

Eco-Evo-Devo: uma (re)leitura sobre o papel do ambiente no contexto das Ciências Biológicas

Thais Benetti de Oliveira *

Fernanda da Rocha Brando ^Ω

Tiana Kohlsdorf #

Ana Maria de Andrade Caldeira +

Resumo: O presente artigo discute o papel atribuído ao ambiente no contexto contemporâneo da biologia evolutiva, resgatando a interpretação de que sua atuação na evolução das linhagens não se restringe exclusivamente à seletividade de fenótipos, mas incorpora também processos indutores de variação fenotípica dentro das populações. A discussão articula epistemologicamente diferentes contextos filosóficos e históricos da Biologia, (re)significando os conceitos de acordo com o avanço das pesquisas empíricas e teóricas das Ciências Biológicas, características de diferentes cenários heurísticos e investigativos. Considerando alguns contextos evolutivos – Darwinismo, Teoria Sintética e Eco-Evo-Devo – retoma alguns pressupostos dessas teorias que possam ilustrar como o papel do ambiente tem sido discutido de forma mais integrada às explicações evolutivas.

* Centro de Ciências Humanas, Universidade do Sagrado Coração, *Campus* Bauru. Rua Irmã Arminda, 10-50 Jardim Brasil, Bauru, SP, CEP: 17011-160. E-mail: thabenetti@fc.unesp.br

^Ω Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, CEP: 14040-901. E-mail: ferbrando@ffclrp.usp.br

Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, 3900, Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP, CEP: 14040-901. E-mail: tiana@usp.br

+ Departamento de Educação da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Júlio de Mesquita Filho, *Campus* Bauru. Avenida Luís Edmundo Carrijo Coube, s/n, Vargem Limpa. Bauru, SP, CEP: 17033-360. E-mail: anacaldeira@fc.unesp.br

Palavras-chave: evolução biológica; ambiente; teoria de construção do nicho, diversidade fenotípica

Eco-Evo-Devo: a (re)reading of the environment's role in the context of Biological Sciences

Abstract: The epistemological and philosophical aspects of Biological Sciences turn imperative to understand the vicissitudes through which concepts are submitted. The epistemological interaction among different philosophical and historical contexts of Biology is important for re-evaluations of the concepts according to the advances of empirical and theoretical research in Biological Sciences, which are features of different heuristic scenarios. This article discusses the role assigned to the environment in the contemporary context of the evolutionary theory, recovering the interpretation that such role in the evolution of lineages is not restricted to phenotypes selection, but also incorporates processes inducing phenotypic variation. Following such goal, the text approaches some evolutionary contexts – Darwinism, synthetic theory and eco-evo-devo – and examines assumptions of these theories that illustrate how possible roles of the environment have been integrated into evolutionary explanations of biological diversity.

Key-words: Biological evolution; environment; niche construction, eco-evo-devo

1 INTRODUÇÃO

As ciências e seus conceitos constituintes são produtos de um contexto de embates teóricos constantes, envolvendo refutações, alegações e deliberações, as quais culminam na sustentação e/ou manutenção, ampliação ou obsolescência de teorias ou paradigmas. Um conceito é alvo de reverberações teóricas, filosóficas e empíricas e, portanto, está sujeito a (re)estruturações decorrentes dessas áreas. Por consequência, torna-se importante articular epistemologicamente diferentes contextos filosóficos e históricos da Biologia, (re)significando os conceitos de acordo com o avanço das pesquisas empíricas e teóricas das Ciências Biológicas, características de diferentes cenários heurísticos e investigativos.

Considerações acerca do impacto das análises epistemológicas de conceitos específicos são particularmente relevantes quando envolvem teorias que integram diferentes áreas do conhecimento,

como é o caso da Teoria Evolutiva na Biologia. O presente artigo discute o papel do ambiente reconhecido contemporaneamente por essa teoria, resgatando a ideia de que sua atuação na evolução das linhagens não se restringe exclusivamente à seletividade de fenótipos, mas incorpora também processos indutores de variação fenotípica dentro das populações (ver West-Eberhard, 2003 para uma revisão detalhada).

A ênfase dessa discussão incidirá em duas proposições teóricas: a participação do ambiente na indução das mudanças fenotípicas e a herança ecológica. Nos dois casos, a carência de abordagens considerando a contribuição ecológica na origem de variabilidade fenotípica está atrelada à concepção de que somente mudanças genéticas seriam responsáveis pela existência de variação dentro de uma população, e que o ambiente apenas selecionaria os fenótipos mais aptos dentre aqueles disponíveis. Sob esse enfoque, os mecanismos de herança permaneceriam restritos às explicações sobre mudanças nos padrões de expressão gênica que se estabeleceriam ao longo de gerações apenas em decorrência de mutações eventualmente fixadas na população por seleção natural. Dessa forma, o estabelecimento de novos fenótipos estaria associado às mudanças lentas e graduais nas frequências relativas dos alelos desses genes na população, de acordo com as pressões seletivas a que os organismos foram submetidos.

