centrais (Futuyma, 1998; Tabela 1). Entre as premissas, estão: (i) variação fenotípica evolutivamente significativa surge de mudanças genéticas que ocorrem em uma taxa lenta independentemente da força e direção da seleção natural; (ii) mutações mais vantajosas têm efeitos fenotípicos pequenos, que resultam em mudança fenotípica gradual; (iii) herança é genética; (iv) seleção natural é a única explicação para adaptações; (v) macroevolução é o resultado do acúmulo de diferenças que surgiram de processos de microevolução.

Após o advento da SM, o campo da biologia evolutiva continuou a progredir (Arnold, 2014), permitindo a incorporação de novas descobertas teóricas e empíricas (por ex., teoria neutra, teoria da aptidão inclusiva). Como resultado, a teoria evolutiva atual é muito mais sofisticada do que a síntese original e cobre uma amplitude maior de fenômenos. Entretanto, embora tal progresso seja inegável, isso não significa que essa estrutura conceitual permita que os biólogos evolutivos tirem o maior proveito possível desse progresso, seja na biologia, seja em outras áreas. Por exemplo, algumas características implícitas do pensamento evolutivo atual, como a atribuição do privilégio causal e informacional aos genes no desenvolvimento ou o tratamento do desenvolvimento e da hereditariedade como fenômenos separados, se mantêm prevalentes apesar de novos dados parecerem desafiar tais premissas (Griffiths & Stotz, 2013; Keller, 2014).

Nesse sentido, são particularmente instrutivas inspirações derivadas da pesquisa sobre: (i) biologia evolutiva do desenvolvimento (evo-devo), (ii) plasticidade de desenvolvimento, (iii) herança inclusiva, e (iv) construção de nicho. Descobertas recentes nessas áreas dão margem a pelo menos duas interpretações distintas, que podem ser vistas como a manifestação de uma “rachadura” no raciocínio interpretativo. Essas alternativas incluem, de um lado, a perspectiva de que os conhecimentos estão, em grande parte, de acordo com as principais premissas da SM, enquanto, de outro lado, a interpretação que percebe as mesmas descobertas como questionamentos às principais premissas da SM. Esta última interpretação é marcada pela ênfase dada nas causas do desenvolvimento no nível do organismo, na herança e aptidão diferencial, no papel dos processos construtivos no desenvolvimento e na evolução, além da causação recíproca. Nós chamamos essa interpretação de “síntese evolutiva estendida” (SEE), mas enfatizamos, ao contrário de algumas afirmações recentes (por ex., Wray *et al.*, 2014), que a SEE é uma linha que está se desenvolvendo dentro do pensamento evolutivo contemporâneo, não sendo, portanto, uma negação do valor das estruturas conceituais anteriores, nem do progresso pretérito em biologia evolutiva. Para alguns leitores, o uso do rótulo SEE pode parecer pretencioso, mas, como veremos a seguir, o significado das mudanças propostas no pensamento evolutivo varia substancialmente de acordo com a perspectiva de cada pesquisador.

Tabela 1. Uma comparação entre as principais premissas da SM clássica e da SEE.

premissas centrais da SM clássica	premissas centrais da SEE
(i) <i>A preeminência da seleção natural.</i> A principal influência direcional ou criativa na evolução é a seleção natural, que, sozinha, explica porque as propriedades dos organismos são adequadas às propriedades de seus respectivos ambientes (adaptação)	(i) <i>Causação recíproca (os organismos moldam e são moldados pelos ambientes de seleção e de desenvolvimento).</i> Processos de desenvolvimento, operando por meio do viés de desenvolvimento e da construção de nicho, compartilham com a seleção natural a responsabilidade pela direção e taxa da evolução, além de contribuir para a complementaridade entre organismo e ambiente
(ii) <i>Herança genética.</i> Os genes constituem o único sistema de herança geral. Características adquiridas não são herdadas	(ii) <i>Herança inclusiva.</i> A herança se estende além dos genes e incluem a herança epigenética (transgeracional), a herança fisiológica, a herança ecológica, a transmissão social (comportamental) e a herança cultural. Características adquiridas podem ter um papel evolutivo quando enviam as variantes fenotípicas sujeitas à seleção, modificam o ambiente e quando contribuem para a herdabilidade
(iii) <i>Variação genética aleatória.</i> Não há relação entre a direção na qual a mutação ocorre – e consequentemente no fornecimento de variantes fenotípicas – e a direção que levaria ao aumento da aptidão	(iii) <i>Variação fenotípica não aleatória.</i> Viés de desenvolvimento, resultante de mutações não aleatórias ou de acomodação fenotípica, significa que algumas variantes fenotípicas são mais prováveis que outras. Sistemas de desenvolvimento facilitam respostas fenotípicas funcionais bem integradas às mutações ou à indução ambiental
(iv) <i>Gradualismo.</i> Evolução por meio de mutações de grande efeito são pouco prováveis de ocorrer, pois tais mutações apresentam efeitos pleiotrópicos disruptivos. Transições fenotípicas ocorrem tipicamente por muitos pequenos passos que levam à mudança evolutiva gradual	(iv) <i>Taxas variáveis de mudança.</i> Variantes de grande efeito são possíveis, permitindo a mudança evolutiva rápida. Saltos podem ocorrer por meio de mutações em genes regulatórios expressos de maneira tecido, módulo ou compartimento-específica; ou quando processos de desenvolvimento respondem a desafios ambientais por meio de mudança em um conjunto coordenado de características ou por meio de efeitos de limiares não lineares
(v) <i>Perspectiva centrada no gene.</i> Evolução requer e geralmente é definida como <i>mudança em frequências gênicas</i> . Populações evoluem por meio de mudanças nas frequências dos genes causada pela seleção natural, deriva, mutação e fluxo gênico	(v) <i>Perspectiva centrada no organismo.</i> Sistemas de desenvolvimento podem facilitar variações adaptativas e modificar ambientes de seleção. Evolução é redefinida como <i>mudança transgeracional na distribuição das características herdáveis de uma população</i> . Há uma noção mais abrangente dos processos evolutivos e de herança
(vi) <i>Macroevolução.</i> Padrões macroevolutivos são explicados por processos microevolutivos de seleção, deriva, mutação e fluxo gênico	(vi) <i>Macroevolução.</i> Processos evolutivos adicionais, incluindo viés de desenvolvimento e herança ecológica, ajudam a explicar padrões macroevolutivos e contribuem para a evolucionabilidade

Embora a sugestão de que uma SEE está emergindo tem sido feita repetidas vezes (Gilbert *et al.*, 1996; Gould, 2002; Laland *et al.*, 2014; Noble *et al.*, 2014; Pigliucci & Müller, 2010), sua natureza e papel se mantêm pouco claros. Como resultado disso, os diferentes esforços para uma mudança na biologia evolutiva têm sido encarados como desconectados ou idiossincráticos. Nosso objetivo neste

artigo é adicionar corpo ao debate, fornecendo uma exposição clara sobre a estrutura, as premissas e as previsões da SEE que seja útil, tanto para entusiastas, quanto para céticos, e que ofereça à SEE o *status* de uma estrutura conceitual alternativa a ser avaliada.

Inicialmente, fornecemos uma breve visão geral de evo-devo, plasticidade de desenvolvimento, herança inclusiva e construção de nicho, enfatizando as interpretações divergentes. Ilustramos como cada tópico é sujeito a duas leituras, uma que acomoda os fenômenos sem mudar a estrutura tradicional das explicações evolutivas e uma interpretação alternativa (isto é, a SEE), que parece inconsistente com a estrutura conceitual dominante. Seguimos com o detalhamento da SEE, especificando como seus diferentes componentes se encaixam, delineando as premissas centrais e ilustrando sua habilidade de gerar e testar novas hipóteses. Concluímos que a SEE não é apenas uma extensão da SM, mas uma estrutura conceitual distinta para entender evolução, que, junto com perspectivas mais tradicionais, pode ser usada de forma construtiva no campo de conhecimento.

2. Contexto biológico para a síntese estendida

O ímpeto para uma SEE é, sem dúvida, complexo e multifacetado. Aqui, focamos nas ideias derivadas de quatro áreas de pesquisa que, como descrevemos abaixo, têm sido alvo de interpretações alternativas na literatura recente mas que, no entanto, revelam temas convergentes. Esta seção apenas apresenta as descobertas relevantes enquanto as respectivas interpretações são apresentadas nas próximas seções. Os leitores familiarizados com essa literatura talvez prefiram pular para a seção 3.

(a) Biologia evolutiva do desenvolvimento

Evo-devo possibilita uma compreensão causal-mecanística sobre evolução por meio do uso da biologia experimental e comparativa, com o intuito de identificar os princípios de desenvolvimento subjacentes às diferenças fenotípicas intra e entre populações, espécies e táxons mais altos. Entre as ideias empíricas centrais está a de que a variação fenotípica geralmente envolve mudanças em genes regulatórios que alteram o momento, o local, a quantidade ou o tipo de produto dos genes. Essa modificação dos processos de desenvolvimento pré-existentes pode acarretar mudanças coordenadas em conjuntos de caracteres, possibilitando a diversificação por meio do acoplamento ou desacoplamento diferencial de módulos fenotípicos (Brakefield, 2006; Brakefield, 2011; Davidson & Erwin, 2006; Müller, 2007). Consequentemente, propriedades de desenvolvimento podem afetar as taxas e padrões da evolução fenotípica (Atchley, 1987; Badyaev & Walsh, 2014) e contribuir para a evolucionabilidade, o potencial de linhagens biológicas para evolução adaptativa (Müller, 2007; Sterelny, 2007; Wagner & Altenberg, 1996; Wagner & Draghi, 2010).

Enquanto a maior parte da evo-devo é compatível com as premissas padrão da biologia evolutiva, algumas descobertas têm gerado debate. Uma observação particularmente interessante é que a variação fenotípica pode ser enviesada por processos de desenvolvimento, sendo algumas formas mais prováveis de ocorrer que outras (Arthur, 2004; Arthur, 2011; Brakefield, 2006; Gould, 2002; Kirschner & Gerhart, 2005; West-Eberhard, 2003). O viés se manifesta, por exemplo, no número não aleatório de membros, dígitos, segmentos e vértebras ao longo de vários taxa (Arthur, 2004; Arthur, 2011 Galis *et al.*, 2010; Lange *et al.*, 2014); nas respostas correlacionadas à seleção artificial resultantes do compartilhamento de regulações do desenvolvimento (Beldade *et al.*, 2002); além de se manifestar na reutilização repetida e diferencial de módulos de desenvolvimento, que permitem o surgimento de fenótipos inéditos pelo rearranjo no desenvolvimento de elementos ancestrais, como na evolução paralela dos olhos em animais (Shubin *et al.*, 2009).

Vieses de desenvolvimento também podem contribuir para os vários exemplos de convergências na árvore da vida. Por exemplo, os peixes ciclídeos dos lagos Malawi e Tanganyika exibem semelhanças impressionantes no formato do corpo, apesar de serem mais aparentados com espécies do mesmo lago (Albertson & Kocher, 2006; Brakefield, 2006). Tal evolução paralela repetida é atribuída, geralmente, à seleção convergente. Entretanto, propriedades inerentes ao desenvolvimento podem ter canalizado a morfologia por caminhos específicos, assim facilitando a evolução de formas

paralelas nos dois lagos (Albertson & Kocher, 2006; Brakefield, 2006). Se isso estiver correto, então a diversidade das formas nos organismos é apenas parcialmente decorrente da seleção natural – as trajetórias evolutivas específicas também dependem de propriedades do desenvolvimento.

Alguns trabalhos em viés do desenvolvimento sugerem que variações fenotípicas podem ser canalizadas e dirigidas para tipos funcionais pelo processo de desenvolvimento (Kirschner & Gerhart, 2005; West-Eberhard, 2003). O raciocínio é que o desenvolvimento depende de “processos centrais” altamente robustos, desde a formação dos microtúbulos e os caminhos de transdução de sinais, até a organogênese, que ao mesmo tempo exibe um “comportamento exploratório” (Kirschner & Gerhart, 2005), permitindo a estabilização e a seleção de alguns estados em detrimento de outros. Comportamento exploratório seguido de seleção somática permite que processos centrais sejam responsivos a estímulos genético ou ambiental, enquanto que a robustez e a conservação desses processos mantém a habilidade de gerar resultados funcionais (isto é, bem integrados) face às perturbações. Esse fenômeno, conhecido como *variação facilitada* (Gerhart & Kirschner, 2007; Kirschner & Gerhart, 2005), provê uma explicação mecânica para como mudanças genéticas pequenas podem, em alguns casos, gerar inovações fenotípicas aparentemente adaptativas de forma não aleatória, substancial e bem integrada.

(b) Plasticidade de desenvolvimento

Plasticidade de desenvolvimento ou plasticidade fenotípica é a capacidade de um organismo de mudar seu próprio fenótipo em resposta ao ambiente. A plasticidade é universal em todos os níveis de organização biológica e, apesar de ser intimamente relacionada com evo-devo, é tratada separadamente aqui, porque tipicamente é estudada no contexto populacional, o que é raramente o foco em evo-devo.

Apesar de a evolução da plasticidade ter sido estudada por décadas (por ex., Levins, 1968; Pigliucci, 2001; Schlichting, 1986; Stearns, 1989; Via & Lande, 1985), existe um renovado interesse na plasticidade como causa e não apenas consequência da evolução fenotípica. Por exemplo, a plasticidade facilita a colonização de novos ambientes (Sol *et al.*, 2005; Yeh & Price, 2004), afeta a conectividade entre populações e o fluxo gênico (Crispo, 2008), contribui para a variação temporal e espacial na seleção (Cornwallis & Uller, 2010; Duckworth, 2009; Huey *et al.*, 2003) e pode aumentar a chance de ocorrer mudanças nos picos adaptativos, radiações e eventos de especiação (Lande, 2009; Pfennig & McGee, 2010; Price *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003).

Particularmente controversa é a contribuição da plasticidade para a evolução pela acomodação fenotípica e genética (Moczek *et al.*, 2011; Pfennig & McGee, 2010; West-Eberhard, 2003). *Acomodação fenotípica* se refere ao ajuste mútuo e muitas vezes funcional de partes de um organismo durante o desenvolvimento, tipicamente não envolvendo mutação genética (West-Eberhard, 2003). Há muito tempo tem-se argumentado que a acomodação fenotípica pode promover a *acomodação genética* se fenótipos induzidos pelo ambiente forem em seguida estabilizados e refinados através das gerações por seleção da variação genética existente, variação genética prévia críptica ou ainda mutações emergentes (Baldwin, 1902; Lande, 2009; Schmalhausen, 1949; West-Eberhard, 2003). Por esse ponto de vista, processos de desenvolvimento participam de forma crucial na determinação de quais variantes genéticas produzirão, e quais não produzirão, diferenças fenotípicas selecionáveis. Acomodação genética pode prover um mecanismo para a rápida adaptação a novos ambientes, da mesma forma que tais ambientes simultaneamente induzem e selecionam fenótipos alternativos (Chevin & Lande, 2010; Lande, 2009; Schlichting & Pigliucci, 1998). Consistente com tais argumentos, a plasticidade dentro de cada espécie demonstrou gerar diferenças fenotípicas paralelas àquelas exibidas entre espécies aparentadas e a plasticidade ancestral tem sido relacionada à divergência evolutiva entre linhagens descendentes (por ex., Pfennig *et al.*, 2010; Standen *et al.*, 2014; Suzuki & Nijhout, 2006; Wund *et al.*, 2008; revisado em Schlichting & Wund, 2014).

(c) Herança inclusiva

Herança biológica é tipicamente definida como a transmissão de genes da geração parental para a prole. Entretanto, tem-se reconhecido cada vez mais a existência de múltiplos mecanismos que contribuem para a hereditariedade (Cavalli-Sforza & Feldman, 1981; Danchin *et al.*, 2011; Jablonka & Lamb, 2014). A semelhança entre a geração parental e a prole ocorre não apenas pela transmissão do DNA, mas porque a geração parental transfere uma variedade de recursos de desenvolvimento que permitem a reconstrução dos nichos de desenvolvimento (Badyaev & Uller, 2009; Gilbert & Epel, 2009; Jablonka & Lamb, 2014; Uller & Helanterä, 2017; West & King, 1987). Tais recursos incluem componentes dos ovos e da fase pós-fertilização (por ex., hormônios), interações comportamentais entre a geração parental e a prole (por ex., cuidado materno), a modificação de outros componentes bióticos e abióticos do ambiente pela geração parental (por ex., escolha de hospedeiro) e a herança de simbiontes direta por meio das células germinativas maternas ou por infecção. Além disso, pesquisas recentes revelam a transmissão social vertical e horizontal de forma generalizada tanto em vertebrados como em invertebrados, sendo que ambas podem iniciar divergências populacionais e acarretar na especiação (Hoppitt & Laland, 2013). Sob essa noção mais abrangente de hereditariedade, a herança pode ocorrer de células germinativas para células germinativas, de células somáticas para células germinativas, de células somáticas para células somáticas e também de células somáticas para células somáticas por meio do ambiente externo (Badyaev & Uller, 2009), possibilitando, assim, que algumas características adquiridas possam se herdadas.

Os caminhos de herança derivados do fenótipo parental (“efeitos parentais”) têm inúmeras consequências evolutivas similares àquelas da plasticidade, da herança cultural e da construção de nicho (Uller, 2012). Por exemplo, herança não genética pode enviesar a expressão e retenção de fenótipos induzidos pelo ambiente, facilitando assim a taxa e direção da evolução (Badyaev, 2009). Tem havido também um aumento nas evidências de uma herança transgeracional epigenética mais estável, ou seja, a transmissão ao longo das gerações de estados celulares sem a modificação da sequência de DNA, o que demonstra que a evolução adaptativa pode proceder pela seleção das variantes epigenéticas tanto quanto pela seleção das variações na sequência de DNA (Heard & Martienssen, 2014; Jablonka & Lamb, 2014; van der Graaf *et al.*, 2015).

(d) Teoria de construção de nicho

“Construção de nicho” se refere ao processo pelo qual o metabolismo, as atividades e as escolhas dos organismos modificam ou estabilizam estados ambientais e, conseqüentemente, afetam a ação da seleção neles mesmos e em outras espécies (Lewontin, 1983; Odling-Smee *et al.*, 1996; Odling-Smee *et al.*, 2003). Por exemplo, muitas espécies animais manufaturam ninhos, tocas, teias e casulos; algas e plantas mudam estados redox da atmosfera e modificam o ciclo de nutrientes; fungos e bactérias decompõem matéria orgânica e podem fixar nutrientes e eliminar compostos que alteram o ambiente. A construção de nicho geralmente aumenta de escala, através dos indivíduos de uma população e ao longo do tempo, para gerar mudanças estáveis e direcionais nas condições ambientais (Odling-Smee *et al.*, 2003; Odling-Smee, 2010).

A construção de nicho também influencia a ontogenia e constitui uma forma importante pela qual os fatores ambientais são incorporados no desenvolvimento normal, às vezes se tornando tão confiáveis quanto fatores genômicos (Badyaev & Uller, 2009; Donohue, 2014; Odling-Smee *et al.*, 2003). *Herança ecológica* se refere ao acúmulo de mudanças ambientais, tais com alterações de estados do solo, atmosfera ou oceano realizadas pelas gerações anteriores por meio da ação de construção de nicho e que influenciam no desenvolvimento dos organismos descendentes (Erwin, 2008; Odling-Smee *et al.*, 2003). Por meio de sua atividade, os organismos podem também mudar o nicho de outras espécies em um ecossistema e, ao fazer isso, levam à coevolução direta ou difusa, incluindo intermediários abióticos com impactos potenciais profundos na estabilidade e na dinâmica dos ecossistemas em escalas temporais evolutivas tanto micro quanto macroevolutivas (Erwin, 2008; Krakauer *et al.*, 2009; Odling-Smee *et al.*, 2003; Odling-Smee *et al.*, 2013).

Uma parcela da teoria evolutiva formal tem mostrado que a construção de nicho pode afetar dinâmicas evolutivas de diversas formas (Creanza *et al.*, 2012; Kerr *et al.*, 1999; Kylafis & Loreau, 2008; Laland *et al.*, 1996; Laland *et al.*, 1999; Lehmann, 2008; Silver & Di Paolo, 2006; van Dyken & Wade, 2012), mesmo quando não é um “fenótipo estendido” (Dawkins, 1982); ou seja, quando não é uma adaptação. A relevância evolutiva da construção de nicho provém dos seguintes aspectos: (i) organismos modificam estados do ambiente de formas *não aleatórias*, impondo assim um viés sistemático nas pressões de seleção que eles produzem; (ii) a herança ecológica afeta a dinâmica evolutiva dos descendentes e contribui para uma estabilidade entre gerações das condições ambientais; (iii) características adquiridas se tornam significativamente evolutivas porque modificam o ambiente seletivo; e (iv) a complementaridade de organismos e seus ambientes pode ser amplificada por meio da construção de nicho (modificação do ambiente para adequá-lo aos organismos), não apenas por meio da seleção natural (Odling-Smee *et al.*, 2003). Tais descobertas têm levado à afirmação de que a construção de nicho deveria ser reconhecida como um processo evolutivo devido à sua influência condutora na seleção (Odling-Smee *et al.*, 2003), uma posição que é contestada por alguns biólogos evolucionistas (Scott-Phillips *et al.*, 2013).

3. Uma interpretação tradicional

Para muitos biólogos evolucionistas, a pesquisa descrita acima não é vista como um desafio à estrutura conceitual tradicional. Ao invés disso, viés de desenvolvimento, plasticidade, herança não genética e construção de nicho são consideradas causas proximais, não causas evolutivas (Laland *et al.*, 2011; Mayr, 1961; Scott-Phillips *et al.*, 2013). Sendo assim, apesar de os fenômenos citados demandarem explicações evolutivas, eles por si só não constituem explicações válidas, mesmo que parciais, para a diversidade e adaptação dos organismos. Por exemplo, viés de desenvolvimento geralmente é compreendido como uma restrição imposta à evolução adaptativa (Tabela 2), como o limite no tamanho absoluto de artrópodes terrestres imposto pela respiração via sistema traqueal. Restrições, assim definidas, são causas para a *ausência* de evolução; podem explicar porque adaptações *não* ocorreram em determinadas circunstâncias, ou porque fenótipos *não* são globalmente ótimos, mas é a seleção que confere direcionalidade em evolução e que explica as adaptações.

De forma análoga, a visão padrão é que plasticidade fenotípica e herança inclusiva são causas proximais e pouco relevantes da variação ou resultados da seleção (isto é, adaptações; Tabela 2). Plasticidade é tipicamente considerada uma característica especificada geneticamente e, portanto, passível de evoluir, que permite aos indivíduos adequarem seus respectivos fenótipos às condições locais (De Jong, 2005; DeWitt & Scheiner, 2004) e a mesma lógica é usada para acomodar heranças não genéticas e construção de nicho na teoria evolutiva (por ex., Dickins & Rahman, 2012; Scott-Phillips *et al.*, 2013).

Para biólogos versados em genética de populações ou em um raciocínio quantitativo da genética, o ponto de partida para as análises evolutivas é a pressão de seleção (Endler, 1986a). Deixando de lado os casos nos quais a pressão de seleção é outro organismo, mudanças ambientais têm sido tratadas como uma “condição de fundo” [*background condition*] (por ex., Scott-Phillips *et al.*, 2013; Tabela 2). Nessa perspectiva, cupins evoluem e se adaptam aos cupinzeiros que eles constroem da mesma forma que organismos se adaptam a erupções vulcânicas frequentes. Uma vez que atividades de construção de nicho são vistas como fontes proximais de variação, tais atividades são tipicamente tratadas como “fenótipos estendidos” (Dawkins, 1982) que evoluem porque aumentam a aptidão inclusiva.

Nós sugerimos que as interpretações acima ocorrem porque as explicações evolutivas estão estruturadas ao redor de processos que mudam diretamente frequências genotípicas. Uma definição amplamente aceita de evolução é a de mudança na composição genética das populações. Para muitos biólogos evolucionistas, isso restringe os processos evolutivos para aqueles que diretamente modificam a frequência gênica – seleção natural, deriva, fluxo gênico e mutação. Fenômenos como

viés de desenvolvimento ou construção de nicho não mudam a frequência gênica *diretamente*, logo, não são vistas como causas dos processos evolutivos.

Livros-texto contemporâneos de biologia evolutiva sustentam a interpretação mencionada acima (veja o material eletrônico suplementar², Quadro S1). Apenas seleção, deriva, fluxo gênico e mutação são consistentemente descritos como processos evolutivos enquanto que viés de desenvolvimento, plasticidade, herança inclusiva e construção de nicho aparecem de forma bastante modesta (por ex., Futuyma, 2013), ou, mais comumente, são ausentes (Barton *et al.*, 2007; Ridley, 2004). Quando os termos acima aparecem, tipicamente são explicados pela visão tradicional de evolução.

4. A perspectiva da síntese evolutiva estendida

A incorporação de novos dados na estrutura conceitual existente da biologia evolutiva pode explicar porque as tentativas de estabelecer a SEE geralmente são vistas com ceticismo; mesmo que os tópicos discutidos acima tenham sido negligenciados historicamente, já há, hoje, uma quantidade substancial de pesquisas dedicadas a eles. Entretanto, para um segundo grupo de pesquisadores em evolução, as interpretações da seção anterior subestimam as implicações evolutivas dos fenômenos mencionados (Tabela 2). Desse ponto de vista, os genes e a seleção recebem uma relevância causal demasiada, enquanto que os processos de desenvolvimento que criam novas variantes, contribuem para hereditariedade, geram adaptações e, por consequência, direcionam o curso da evolução, recebem pouquíssima relevância causal. Sob essa perspectiva, a distinção precisa entre proximal [*proximate*] e remoto [*ultimate*] fica comprometida pelo fato de que causas proximais são muitas vezes causas evolutivas (Laland *et al.*, 2011). Sendo assim, a SEE implica em não apenas uma nova direção para as pesquisas, mas também novas formas de pensar e interpretar problemas novos ou já conhecidos na biologia evolutiva.

Nesta seção, nos esforçamos para delinear a estrutura e os temas que definem a SEE. Nós mostramos como, embora as linhas de pesquisa discutidas acima tenham emergido independentemente, há uma considerável coerência entre os tópicos. Processos de desenvolvimento desempenham papéis evolutivos importantes como causas de variantes fenotípicas novas e potencialmente benéficas, da aptidão diferencial dessas variantes, ou ainda, de sua herança (isto é, todas as três condições para evolução por seleção natural de acordo com Lewontin (1970). Logo, o ônus da criatividade na evolução (isto é, a geração de adaptações) não se restringe apenas à seleção (Arthur, 2004; Bateson, 2013; Bateson & Gluckman, 2011; Darwin, 1859; Gilbert & Epel, 2009; Gould, 2002; Jablonka & Lamb, 2014; Müller, 2007; Odling-Smee *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003).

Vemos dois importantes temas unificadores para as interpretações apresentadas – *desenvolvimento construtivo e causalidade recíproca*.

Tabela 2. Duas interpretações alternativas para viés de desenvolvimento, plasticidade de desenvolvimento, herança inclusiva e construção de nicho.

	uma interpretação tradicional	interpretação da SEE
viés de desenvolvimento	fontes de vieses na variação fenotípica são tratadas como restrições filogenéticas ou de desenvolvimento. Tais restrições são componentes importantes em modelos de otimização e análises da evolução contemporânea (por ex., na tentativa de quantificar a matriz G na genética quantitativa), o que pode explicar por que as populações não são bem adaptadas	fontes de vieses na variação fenotípica são consideradas um processo evolutivo importante, que não apenas restringem, mas também facilitam e direcionam a evolução. Viés de desenvolvimento é uma importante fonte de evolucionabilidade. Explicar os mecanismos, prevalência e direção da evolucionabilidade é crucial para entender a diversificação evolutiva

plasticidade de desenvolvimento	compreendida como aspecto geneticamente especificado nos indivíduos (isto é, norma de reação) que pode evoluir sob seleção ou deriva. O foco é nas condições que promovem evolução adaptativa de fenótipos plásticos vs. fenótipos não plásticos. O papel evolutivo primário da plasticidade é ajustar os fenótipos adaptativamente aos ambientes variáveis. Respostas plásticas são vistas como tendo sido pré-filtradas pela seleção	considera que reduzir a plasticidade a um elemento genético seria insuficientemente explicativo. Retém um interesse na evolução adaptativa da plasticidade, mas também há um foco em como a plasticidade contribui para a origem da variação funcional sob mudança genética ou ambiental e em como os mecanismos de plasticidade limitam ou aumentam a evolucionabilidade e iniciam respostas evolutivas. Muitas respostas plásticas são vistas como dependentes de processos de desenvolvimento abertos (por ex., exploratórios) e, portanto, capazes de introduzir novidades fenotípicas
herança inclusiva	herança é definida de forma que exclui herança não genética. Herança cultural é tratada como um caso especial. A transmissão de genes é considerada como suficientemente explicativa para a evolução de adaptações. Efeitos causais da geração parental nos descendentes são denominados efeitos parentais (maternais), que demonstrou-se ter consequências variadas para trajetórias evolutivas e podem ser adaptações	hereditariedade definida de forma a incluir todos os mecanismos causais pelos quais a geração descendente se torna parecida com a geração parental. Fenótipos não são herdados, mas sim, reconstruídos durante o desenvolvimento. Mecanismos não genéticos de herança contribuem para a herdabilidade e facilitam a origem e distribuição de novidades induzidas pelo ambiente
construção de nicho	aspectos da construção de nicho são estudados sob diferentes denominações (por ex., fenótipo estendido). Estados ambientais modificados pelos organismos são vistos da mesma forma que estados ambientais independentes e tratados como pano de fundo. Construção de nicho é tipicamente reduzida a aspectos geneticamente controlados do fenótipo ou adaptações	casualidade evolutiva vista como sendo recíproca e, portanto, indivíduos co-evoluem com seus ambientes. Ambientes modificados pelos organismos vistos como qualitativamente diferentes de estados ambientais independentes. Construção de nicho tratada como um processo que direciona a evolução por modificações não aleatórias nos ambientes seletivos. Construção de nicho pode resultar de caracteres adquiridos, subprodutos e produtos acumulados de múltiplas espécies

(a) Desenvolvimento construtivo

Desenvolvimento construtivo se refere à habilidade de um organismo em ajustar sua própria trajetória de desenvolvimento ao responder e alterar estados internos e externos constantemente (Hallgrímsson & Hall, 2011; Lewontin, 1983; Noble, 2006; Oyama *et al.*, 2001; Schlichting, 1986; Waddington, 1969). Desenvolvimento construtivo vai além do conceito da genética quantitativa de interação gene-ambiente, pois trata dos mecanismos de desenvolvimento e enfatiza como genes (sua expressão) e o ambiente são interdependentes. Como consequência, o organismo em desenvolvimento não pode ser reduzido aos seus componentes separados, nos quais um deles (por ex., o genoma) exerce controle exclusivo sobre o outro (por ex., o fenótipo). Ao invés disso, a causação também flui de volta partindo dos níveis “superiores” (isto é, mais complexos) de organização dos organismos para os genes (por ex., regulação tecido-específica da expressão dos genes) (Figura 1). Desenvolvimento construtivo não pressupõe um mapeamento relativamente simples entre genótipo e fenótipo, nem tampouco atribui aos genes o privilégio causal no desenvolvimento dos indivíduos. Ao invés disso, o sistema de desenvolvimento responde com flexibilidade aos estímulos internos e externos, de forma mais óbvia por meio da expressão condição-dependente dos genes, mas também por meio de propriedades físicas das células e dos tecidos e do “comportamento exploratório” entre os sistemas de microtúbulos, neural, muscular e vascular. Por exemplo, não há um mapa predeterminado para a distribuição dos vasos sanguíneos no corpo; ao invés disso, o sistema vascular se expande para regiões com suprimento insuficiente de oxigênio. Tais processos exploratórios, comuns durante o desenvolvimento, são agentes poderosos da construção do fenótipo, de forma que eles possibilitam respostas funcionais muito diversas que não precisam passar pela peneira anterior da seleção (Gerhart & Kirschner, 2007; Kirschner & Gerhart, 2005; Newman, 2012; Snell-Rood, 2012).

Dentro da biologia evolutiva, o desenvolvimento tem sido visto tradicionalmente sob um programa genético (por ex., “todas as direções, controles e restrições da maquinaria de desenvolvimento estão vinculadas ao genótipo do DNA, suas instruções ou potencialidades”; Mayr, 1984, p.126). Ainda que a terminologia da biologia contemporânea tenha mais nuances, Moczek (2012) mostra que as metáforas de “*blueprints*”, “programa” ou “instruções” continuam espalhadas nos livros-texto de evolução. Ao contrário disso, a SEE entende o genoma como um subsistema da célula projetado pela evolução para perceber e responder aos sinais impostos à ela (Keller, 2014). Organismos não são construídos apenas com base nas “instruções” genéticas, mas sim, automontados usando uma variedade ampla de recursos interdependentes. Mesmo quando há um histórico de seleção para plasticidade, a perspectiva do desenvolvimento construtivo implica que a seleção prévia subdetermina a resposta fenotípica ao ambiente.

A diferença na forma como concebemos o desenvolvimento afeta fortemente as interpretações evolutivas. Leitores que consideram a plasticidade de desenvolvimento como programada por gatilhos especificados geneticamente ou normas de reação, pré-filtradas pela seleção, considerariam difícil vislumbrar de que modo respostas ao ambiente podem ser o ponto de partida para a mudança evolutiva, uma vez que a evolução desencadeada por plasticidade se reduz à seleção sobre as variantes genéticas. Inversamente, se, por exemplo, como resultado de processos exploratórios, o desenvolvimento é construtivo e indeterminado, fenótipos funcionais inteiramente novos podem emergir com nenhuma ou pouca variação genética inicial e, ainda assim, levar à geração de matéria prima crítica para episódios subsequentes de seleção (por ex., Lange *et al.*, 2014). Nesses casos, a abordagem por norma de reação especificada geneticamente é limitada, pois a variação fenotípica resulta dos processos seletivos ontogenéticos, não dos genes, respondendo à variação ambiental.

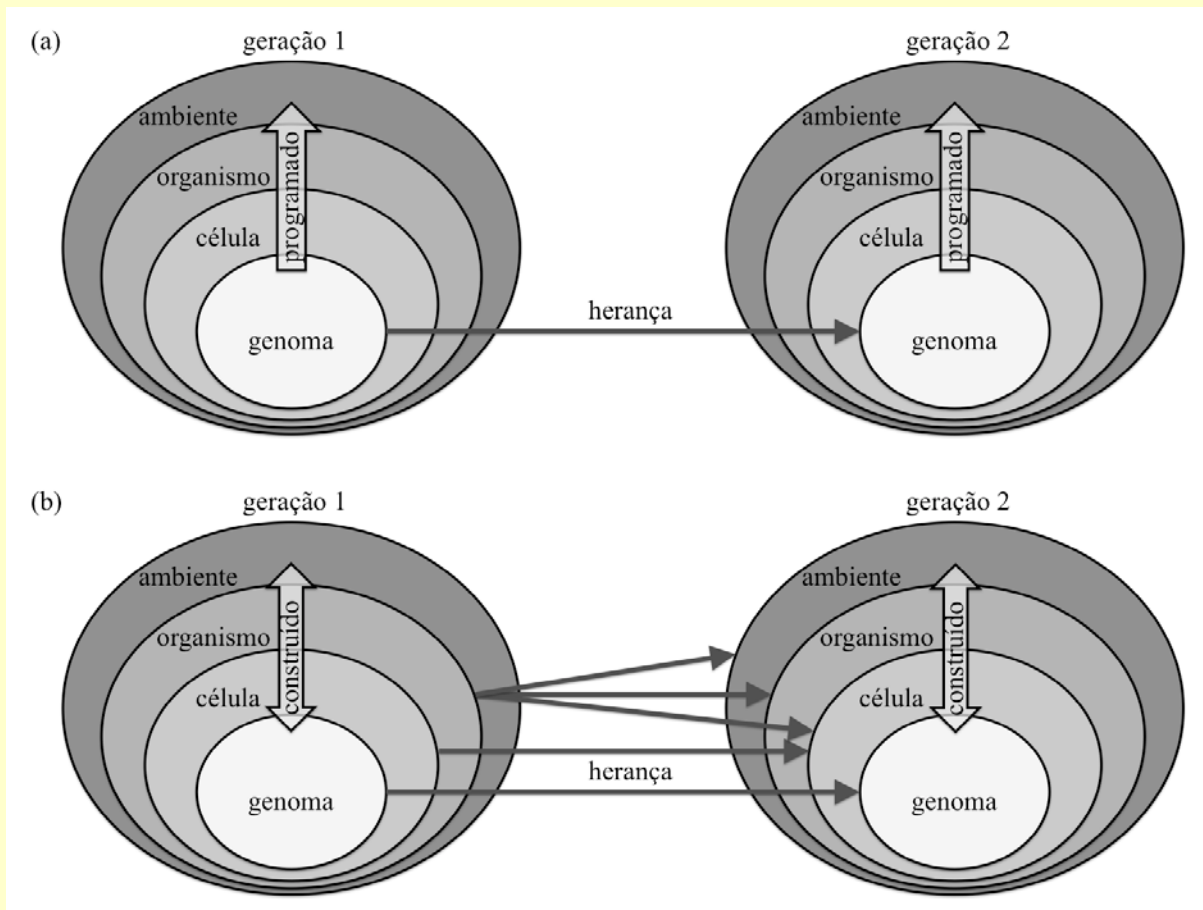


Figura 1. Visões contrastantes do desenvolvimento. (a) Desenvolvimento programado. Tradicionalmente o desenvolvimento tem sido conceitualizado como programado, ocorrendo de acordo com regras e instruções especificadas no genoma. Ao DNA atribui-se relevância causal especial enquanto as demais partes do organismo servem como “substrato” ou “maquinaria interpretativa” para a expressão da informação genética. Novidades fenotípicas evolutivas relevantes resultam somente de mutações genéticas que alteram os componentes do programa genético. Sob essa perspectiva, organismos são construídos do genoma para fora e para cima, cada uma das gerações recebendo a instrução de como construir o fenótipo pela transmissão do DNA. (b) Desenvolvimento construtivo. Em contraste, na SEE, genes e genomas representam um dos muitos recursos que contribuem para o fenótipo em desenvolvimento. Causação flui tanto para cima a partir dos níveis mais baixos de organização biológica, como o DNA, quanto a partir dos níveis mais elevados para baixo, como por meio da regulação gênica específica dos tecidos ou do ambiente. Processos exploratórios e seletivos são importantes fontes de variação fenotípica nova e relevante para a evolução. Ao invés de conter um “programa”, o genoma representa um componente do sistema de desenvolvimento, moldado pela evolução para detectar e responder aos sinais relevantes e providenciar materiais que as células conseguem utilizar.

(b) Causação recíproca

“Causação recíproca” captura a ideia que os organismos em desenvolvimento não são apenas produtos, mas também causas da evolução (Laland *et al.*, 2011, Laland *et al.*, 2013; Laland *et al.*, 2013B). O termo “causação recíproca” significa simplesmente que o processo A é uma causa do processo B e, subsequentemente, o processo B é uma causa do processo A, sendo essa retroalimentação potencialmente repetida em cadeias causais. Causação recíproca é um elemento comum tanto de sistemas evolutivos (por ex., quando as atividades do organismo modificam ambientes seletivos) quanto de sistemas em desenvolvimento (nos quais o desenvolvimento se desenrola por modificações de ambientes internos e externos) (Gilbert, 2003; Oyama *et al.*, 2001; Waddington, 1969).

Causação recíproca pode ser contraposta à causação “unidirecional”. Considerando o exemplo da migração de aves: o ato da migração em si não modifica o momento ou a duração das estações, portanto, o comportamento migratório pode ser retratado como tendo evoluído como uma resposta a características pré-existentes e independentes do ambiente externo (Mayr, 1961). Se isso for correto,

essa forma de causação evolutiva é unidirecional: começa com o ambiente externo (isto é, com a seleção) e termina com uma mudança adaptativa do organismo (isto é, com um comportamento migratório modificado). Causação unidirecional tem sido historicamente uma premissa padrão da biologia evolutiva (Godfrey-Smith, 1996; Lewontin, 1983; Odling-Smee *et al.*, 2003), e alguns tratamentos alinhados com as perspectivas tradicionais, como a caracterização da construção de nicho como “fenótipos estendidos” (Dawkins, 1982), efetivamente reduzem fenômenos causados reciprocamente a causação unidirecional.

A biologia evolutiva contemporânea reconhece a causação recíproca em alguns casos, como na seleção sexual, na coevolução, na seleção de habitats, ou na seleção dependente de frequência. A cauda do pavão (ou “*train*”), por exemplo, evolui por meio das preferências de acasalamento das pavoas que, por sua vez, coevoluem de acordo com a característica dos machos. Entretanto, a causação recíproca tem sido restrita a algumas áreas (principalmente à interação direta entre organismos), enquanto que muitas análises existentes de coevolução, seleção de habitat ou seleção dependente de frequência são conduzidas em um nível (por ex., genético, demográfico) que remove qualquer consideração da ontogenia. Tais estudos capturam um elemento estrutural central da causação recíproca na evolução – como retroalimentação seletiva – mas, tipicamente, não reconhecem que os processos de desenvolvimento podem tanto iniciar quanto co-direcionar resultados evolutivos.

Em contraste, a SEE vê a causação recíproca como elemento típico ou talvez até universal dos sistemas em desenvolvimento e em evolução, caracterizando tanto a origem no desenvolvimento da variação fenotípica quanto a evolução dessa variação em resposta a mudanças ambientais (Lewontin, 1983, Odling-Smee *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003). Isso é claramente diferente da separação estrita que Mayr (1961) faz entre causa proximais ou remotas e de seu corolário de que processos ontogenéticos são relevantes apenas para a causação proximal (Laland *et al.*, 2011).

(c) A estrutura da síntese evolutiva estendida

Essa ênfase no desenvolvimento construtivo e na causação recíproca leva a SEE a reconhecer várias classes adicionais de processos evolutivos (uma extensão já antecipada por Endler, 1986b), incluindo processos que *geram novas variações, enviesam a seleção e contribuem para a herança* (Figura 2).

Em concordância com a perspectiva Darwiniana tradicional, a SEE compreende a variação, a reprodução diferencial e a hereditariedade como necessárias para a evolução adaptativa. A SEE difere, porém, em como cada um desses componentes é conceitualizado e suas conexões (Badyaev, 2011). Explicar a origem das adaptações requer a compreensão de como processos de desenvolvimento pré-existentes geram variantes fenotípicas herdáveis a partir de contribuições genéticas, epigenéticas e ambientais. Viés de desenvolvimento e plasticidade, portanto, têm papéis centrais na geração de variações fenotípicas novas mas já potencialmente funcionais e coordenadas, de acordo com a SEE. Essa concepção de viés é diferente da tradicional caracterização das restrições de desenvolvimento: ao invés de serem responsáveis pela inexistência de evolução ou adaptação, viés de desenvolvimento também é uma fonte de variação adaptativa. Viés de desenvolvimento e construção de nicho são, por sua vez, reconhecidos como processos evolutivos que podem iniciar e impor uma direção na seleção. Por último, mecanismos de herança extragenética interagem com fatores genéticos e com contribuições ambientais para construir o organismo em desenvolvimento, contribuindo assim para a similaridade entre os indivíduos que “transmitem” e os que são afetados.

A SEE é então caracterizada pelo papel central do organismo no processo evolutivo e pela visão de que a direção da evolução não depende apenas da seleção, nem precisa começar com mutação. A descrição causal de uma mudança evolutiva pode, por exemplo, começar com a plasticidade de desenvolvimento ou construção de nicho, seguido da mudança genética (Odling-Smee *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003). A rede de processos resultante oferece uma narrativa consideravelmente mais complexa do que tradicionalmente reconhecido (Figura 2).

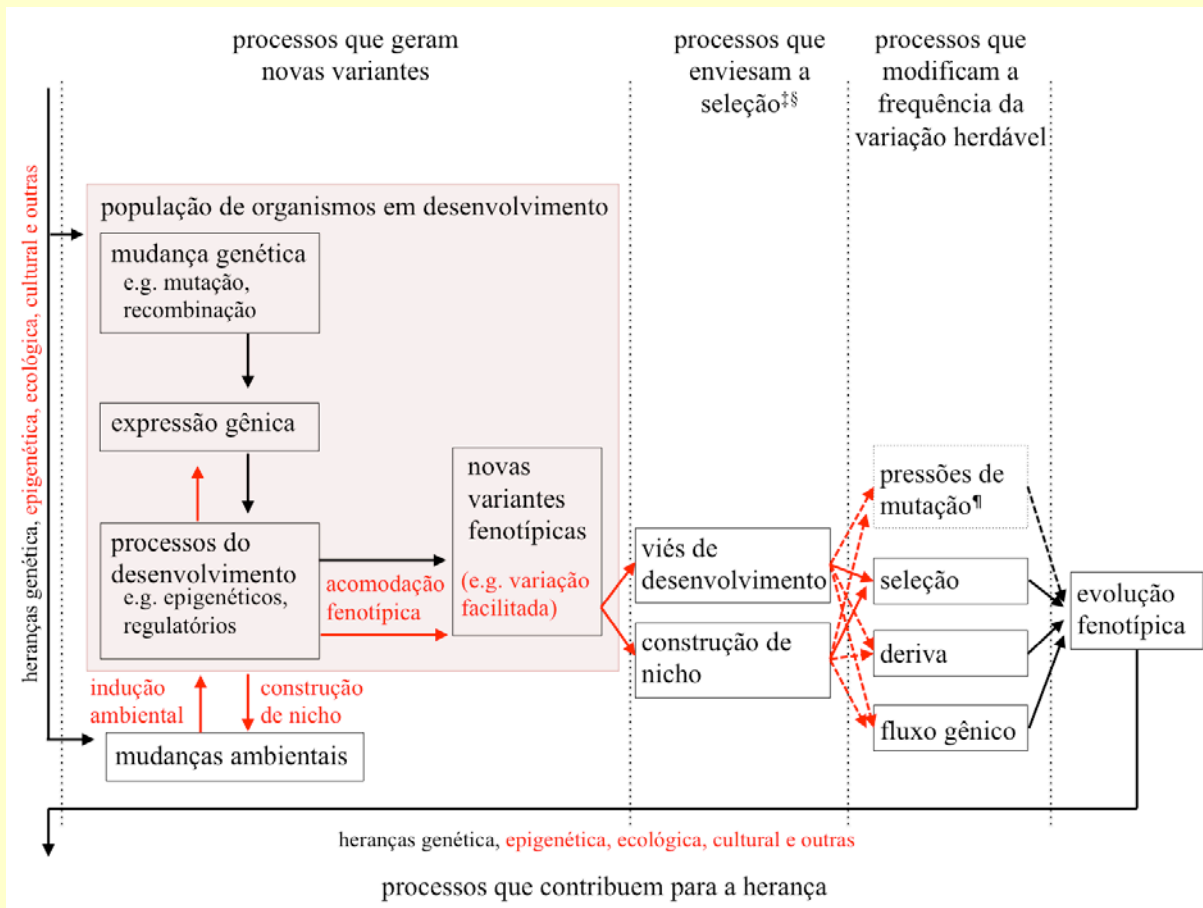


Figura 2. A estrutura da SEE. A SEE inclui como causas evolutivas processos que geram novas variantes, enviesam a seleção, modificam a frequência de variação herdável (incluindo, mas não se restringindo aos genes) e contribuem para a herança. Uma variedade de processos de desenvolvimento (por ex., efeitos epigenéticos, regulação da expressão de genes, construção de ambientes de desenvolvimento internos e externos) contribui para a origem de nova variação fenotípica, a qual pode ser viável e adaptativa (isto é, “variação facilitada”). Além dos processos evolutivos já bem aceitos que mudam diretamente a frequência dos genes, a SEE reconhece processos que enviesam o resultado da seleção natural, especificamente o viés de desenvolvimento e a construção de nicho. Todos os processos que geram variação fenotípica, incluindo a plasticidade de desenvolvimento e algumas formas de herança inclusiva, são fontes potenciais de viés. Uma concepção mais ampla de herança engloba as heranças genética, epigenética e ecológica (incluindo a cultural). As setas representam influências causais. Os processos mostrados em vermelho são aqueles enfatizados pela SEE, mas não pela perspectiva tradicional. [†]Pressão de mutação se refere às consequências de repetidas mutações no nível da população, aqui indicadas com linhas pontilhadas pois a mutação também é representada como parte dos “processos que geram novas variações”. [‡]Na SEE, essa categoria de processos geralmente será ampliada para englobar processos que modificam a frequência de outros recursos herdáveis. [§]Viés de desenvolvimento e construção de nicho também podem afetar outros processos evolutivos, como mutação, deriva e fluxo gênico.

A diferença mais marcante e controversa em relação à SM original diz respeito à relevância relativa da seleção natural contra a variação generativa na evolução, uma das controvérsias mais antigas na biologia evolutiva (por ex., Bateson, 1894; Mivart, 1871). Na SEE, processos de desenvolvimento, operando por meio do viés de desenvolvimento, da herança inclusiva e da construção de nicho, compartilham a responsabilidade pela direção e taxa da evolução, pela origem da variação de caracteres e pela complementariedade entre o organismo e o ambiente.

As observações de que o viés de desenvolvimento pode levar a variantes fenotípicas internamente coerentes (isto é, bem integradas) e pode promover funcionalidade em ambientes novos (Arthur, 2004; Kirschner & Gerhart, 2005; West-Eberhard, 2003), resulta em que o viés seja, ao menos potencialmente, probabilisticamente previsível. O mesmo serve para a construção de nicho, que gera estados ambientais previsíveis coerentes e integrados com o fenótipo dos organismos e suas respectivas necessidades de desenvolvimento, bem como estados ambientais que são adaptativos para

seu construtor ou seus descendentes, pelo menos a curto prazo (Badyaev & Uller, 2009; Odling-Smee *et al.*, 2003). Tanto o viés de desenvolvimento quanto a construção de nicho impõem direcionalidade à evolução, em parte porque os mecanismos de desenvolvimento foram moldados previamente pela seleção (Odling-Smee *et al.*, 2003), mas também porque, como outros comportamentos exploratórios no organismo, a aprendizagem permite que o organismo gere e refine variantes de comportamento novas, coerentes e adaptativas (Odling-Smee *et al.*, 2003; Plotkin & Odling-Smee, 1981). Outros tipos de vieses também podem afetar a variação e a seleção, como os vieses sistemáticos na mutação (Arthur, 2004; Bateson, 1894; Mivart, 1871; Nei, 2013; Stoltzfus, 1999; Stoltzfus, 2012), ou outras contingências históricas, como tradições aprendidas (Hoppitt & Laland, 2013; Odling-Smee *et al.*, 2003).

Como consequência, a SEE prevê que os organismos, em alguns casos, terão o potencial para desenvolver variantes funcionais bem integradas nos casos em que encontrarem novas condições, o que é contrastante com a pressuposição tradicional de que não há relação entre a demanda adaptativa e o suprimento de variação fenotípica (Mayr, 1982; Wagner & Altenberg, 1996). Por exemplo, plasticidade fenotípica e herança não genética contribuíram para a adaptação do *house finch* [*Haemorhous mexicanus*, Fringillidae] a climas frios durante a expansão da espécie pelo território Norte Americano (Badyaev, 2009; veja Bateson & Gluckman, 2011; Hallgrímsson & Hall, 2011; Kirschner & Gerhart, 2005; Moczek *et al.*, 2011; Snell-Rood, 2012; West-Eberhard, 2003 para mais exemplos). A SEE também prevê que variantes com amplo efeito fenotípico podem ocorrer, por exemplo, por mutações nos genes regulatórios principais (apesar da maioria dessas mutações serem neutras ou deletérias), que podem ser expressas de uma maneira tecidual ou modular-específica (por ex., a deleção do potencializador *Pitx1* que produz a perda da pélvis e é favorecida em alguns peixes esgana-gatos [*sticklebacks*, Gasterosteidae] (Chan *et al.*, 2010). Outros amplos efeitos fenotípicos ocorrem quando processos de desenvolvimentos respondem fenotipicamente a desafios do ambiente com efeitos de limiar de desenvolvimento (Müller, 2010), respostas coordenadas em conjuntos de características (Badyaev & Uller, 2009) ou mudanças epigenéticas múltiplas induzidas por estresse (Jablonka & Lamb, 2014). Isso contrasta com a ênfase clássica no gradualismo (Charlesworth *et al.*, 1982; Dawkins, 1986) que segue da pressuposição de que, para ser adaptativo, mutações precisam ter efeitos pequenos. O que a rejeição histórica do saltacionismo deixou passar despercebido foi que os mecanismos de ajuste de desenvolvimento permitem que novas estruturas sejam efetivamente integradas.

Outro elemento distintivo da SEE é o reconhecimento de que adaptações podem surgir tanto por seleção natural como por processos construtivos internos e externos. Por exemplo, organismos podem responder plasticamente a novas condições e assim gerar variação funcional. Ainda que a plasticidade seja bem reconhecida na área, o que é menos apreciado é que fenótipos adaptativos específicos gerados não precisam ser o alvo direto de seleção prévia, mas podem ser expressões da habilidade mais geral dos processos de desenvolvimento em acomodar novidades de forma adaptativa, permitindo, assim, respostas funcionais bem integradas a uma gama de condições (Gerhart & Kirschner, 2007; West-Eberhard, 2003). Além disso, por meio da construção de nicho, os ambientes podem ser modificados pelos próprios organismos e, assim, beneficiá-los. Por exemplo, Turner (2000) aponta que apesar de viverem na terra por milhares de anos, minhocas mantiveram a fisiologia típica dos oligoquetas de água doce dos quais evoluíram. As minhocas processam o solo de maneira a adquirirem água com maior eficiência, construindo um ambiente semelhante ao aquático estando na terra. A complementariedade adaptativa entre minhocas e solo resulta, em grande parte, em uma mudança no solo por meio da construção de nicho, ao invés da seleção natural levando as minhocas a uma fisiologia terrestre. Atribuir toda relevância causal à seleção natural, tratando o processamento do solo realizado pelas minhocas unicamente como causas proximais, lineariza a causação e, assim, deixa de capturar a natureza recíproca da causação na evolução.

O reconhecimento de uma variedade de rotas distintas para o ajuste entre fenótipo e ambiente equipa a SEE com recursos explicativos que faltam à perspectiva tradicional. Por exemplo, características bem adaptadas em populações pequenas, tradicionalmente interpretada como

intrigante, uma vez que a seleção é fraca (Charlesworth & Charlesworth, 2010), pode, potencialmente, ser explicada pelas formas flexíveis de plasticidade e de construção de nicho que resultam do desenvolvimento construtivo.

De forma mais geral, a SEE reconhece que o processo evolutivo tem a capacidade de “se levar adiante” [*bootstrapping*] de modo que a evolução anterior pode acarretar processos evolutivos suplementares capazes de fornecer informação e gerar adaptação e que são expressos na plasticidade, na aprendizagem, na herança não genética, na construção de nicho e na cultura. Na verdade, a mudança conceitual associada à SEE é, em grande parte, uma mudança na relação concebida entre os genes e o ambiente: uma mudança de uma visão de desenvolvimento programado para uma visão de desenvolvimento construtivo. Apesar dos genes serem fundamentais para a herança e para o desenvolvimento, os genes não têm o privilégio causal em nenhum dos dois processos (Griffiths & Gray, 1994; Griffiths & Stotz, 2013; Oyama, 1985). Na SEE, o papel evolutivo especial dos genes (e de outros componentes do desenvolvimento) é encontrado na descrição mecanística de como o DNA afeta a evolução dos ciclos de vida, e não em metáforas como controle, programa ou *blueprint*.

5. Previsões inovadoras feitas e novas pesquisas estimuladas pela síntese evolutiva estendida

Estruturas conceituais devem ser avaliadas por sua habilidade em estimular pesquisa pertinente (Lakatos, 1978; Wagner, 2014). A SEE faz novas previsões, várias das quais estão resumidas na Tabela 3, juntamente com a descrição das expectativas equivalentes que derivam a partir de um ponto de vista mais tradicional. Por exemplo, a SEE prevê que variação fenotípica induzida por estresse pode iniciar divergência adaptativa na morfologia, fisiologia e comportamento devido à habilidade dos mecanismos de desenvolvimento de acomodarem novos ambientes (consistente com as previsões 1-3 e 7 da Tabela 3). Tal previsão é sustentada por pesquisas em populações colonizadoras de aves *house finch* [*Haemorrhous mexicanus*, Fringillidae] (Badyaev, 2009), pulgas d'água (cladóceros) (Scoville & Pfrender, 2010) e peixes esgana-gatos [*sticklebacks*, Gasterosteidae] (Foster & Wund, 2011; Wund *et al.*, 2008) e, de uma perspectiva mais macro-evolutiva, por estudos dos membros em vertebrados (Standen *et al.*, 2014). As previsões na Tabela 3 são um subconjunto daquelas que caracterizam a SEE, mas são suficientes para ilustrar sua novidade, podem ser testadas empiricamente e devem encorajar a criação e o teste de previsões adicionais. Naturalmente, perspectivas englobam uma gama de visões sobre as dinâmicas evolutivas, de forma que reconhecemos completamente que biólogos evolucionistas contemporâneos são representados nesse espectro. Entretanto, a Tabela 3 pode se mostrar útil, pois, se estivermos corretos que a adoção de SEE requer mudanças conceituais e não apenas uma mudança em foco, os pesquisadores tenderão a favorecer algumas previsões em detrimento de outras e, no final das contas, algumas previsões podem vir a se mostrar mais úteis do que outras. A pesquisa em biologia evolutiva já fornece dados suficientes para validar várias das expectativas da SEE (Pfennig *et al.*, 2010; Odling-Smee *et al.*, 2003; West-Eberhard, 2003).

As previsões mostradas na Tabela 3 se referem a um curto prazo. A SEE abre a possibilidade de previsões de longo prazo, utilizando conhecimento da biologia do desenvolvimento, ecologia e ciência computacional para realizar previsões probabilísticas acerca de como os organismos responderão, em termos de seu desenvolvimento, a condições ambientais futuras, e de como organismos modificarão os ambientes (e, logo, quais pressões de seleção irão encontrar). A SEE propõe que a variação é mais previsível e as pressões de seleção menos exógenas do que se pensava anteriormente. Ainda que provavelmente permanecerá sendo difícil realizar previsões sobre como populações específicas evoluirão, pode ser factível realizar e testar previsões estocásticas a respeito de tendências futuras ou padrões sobre múltiplas populações. Relacionado ao tema está a distinção de Sober (1984) entre “leis fonte” (preocupadas com as propriedades dos processos) e as “leis consequência” (preocupadas com os resultados dos processos): uma compreensão mais profunda da ecologia e da biologia do desenvolvimento pode potencialmente prover leis fonte para a seleção natural, leis que complementarão as leis consequência que têm sido estudadas pela genética de populações (Endler, 1986b), aumentando o poder preditivo das análises evolutivas.

Tabela 3. Comparação entre previsões realizadas por uma interpretação tradicional e pela SEE.

previsões tradicionais	previsões propostas pela SEE
(i) mudança genética causa e logicamente precede a mudança fenotípica na evolução adaptativa	(i) acomodação fenotípica pode preceder ao invés de suceder a mudança genética na evolução adaptativa
(ii) mutações genéticas, e, portanto, novidades fenotípicas, terão direção aleatória e tipicamente serão neutras ou levemente desvantajosas	(ii) novas variantes fenotípicas frequentemente serão direcionais e funcionais
(iii) mutações isoladas gerando novos fenótipos ocorrerão em um único indivíduo	(iii) variantes fenotípicas novas, de consequência evolutiva, frequentemente serão induzidas pelo ambiente em muitos indivíduos
(iv) evolução adaptativa tipicamente ocorre pela seleção de mutações com efeitos pequenos	(iv) fenótipos novos supreevidentemente diferentes podem ocorrer, tanto por mutação em genes regulatórios principais expressos de forma tecido-específica quanto por variação facilitada
(v) evolução repetitiva em populações isoladas ocorre devido a seleção convergente	(v) evolução repetitiva em populações isoladas pode ocorrer por seleção convergente e/ou por viés de desenvolvimento
(vi) variantes adaptativas são propagadas por seleção	(vi) além da seleção, variantes adaptativas também são propagadas por indução ambiental repetitiva, herança não-genética, aprendizagem e transmissão cultural
(vii) evolução fenotípica rápida requer seleção forte em uma variação genética abundante	(vii) evolução fenotípica rápida pode ser frequente e pode ser resultado, simultaneamente, da indução e seleção de variantes funcionais
(viii) diversidade taxonômica é explicada pela diversidade em ambientes seletivos	(viii) diversidade taxonômica será melhor explicada em alguns casos por características dos sistemas de desenvolvimento (evolucionabilidade, restrições) do que por características ambientais
(ix) variação herdável não será enviesada	(ix) variação herdável será sistematicamente enviesada para variantes adaptáveis e bem integradas com aspectos existentes do fenótipo
(x) Estados ambientais modificados pelo organismos não são sistematicamente diferentes de ambientes que mudam por processos independentes da atividade do organismo	(x) construção de nicho será sistematicamente enviesada para mudanças ambientais que são adequadas ao fenótipo do construtor ou de seus descendentes e que aumentam a aptidão do construtor ou de seus descendentes

A SEE também levanta novas questões, informa linhas de investigação já estabelecidas e ajuda a fornecer explicações mais completas para os fenômenos evolutivos. O estilo de raciocínio da SEE já contribuiu construtivamente para muitas perguntas de pesquisa, entre elas: *Como novas características complexas são originadas?* (Hallgrímsson *et al.*, 2012; Moczek, 2008; Moczek *et al.*, 2011; Müller & Newman, 2005; Standen *et al.*, 2014; Wagner, 2014; West-Eberhard, 2003); *Como a herança inclusiva afeta os processos evolutivos?* (Badyaev, 2009; Badyaev & Uller, 2009; Bonduriansky & Day, 2009; Boyd & Richerson, 1985; Danchin *et al.*, 2011; Jablonka & Lamb, 2014; Laland *et al.*, 1996; Laland *et al.*, 1999; Uller, 2012; Uller, 2014; West & King, 1987); além de *Como os padrões macro-evolutivos emergem?* (Davidson & Erwin, 2006; Erwin, 2008; Erwin & Valentine, 2013; Jablonka & Lamb, 2014; Pfennig *et al.*, 2010; Wagner & Altenberg, 1996). Adicionalmente, a SEE aponta para novas linhas de pesquisa que receberam pouca atenção até agora. Documentar a magnitude do viés de desenvolvimento e construção de nicho torna-se muito mais interessante aos biólogos evolutivos uma vez que esses fenômenos são reconhecidos como fonte de adaptação e diversificação. Da mesma forma, questões sobre o papel da plasticidade na inovação evolutiva tornam-se muito mais fundamentais com um conceito de desenvolvimento construtivo ao invés de

programado. A forma exata como o desenvolvimento construtivo pode ser incorporado aos modelos evolutivos formais é uma questão central para o futuro.

6. O valor de uma síntese estendida da evolução

A biologia evolutiva nunca esteve tão vibrante e seria uma distorção caracterizar este momento como um estado (Kuhniano) de “crise”. Na SEE, todos os processos centrais para a teoria evolutiva contemporânea (por ex., seleção natural, deriva genética, herança mendeliana) e suas respectivas evidências empíricas continuam sendo importantes; nesse sentido, a SEE não requer nenhuma “revolução”. Na verdade, o pensamento moderno na filosofia da ciência desafia a hipótese de que a mudança científica ocorre por um único tipo de revolução (Andersen *et al.*, 2006; Lakatos, 1978).

Contudo, nossa análise sugere que a SEE é mais que uma simples extensão da ciência “que sempre foi feita”: ela requer uma mudança conceitual (Laland *et al.*, 2014). Os processos evolutivos adicionais que a SEE evidencia são mais que apenas “adições” não essenciais (Wray *et al.*, 2014) e podem ser tão importantes em moldar a evolução quanto os processos reconhecidos na área ao longo do último século. Consequentemente, as mudanças necessárias não são triviais. Independente de como o debate se desenrole, pesquisadores continuarão utilizando a maquinaria quantitativa da teoria evolutiva; de fato, modelos formais que incorporam aspectos da plasticidade de desenvolvimento, da herança inclusiva e da construção de nicho já vêm sendo desenvolvidos.

Nossa análise é motivada pela crença de que há um valor heurístico em especificar a estrutura conceitual da SEE em detalhes o suficiente para que esta sirva como uma “perspectiva ecológico-desenvolvimental” alternativa, para ser usada em conjunto com pontos de vista mais tradicionais e estimular trabalhos frutíferos. Acreditamos que a pluralidade de perspectivas na ciência é saudável, uma vez que encoraja considerar uma maior diversidade de hipóteses e instiga a pesquisa empírica, entre elas a investigação de novos fenômenos. Essa postura é compartilhada por Arnold (2014), que escreve: “para resumir, precisamos de diferentes perspectivas e pontes entre elas”. Ao evidenciar diferentes perspectivas, nós esperamos encorajar pesquisas que distingam entre expectativas alternativas e resolvam contensões. Ao chamar atenção para a necessidade de leis fonte, nós acreditamos que a SEE oferece o prospecto de um maior poder preditivo no campo de pesquisa. Ao encorajar maior reflexão sobre a pluralidade de causas subjacentes da evolução, a SEE deve aprofundar a compreensão sobre os mecanismos da evolução.

Um potencial benefício adicional aparece pelo estreitamento de laços com disciplinas adjacentes, como a ecologia (Erwin, 2008; Matthews *et al.*, 2014; Sultan, 2007), ou as ciências humanas, incluindo a arqueologia, antropologia biológica, psicologia do desenvolvimento, epidemiologia e economia (Bickerton, 2009; Flynn *et al.*, 2013; Kendal *et al.*, 2011; O’Brien & Laland, 2011; O’Brien & Laland, 2012; Smith, 2007), nas quais algumas das ideias tratadas aqui já estão começando a ter algum impacto. Além disso, outros avanços na biologia potencialmente terão nova relevância pela perspectiva da SEE. Por exemplo, a ênfase na herança inclusiva potencialmente dá ainda maior relevância para a *seleção multi-nível*, uma vez que a seleção pode operar em todas as formas de variação herdável. Outro caso é a *evolução genômica*, na qual a transferência horizontal de genes em procariotos e a transferência genética por endossimbiontes em eucariotos (Koonin, 2009) podem ser compreendidas como parte de um conjunto mais amplo de fenômenos com a propensão de propagar horizontalmente (por ex., transmissão social, herança ecológica). O reconhecimento de que a mudança genômica é um processo fisiológico ativo mediado pela célula em resposta aos eventos desafiadores da história de vida (Shapiro, 2011) se encaixa muito bem no tratamento dado à plasticidade pela SEE. A perspectiva da SEE pode facilitar também a implementação de abordagens da ciência da computação que permitem a representação matemática de sistemas dinâmicos complexos, como modelos de conectividade de memória e aprendizagem para modelar relações do genótipo ao fenótipo (Watson *et al.*, 2014). A SEE será útil em reunir pesquisadores de diversas áreas que compartilham a mesma perspectiva ecológico-desenvolvimental.

Nós temos a expectativa de que a biologia evolutiva entrará em uma nova fase, na qual os méritos da SEE serão avaliados por pesquisas empíricas e teóricas, e antecipamos que a SEE contribuirá construtivamente para a evolução adicional da teoria evolutiva.

Notas de Tradução:

¹ Inicialmente, consideramos duas possibilidades para a tradução do termo “causation” ao português, “causalidade” e “causação”. Escolhemos o termo “causação” por seu significado como “ato ou efeito de causar” e mediante consulta aos autores e a um revisor externo (Murillo Pagnota). Seguimos, portanto, posicionamento de Oswaldo Pessoa Jr. (O que é uma causa? *Cadernos de História da Ciência*, **2** (2): 29-45, 2006), que, ao considerar as duas possibilidades, afirmou que o termo “causalidade” se referiria aos princípios envolvidos na relação entre causa e efeito, ao passo que ‘causação’ se referiria à relação propriamente dita” e que na metafísica contemporânea o termo “causation” vem sendo traduzido com frequência como “causação”. Vale mencionar que localizamos uma tradução alternativa para “causation”, como “causalidade recíproca” (CESCHIM, B.; OLIVEIRA, T. B.; CALDEIRA, A. M. A. Teoria Sintética e Síntese Estendida: uma discussão epistemológica sobre articulações e afastamentos entre essas teorias. *Filosofia e História da Biologia*, **11** (1): 1-29, 2016.).

² Por se tratar de material online, não foi traduzido para o português.

Referências bibliográficas:

ALBERTSON, R. C.; KOCHER, T. D. Genetic and developmental basis of cichlid trophic diversity. *Heredity*, **97**: 211-221, 2006. (doi:10.1038/sj.hdy.6800864)

ANDERSEN, H.; BARKER, P.; CHEN, X. *The cognitive structure of scientific revolutions*. New York, NY: Cambridge University Press. 2006.

ARNOLD, S. J. Phenotypic evolution: the ongoing synthesis. *The American Naturalist*, **183** (6): 729-746, 2014. (doi:10.1086/675304)

ARTHUR, W. *Biased embryos and evolution*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 2004.

ARTHUR, W. *Evolution: a developmental approach*. Oxford: Wiley-Blackwell. 2011.

ATCHLEY, W. Developmental quantitative genetics and the evolution of ontogenies. *Evolution*, **41**: 316-330, 1987. (doi:10.2307/2409141)

BADYAEV, A. V.; ULLER, T. Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**: 1169-1177, 2009. (doi:10.1098/rstb.2008.0302)

BADYAEV, A. V. Evolutionary significance of phenotypic accommodation in novel environments: an empirical test of the Baldwin effect. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**: 1125-1141, 2009. (doi:10.1098/rstb.2008.0285)

BADYAEV, A. V. Origin of the fittest: link between emergent variation and evolutionary change as a critical question in evolutionary biology. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**: 1921-1929, 2011. (doi:10.1098/rspb.2011.0548)

BADYAEV, A. V.; WALSH, J. B. Epigenetic processes and genetic architecture. Pp. 177-189, in: CHARMANTIER, W. A.; GARANT, D.; KRUIK, L. E. B. (Eds.). *Quantitative genetics in the wild*. Oxford: Oxford University Press. 2014.

BALDWIN, J. M. *Development and evolution*. New York: MacMillan. 1902.

BARTON, N. H.; BRIGGS, D. E.G.; EISEN, J. A.; GOLDSTEIN, D. B.; PATEL, N. H. *Evolution*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007.

- BATESON, P.; GLUCKMAN, P. *Plasticity, robustness, development and evolution*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2011.
- BATESON, P. New thinking about biological evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, **112**: 268-275, 2013. (doi:10.1111/bij.12125)
- BATESON, W. *Materials for the study of variation: treated with especial regard to discontinuity in the origin of species*. London: Macmillan and Company, 1894.
- BELDADE, P.; KOOPS, K.; BRAKEFIELD, P. M. Developmental constraints versus flexibility in morphological evolution. *Nature*, **416**: 844-847, 2002. (doi:10.1038/416844a)
- BICKERTON, D. *Adam's Tongue. How humans made language, how language made humans*. New York: Hill and Wang, 2009.
- BONDURIANSKY, R.; DAY, T. Nongenetic inheritance and its evolutionary implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**: 103-125, 2009. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173441)
- BOYD, R., RICHERSON, P. *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press, 1985.
- BRAKEFIELD, P. Evo-devo and constraints on selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**: 362-368, 2006. (doi:10.1016/j.tree.2006.05.001)
- BRAKEFIELD, P. Evo-devo and accounting for Darwin's endless forms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**: 2069-2075, 2011. (doi:10.1098/rstb.2011.0007)
- CAVALLI-SFORZA, L. L.; FELDMAN, M. W. *Cultural transmission and evolution*. Princeton, NJ: University of Princeton Press, 1981.
- CHAN, Y. F.; MARKS, M.E.; JONES, F. C.; VILLARREAL, G. JR.; SHAPIRO, M. D.; BRADY, S. D.; SOUTHWICK, A. M.; ABSHER, D. M.; GRIMWOOD, J.; SCHMUTZ, J.; MYERS, R. M.; PETROV, D.; JÓNSSON, B.; SCHLUTER, D.; BELL, M. A.; KINGSLEY, D. M. Adaptive evolution of pelvic reduction in sticklebacks by recurrent deletion of a Pitx1 enhancer. *Science*, **327**: 302-305, 2010. (doi:10.1126/science.1182213)
- CHARLESWORTH, B.; CHARLESWORTH, D. *Elements of evolutionary genetics*. Greenwood Village, CO: Roberts and Company Publishers, 2010.
- CHARLESWORTH, B.; LANDE, R.; SLATKIN, M. A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution*, **36**: 474-498, 1982. (doi:10.2307/2408095)
- CHEVIN, L. M.; LANDE, R. When do adaptive plasticity and genetic evolution prevent extinction of a density-regulated population? *Evolution*, **64**: 1143-1150, 2010. (doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00875.x)
- CORNWALLIS, C. K.; ULLER, T. Towards an evolutionary ecology of sexual traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**: 145-152, 2010. (doi:10.1016/j.tree.2009.09.008)
- CREANZA, N.; FOGARTY, L.; FELDMAN, M. W. Models of cultural niche construction with selection and assertive mating. *PLoS ONE* **7**, e42744, 2012. (doi:10.1371/journal.pone.0042744)
- CRISPO, E. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**: 1460-1469, 2008. (doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01592.x)
- DANCHIN, E.; CHARMANTIER, A.; CHAMPAGNE, F. A.; MESOUDI, A.; PUJOL, B.; BLANCHET, S. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nature Reviews Genetics*, **12**: 475-486, 2011. (doi:10.1038/nrg3028)
- DARWIN, C. *The origin of species*. London: John Murray Press, 1859.

- DAVIDSON, E. H.; ERWIN, D. H. Gene regulatory networks and the evolution of animal body parts. *Science*, **311**: 796-800, 2006. (doi:10.1126/science.1113832)
- DAWKINS, R. *The extended phenotype*. Oxford: Oxford University Press, 1982.
- DAWKINS, R. *The blind watchmaker*. New York: Norton, 1986.
- DE JONG, G. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, **166**: 101-117, 2005. (doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x)
- DEWITT, T. J.; SCHEINER S. M. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- DICKINS, T.; RAHMAN, Q. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**: 1721-1727, 2012. (doi:10.1098/rspb.2010.1726)
- DONOHUE, K. Why ontogeny matters during adaptation: developmental niche construction and pleiotropy across the life cycle in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution*, **68**: 32-47, 2014. (doi:10.1111/evo.12284)
- DUCKWORTH, R. A. The role of behavior in evolution. *Evolutionary Ecology*, **23**: 513-531, 2009. (doi:10.1007/s10682-008-9252-6)
- ENDLER, J. A. *Natural selection in the wild*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1986 (a).
- ENDLER, J. A. The newer synthesis? Some conceptual problems in evolutionary biology. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, **3**: 224-243, 1986 (b)
- ERWIN, D. H.; VALENTINE, J. W. *The Cambrian explosion: the construction of animal biodiversity*. Greenwood Village, CO: Roberts and Company, 2013.
- ERWIN, D. H. Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**: 304-310, 2008. (doi:10.1016/j.tree.2008.01.013)
- FISHER, R. A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930.
- FLECK, L. *The genesis and development of a scientific fact*. Chicago: Chicago University Press, 1979.
- FLYNN, E.; LALAND, K. N.; KENDAL, R.; KENDAL, J. Developmental niche construction. *Developmental Science*, **16**: 296-313, 2013. (doi:10.1111/desc.12030)
- FOSTER, S. A.; WUND, M. A. Epigenetic contributions to adaptive radiation. Insights from threespine stickleback. Pp. 317-336, in: HALLGRÍMSSON, B.; HALL, B. K. (Eds.) *Epigenetics: linking genotype and phenotype in development and evolution*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 2011.
- FUTUYMA, D. J. *Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer, 2013.
- FUTUYMA, D. J. *Evolutionary biology*. Sunderland, MA: Sinauer, 1998.
- GALIS, F.; ARNTZEN, J. W.; LANDE, R. Dollo's law and the irreversibility of digit loss in *Bachia*. *Evolution*, **64**: 2466-2476, 2010. (doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01041.x)
- GERHART, J. C.; KIRSCHNER, M. W. The theory of facilitated variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 8582-8589, 2007. (doi:10.1073/pnas.0701035104)
- GILBERT, S. F.; EPEL, D. *Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2009.
- GILBERT, S. F. The morphogenesis of evolutionary developmental biology. *The International Journal of Developmental Biology*, **47**: 467-477, 2003.

- GILBERT, S. F.; OPITZ, J.; RAFF, R. A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. *Developmental Biology*, **173**: 357-372, 1996. (doi:10.1006/dbio.1996.0032)
- GODFREY-SMITH, P. *Complexity and the function of mind in nature*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1996.
- GOULD, S. J. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, MA: Belknap Press, 2002.
- GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. Developmental systems and evolutionary explanation. *The Journal of Philosophy*, **91**: 277-304, 1994. (doi:10.2307/2940982)
- GRIFFITHS, P.; STOTZ, K. *Genetics and philosophy: An introduction*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2013.
- HALLGRÍMSSON, B.; HALL, B. K. *Epigenetics. Linking genotype and phenotype in development and evolution*. Berkeley: University of California Press, 2011.
- HALLGRÍMSSON, B.; JAMNICZKY, H. A.; YOUNG, N. M.; ROLIAN, C.; SCHMIDT-OTT, U.; MARCUCIO, R. S. The generation of variation and the developmental basis for evolutionary novelty. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, **318**: 501-517, 2012. (doi:10.1002/jez.b.22448)
- HEARD, E.; MARTIENSSEN, R. A. Transgenerational epigenetic inheritance: myths and mechanisms. *Cell*, **157**: 95-109, 2014. (doi:10.1016/j.cell.2014.02.045)
- HOPPITT, W.; LALAND, K. N. *Social learning: an introduction to mechanisms, methods, and models*. Princeton: Princeton University Press, 2013.
- HUEY, R. B.; HERTZ, P. E.; SINERVO B. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, **161**: 357-366, 2003. (doi:10.1086/346135)
- JABLONKA, E.; LAMB, M. J. *Evolution in four dimensions*. 2nd ed. Cambridge, MA: MIT Press, 2014.
- KELLER, E. F. From gene action to reactive genomes. *The Journal of Physiology*, **592**: 2423-2429, 2014. (doi:10.1113/jphysiol.2014.270991)
- KENDAL, J.; TEHRANI, J. J.; ODLING-SMEE, F. J. Human niche construction in interdisciplinary focus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**: 785-792, 2011. (doi:10.1098/rstb.2010.0306)
- KERR, B.; SCHWILK, D. W.; BERGMAN, A.; FELDMAN, M. W. Rekindling an old flame: a haploid model for the evolution and impact of flammability in resprouting plants. *Evolutionary Ecology Research*, **1**: 807-833, 1999.
- KIRSCHNER, M.; GERHART, J. *The plausibility of life: resolving Darwin's Dilemma*. New Haven: Yale University Press, 2005.
- KOONIN, E. V. Darwinian evolution in the light of genomics. *Nucleic Acids Research*, **37**: 1011-1034, 2009. (doi:10.1093/nar/gkp089)
- KRAKAUER, D. C.; PAGE, K. M.; ERWIN, D. H. Diversity, dilemmas, and monopolies of niche construction. *The American Naturalist*, **173**: 26-40, 2009. (doi:10.1086/593707)
- KUHN, T. S. *The structure of scientific revolutions*. Chicago: Chicago University Press, 1962.
- KYLAFIS, G.; LOREAU, M. Ecological and evolutionary consequences of niche construction for its agent. *Ecology Letters*, **11**: 1072-1081, 2008. (doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01220.x)
- LAKATOS, I. *The methodology of scientific research programmes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1978.

- LALAND, K. N.; ODLING-SMEE, F. J.; FELDMAN, M. W. On the evolutionary consequences of niche construction. *Journal of Evolutionary Biology*, **9**: 293-316, 1996. (doi:10.1046/j.1420-9101.1996.9030293.x)
- LALAND, K. N.; ODLING-SMEE, F. J.; FELDMAN, M. W. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96** (18): 10242-10247, 1999. (doi:10.1073/pnas.96.18.10242)
- LALAND, K. N.; ODLING-SMEE, J.; HOPPITT, W.; ULLER, T. More on how and why: cause and effect in biology revisited. *Biology and Philosophy*, **28**: 719-745, 2013. (doi:10.1007/s10539-102-9335-1)
- LALAND, K. N.; ODLING-SMEE, J.; HOPPITT, W.; ULLER, T. (B) More on how and why: a response to commentaries. *Biology and Philosophy*, **28**: 793-810, 2013. (doi:10.1007/s10539-013-9380-4)
- LALAND, K. N.; STERELNY, K.; ODLING-SMEE, F. J.; HOPPITT, W.; ULLER, T. Cause and effect in biology revisited: is Mayr's proximate–ultimate dichotomy still useful? *Science*, **334**: 1512-1516, 2011. (doi:10.1126/science.1210879)
- LALAND, K. N.; ULLER, T.; FELDMAN, M.; STERELNY, K.; MÜLLER, G. B.; MOCZEK, A.; JABLONKA, E.; ODLING-SMEE, J.; WRAY, G. A.; HOEKSTRA, H. E.; FUTUYMA, D. J.; LENSKI, R. E.; MACKAY, T. F. C.; SCHLUTER, D.; STRASSMANN, J. E. Does evolutionary theory need a rethink? *Nature*, **514**: 161-164, 2014.
- LANDE, R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**: 1435-1446, 2009. (doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x)
- LANGE, A.; NEMESCHKAL, H. L.; MÜLLER, G. B. Biased polyphenism in polydactylous cats carrying a single point mutation: the Hemingway model for digit novelty. *Evolutionary Biology*, **41**: 262-275, 2014. (doi:10.1007/s11692-013-9267-y)
- LEHMANN, L. The adaptive dynamics of niche constructing traits in spatially subdivided populations: evolving posthumous extended phenotypes. *Evolution*, **62**: 549-566, 2008. (doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00291.x)
- LEVINS, R. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- LEWONTIN, R. C. The units of selection. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **1**: 1-18, 1970. (doi:10.1146/annurev.es.01.110170.000245)
- LEWONTIN, R. C. Gene, organism and environment. Pp. 273-285, in: BENDALL, D.S. (Ed.) *Evolution from molecules to men*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1983.
- MATTHEWS, B.; DE MEESTER, L.; JONES, C. G.; IBERLINGS, B. W.; BOUMA, T. J.; NUUTINEN, V.; VAN DER KOPPEL, J.; ODLING-SMEE, F. J. Under niche construction: an operational bridge between ecology, evolution, and ecosystem science. *Ecological Monographs*, **84**: 245-263, 2014. (doi:10.1890/13-0953.1)
- MAYR, E. Cause and effect in biology. *Science*, **134**: 1501-1506, 1961. (doi:10.1126/science.134.3489.1501)
- MAYR, E. *The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance*. Cambridge, MA: Belknap Press, 1982.
- MAYR, E. The triumph of the evolutionary synthesis. *Times Literary Supplement*, **2**: 1261-1262, 1984.
- MIVART, S. G. J. *On the genesis of species*. London: Macmillan and Company, 1871.

- MOCZEK, A. P.; SULTAN, S.; FOSTER, S.; LEDÓN-RETTIG, C.; DWORKIN, I.; NIJHOUT, H. F.; ABOUHEIF, E.; PFENNIG, D. W. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**: 2705-2713, 2011. (doi:10.1098/rspb.2011.0971)
- MOCZEK, A. P. On the origins of novelty in development and evolution. *Bioessays*, **30**: 432-447, 2008. (doi:10.1002/bies.20754)
- MOCZEK, A. P. The nature of nurture and the future of evodevo: toward a comprehensive theory of developmental evolution. *Integrative & Comparative Biology*, **52**: 108-119, 2012. (doi:10.1093/icb/ics048)
- MÜLLER, G. B.; NEWMAN, S. A. The innovation triad: an EvoDevo agenda. *Journal of Experimental Zoology*, **304**: 487-503, 2005. (doi:10.1002/jez.b.21081)
- MÜLLER, G. B. Epigenetic innovation. Pp. 307-332, in: PIGLIUCCI, M.; MÜLLER, G. B. (Eds.) *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press, 2010.
- MÜLLER, G. B. Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 943-950, 2007. (doi:10.1038/nrg2219)
- NEI, M. *Mutation driven evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2013.
- NEWMAN, S. A. Physico-genetic determinants in the evolution of development. *Science*, **338**: 217-219, 2012. (doi:10.1126/science.1222003)
- NOBLE, D. *The music of life*. Oxford: Oxford University Press, 2006.
- NOBLE, D.; JABLONKA, E.; JOYNER, M.; MÜLLER, G. B.; OMHOLT, S. The integration of evolutionary biology with physiological science. *The Journal of Physiology*, **592**: 2237-2244, 2014. (doi:10.1113/jphysiol.2014.273151)
- O'BRIEN, M.; LALAND, K. N. Cultural niche construction: An Introduction. *Biological Theory*, **6** (3): 191-202, 2011. (doi.org/10.1007/s13752-012-0026-6)
- O'BRIEN, M.; LALAND, K. N. Genes, culture and agriculture: an example of human niche construction. *Current Anthropology*, **53**: 434-470, 2012. (doi:10.1086/666585)
- ODLING-SMEE, F. J.; ERWIN, D.; PALKOVACS, E.; FELDMAN, M.; LALAND, K. N. Niche construction theory: a practical guide for ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, **88**: 3-28, 2013. (doi:10.1086/669266)
- ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. Niche construction. *The American Naturalist*, **147**: 641-648, 1996. (doi:10.1086/285870)
- ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003. (Monographs in Population Biology, 37)
- ODLING-SMEE, J. Niche inheritance. Pp. 175-208. In: PIGLIUCCI, M.; MÜLLER, G. B. (Eds.) *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press, 2010.
- OYAMA, S.; GRIFFITHS, P. E.; GRAY, R. D. (Eds.). *Cycles of contingency: developmental systems and evolution*. Cambridge, MA: MIT Press, 2001.
- OYAMA, S. *The ontology of information: developmental systems and evolution*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1985.
- PFENNIG, D. W.; WUND, M. A.; SNELL-ROOD, E. C.; CRUICKSHANK, T.; SCHLICHTING, C.D.; MOCZEK, A. P. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**: 459-467, 2010. (doi:10.1016/j.tree.2010.05.006)

- PFENNIG, D. W.; MCGEE, M. Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**: 577-591, 2010. (doi:10.1098/rstb.2009.0244)
- PIGLIUCCI, M. *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore: John Hopkins University Press, 2001.
- PIGLIUCCI, M; MÜLLER, G. B. (Eds.). *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press, 2010.
- PLOTKIN, H. C.; ODLING-SMEE, F. J. A multiple-level model of evolution and its implications for sociobiology. *Behavioral and Brain Sciences*, **4**: 225-268, 1981 (doi:10.1017/S0140525X00008566)
- PRICE, T. D.; QVARNSTRÖM, A.; IRWIN, D. E. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**: 1433-1440, 2003. (doi:10.1098/rspb.2003.2372)
- PROVINE, W. B. *The origins of theoretical population genetics*. Chicago: Chicago University Press, 1971.
- RIDLEY, M. *Evolution*. 3rd ed. Cambridge, MA: Blackwell, 2004.
- SCHLICHTING, C. D.; PIGLIUCCI, M. *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sunderland, MA: Sinauer, 1998.
- SCHLICHTING, C. D.; WUND, M. A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. *Evolution*, **68**: 656-672, 2014. (doi:10.1111/evo.12348)
- SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **17**: 667-693, 1986. (doi:10.1146/annurev.es.17.110186.003315)
- SCHMALHAUSEN, I. *Factors of evolution: the theory of stabilizing selection*. Toronto: Blakiston, 1949.
- SCOTT-PHILLIPS, T. C.; LALAND, K. N.; SHUKER, D. M.; DICKINS, T. E.; WEST, S. A. The niche construction perspective. A critical appraisal. *Evolution*, **68**: 1231-1243, 2013. (doi:10.1111/evo.12332)
- SCOVILLE, A. G.; PFRENDER, M. E. Phenotypic plasticity facilitates recurrent rapid adaptation to introduced predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**: 4260-4263, 2010. (doi:10.1073/pnas.0912748107)
- SHAPIRO, J. A. *Evolution: a view from the 21st century*. Upper Saddle River, NJ: FT Press Science, 2011.
- SHUBIN, N.; TABIN, C.; CARROLL, S. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature*, **457**: 818-823, 2009. (doi:10.1038/nature07891)
- SILVER, M.; DI PAOLO, E. A. Spatial effects favour the evolution of niche construction. *Theoretical Population Biology*, **70**: 387-400, 2006. (doi:10.1016/j.tpb.2006.08.003)
- SMITH, B. Human niche construction and the behavioural context of plant and animal domestication. *Evolutionary Anthropology*, **16**: 188-199, 2007. (doi:10.1002/evan.20135)
- SNELL-ROOD, E. C. Selective processes in development: implications for the costs and benefits of phenotypic plasticity. *Integrative & Comparative Biology*, **52**: 31-42, 2012. (doi:10.1093/icb/ics067)
- SOBER, E. *The nature of selection*. Cambridge, MA: MIT Press, 1984.
- SOL, D.; DUNCAN, R. P.; BLACKBURN, T. M.; CASSEY, P.; LEFEBVRE, L. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 5460-5465, 2005.

- STANDEN, E. M.; DU, T. Y.; LARSSON, H. C. E. Developmental plasticity and the origin of tetrapods. *Nature*, **513**: 54-58, 2014. (doi:10.1038/nature13708)
- STEARNS, S. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience*, **39**: 436-445, 1989. (doi:10.2307/1311135)
- STERELNY, K. What is evolvability? Pp. 163-178, in: MATTHEN, M.; STEPHENS, C. (Eds.) *Philosophy of biology*. Amsterdam: Elsevier, 2007.
- STOLTZFUS, A. On the possibility of constructive neutral evolution. *Journal of Molecular Evolution*, **49**: 169-181, 1999. (doi:10.1007/PL00006540)
- STOLTZFUS, A. Constructive neutral evolution: exploring evolutionary theory's curious disconnect. *Biology Direct* **7**, 35. 2012. (doi:10.1186/1745-6150-7-35)
- SULTAN, S. E. Development in context: the timely emergence of eco-devo. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 575-582, 2007. (doi:10.1016/j.tree.2007. 06.014)
- SUZUKI, Y.; NIJHOUT, H. F. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation. *Science*, **311**: 650-652, 2006. (doi:10.1126/science.1118888)
- TURNER, J. S. *The extended organism: the physiology of animal-built structures*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000.
- ULLER, T.; HELANTERÄ, H. Heredity and evolution. In: WALSH, K.; HUNEMANN, O. (Eds.) *Challenges to evolutionary theory: development and heredity*. Oxford: Oxford University Press, 2017.
- ULLER, T. Parental effects in development and evolution. In: ROYLE, N. J.; SMISETH, P. T.; KÖLLIKER, M. (Eds.) *Evolution of parental care*. Oxford: Oxford University Press, 2012.
- ULLER, T. Evolutionary perspectives on transgenerational epigenetics. Pp. 175–185. In: TOLLEFSBOL, T. (Ed.) *Transgenerational epigenetics: evidence and debate*. London: Elsevier. 2014.
- VAN DER GRAAF, A.; WARDENAAR R.; NEUMANN D. A.; TAUDT A.; SHAW R. G.; JANSEN R. C.; SCHMITZ R. J.; COLOME-TATCHE M.; JOHANNES F. Rate, spectrum, and evolutionary dynamics of spontaneous epimutations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**: 6676-6681, 2015. (doi:10.1073/pnas.1424254112)
- VAN DYKEN, J. D.; WADE, M. Origins of altruism diversity II: runaway coevolution of altruistic strategies via 'reciprocal niche construction'. *Evolution*, **66**: 2498-2513, 2012. (doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01629.x)
- VIA, S.; LANDE, R. Genotype–environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**: 505-522, 1985. (doi:10.2307/2408649)
- WADDINGTON, C. H. Paradigm for an evolutionary process. Pp. 106-124, in: Waddington, C.H. (Ed.) *Towards a theoretical biology*. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1969.
- WAGNER, G. P. *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton: Princeton University Press, 2014.
- WAGNER, G. P; ALTENBERG, L. Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*, **50**: 967-976, 1996. (doi:10.2307/2410639)
- WAGNER, G. P; DRAGHI, J. Evolution of evolvability. Pp. 218-228, in: PIGLIUCCI, M.; MÜLLER, G. B. (Eds.) *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press, 2010.
- WATSON, R. A.; WAGNER, G. P.; PAVLICEV, M.; WEINREICH, D. M.; MILLS, R. The evolution of phenotypic correlations and 'developmental memory'. *Evolution*, **68**: 1124-1138, 2014. (doi:10.1111/evo.12337)

WEST, M. J.; KING, A. P. Settling nature and nurture into an ontogenetic niche. *Developmental Psychobiology*, **20**: 549-562, 1987. (doi:10.1002/dev.420200508)

WEST-EBERHARD, M. J. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

WRAY, G. A.; HOEKSTRA, H. E.; FUTUYMA, D. J.; LENSKI, R. E.; MACKAY, T. F. C.; SCHLUTER, D.; STRASSMAN, J. E. Does evolutionary theory need a rethink? No, all is well. *Nature*, **514**: 161-164, 2014. (doi:10.1038/514161a)

WUND, M. A.; BAKER, J. A.; CLANCY, B.; GOLUB, J. L.; FOSTER, S. A. A test of the 'Flexible stem' model of evolution: ancestral plasticity, genetic accommodation, and morphological divergence in the threespine stickleback radiation. *The American Naturalist*, **172**: 449-462, 2008. (doi:10.1086/590966)

YEH, P. J.; PRICE, T. D. Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. *The American Naturalist*, **164**: 531-542, 2004. (doi:10.1086/423825)

Citação bibliográfica deste artigo:

OROFINO, Renata de Paula. Tradução de artigo que defende a síntese evolutiva estendida. *Boletim de História e Filosofia da Biologia*, **13** (2): 6-32, jun. 2019. Versão online disponível em: <<http://www.abfhib.org/Boletim>>. Acesso em dd/mm/aaaa. [colocar a data de acesso à versão online]

OBJETIVOS DO BOLETIM

O objetivo do “Boletim de História e Filosofia da Biologia” é divulgar informações de interesse dos pesquisadores e estudantes interessados em história e filosofia da Biologia. Com periodicidade trimestral, este Boletim traz informações atualizadas sobre congressos e outros eventos relevantes (no Brasil e no exterior), novas publicações da área (livros e revistas), informações sobre teses e dissertações, informes sobre as atividades da Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia (ABFHiB), bem como artigos curtos, descritos abaixo.

Poderão ser publicados no “Boletim de História e Filosofia da Biologia” artigos assinados (curtos) que discutam temas gerais de interesse da área como, por exemplo, a metodologia da pesquisa em história e filosofia da biologia, ou o uso da história e filosofia da biologia no ensino; bibliografias comentadas sobre tópicos específicos de história e filosofia da biologia; e textos de divulgação. Podem também ser publicadas resenhas, assinadas, de livros recentes sobre história e/ou filosofia da biologia, bem como tradução de trechos de fontes primárias relevantes da história e/ou filosofia da biologia, acompanhada de breve introdução e notas. Os artigos devem ser submetidos aos Editores deste Boletim (ver endereços no Expediente, ao final deste número). Todos os artigos submetidos devem ser elaborados tendo em vista os padrões acadêmicos usuais.

Boletim de História e Filosofia da Biologia ISSN 1982-1026

Expediente. O “Boletim de História e Filosofia da Biologia” é uma publicação trimestral da Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia (ABFHiB), iniciado em setembro de 2007, por Roberto de Andrade Martins. A partir de março de 2011 passou a ser editado por: Maria Elice Brzezinski Prestes, eprestes@ib.usp.br (Universidade de São Paulo); Lilian Al-Chueyr Pereira Martins, lilian.pereira.martins@gmail.com (Universidade de São Paulo/Ribeirão Preto); Aldo Mellender de Araújo, aldo1806@gmail.com (Universidade Federal do Rio Grande do Sul) e Waldir Stefano, stefano@mackenzie.br (Universidade Presbiteriana Mackenzie e Universidade Cruzeiro do Sul).

Editores assistentes deste fascículo: Christine Janczur e Victor da Rocha Piotto.

Endereço eletrônico: boletim@abfhib.org. URL: <http://www.abfhib.org/Boletim/>.

Associação Brasileira de Filosofia e História da Biologia (ABFHiB)

Presidente: Aldo Mellender de Araújo (Universidade Federal do Rio Grande do Sul)

Vice-Presidente: Charbel Niño El-Hani (Universidade Federal da Bahia)

Secretária: Lilian Al-Chueyr Pereira Martins (Universidade de São Paulo/Ribeirão Preto)

Tesoureira: Maria Elice Brzezinski Prestes (Universidade de São Paulo)

Conselho:

Anna Carolina Regner (Universidade Federal do Rio Grande do Sul)

Ana Maria de Andrade Caldeira (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho / Bauru)

Nelio Marco Vincenzo Bizzo (Universidade de São Paulo)

Ricardo Francisco Waizbort (Instituto Oswaldo Cruz)

<http://www.abfhib.org>

ISSN 1982-1026



9 771982 102006