A inserção de aspectos ecológicos, mais especificamente do papel do ambiente, em estudos acerca da origem e estabelecimento de diversidade fenotípica tornou-se protagonista em debates recentes da Biologia Evolutiva. Tanto no Darwinismo quanto na Teoria Sintética da Evolução, o ambiente tradicionalmente foi abordado como um agente seletor, que atua na evolução adaptativa eliminando ou fixando fenótipos (e seus alelos) e, conseqüentemente, moldando uma população segundo as pressões impostas pelas interações bióticas e abióticas entre os organismos e o meio (Futuyma, 2009). Essa ênfase dedicada ao papel seletivo do ambiente pela Síntese Moderna prescindiu apreciações acerca do papel que o ambiente exerce durante os processos evolutivos quando atua como indutor de variação fenotípica ao longo da ontogenia (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

Assim como sinais ambientais determinam o estabelecimento de fenótipos, os organismos podem influenciar o “fenótipo ambiental” (estrutura e características do nicho ocupado, no caso de espécies que efetivamente “moldam” o microhabitat que ocupam). Para Hoffmeyer, deve-se voltar a atenção à atividade do organismo na construção de seu ambiente, o nicho ecológico tal como o animal o apreende (Hoffmeyer, 1996, p. 54).

Perguntas como “De que maneira o ambiente influencia processos ontogenéticos?”; “Como mudanças ambientais determinam a origem de novos fenótipos?” e “Como a evolução da ontogenia afeta o ambiente?” (re)posicionam o papel do ambiente dentro das concepções teóricas da Evolução e caracterizam uma área de pesquisa denominada Eco-Evo-Devo (Müller, 2007). A Eco-Evo-Devo apresenta-se como uma novidade teórica acerca dos conteúdos evolutivos, ora pelas proposições e/ou explicações acerca da origem de diversidade biológica, ora por subsidiar a necessária abordagem integrada do processo evolutivo, reiterando o papel do ambiente no surgimento de novos fenótipos.

A Eco-Evo-Devo mostra-se pertinente ao conhecimento atual referente à evolução biológica e tem recebido forte suporte empírico nos últimos anos (para comentários e revisões que exemplificam esse aporte experimental ver Herman *et al.*, 2014; Schlichting & Wund, 2014; Merila, 2015). Considerando esse arcabouço teórico, ao longo do presente artigo pretendemos responder às seguintes questões: Por que o entendimento DNA-centrista e a participação do ambiente nos processos evolutivos precisam ser repensados? Quais objeções epistêmicas permitem (re)pensar o papel do ambiente na diversidade biológica? Por que a Ecologia vem requerendo seu posicionamento como um dos eixos do pensamento evolutivo?

Embora a Genética tenha ocupado durante muitos anos posições explicativas mais evidentes junto aos processos evolutivos, atualmente esse entendimento que caracterizou o contexto de produção teórica e empírica da Teoria Evolutiva passa a ser repensado por filósofos e biólogos. Eles propugnam sobre a ideia de que não é exclusivamente a seleção natural (atuando sobre novos fenótipos oriundos de mutações) e a deriva gênica que teriam papel causal e explicativo na evolução dos seres vivos, mas reconhecem a

presença de diversos outros mecanismos atuando nesses processos. Essa ideia e/ou designação representa um cenário diferente às explicações evolutivas e pauta-se em um pluralismo de processos que (re)posiciona a dimensão ecológica nos pressupostos evolutivos.

Dentro da contextualização proposta para discussão no presente artigo, cabe ressaltar que não se prescinde a ação dos processos em nível genético na evolução biológica, nem se atribui menor relevância a esse nível de organização. Entretanto, defende-se uma abordagem que perpassa explicações que considerem desde mudanças de frequências gênicas em populações até a origem da variação e da inovação fenotípica mediada por sinais ambientais associados à plasticidade fenotípica. Não se pode reduzir o fenótipo exclusivamente aos genes herdados, uma vez que seu estabelecimento ao longo da ontogenia envolve normas de reação que expressam a “responsividade” do genótipo às condições ambientais. O ambiente, portanto, apresenta um repertório incrível de possibilidades para a geração de fenótipos, modulada por fatores referentes à sazonalidade, tipo de alimentação e relações com predadores, entre outros. Assim, a quantidade de mecanismos adaptativos engendrados a partir da interação entre gene-organismo-ambiente é objeto potencial para um entendimento sistêmico da Biologia, mostrando que a abordagem ecológica é, reiteradamente, central no cenário teórico evolutivo.

2 O AMBIENTE COMO INDUTOR DE MUDANÇAS FENOTÍPICAS

Embora o Darwinismo e a Teoria Sintética atribuam um papel restrito ao ambiente como o de seletor das variantes fenotípicas, a Eco-Evo-Devo presume que mudanças ambientais podem explicar a origem de novos fenótipos, os quais são estabelecidos ao longo do desenvolvimento do organismo por processos influenciados pelas condições ambientais. Essa ideia adquiriu visibilidade na comunidade científica devido ao crescente número de estudos sobre plasticidade fenotípica e descobertas referentes aos processos regulatórios que orquestram processos de desenvolvimento e mecanismos epigenéticos associados (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

A plasticidade fenotípica é um conceito central na Eco-Evo-Devo porque esse mecanismo permite a identificação de uma relação

explícita entre variação fenotípica e a influência ambiental sobre o desenvolvimento que é eventualmente mediada por seleção natural. A plasticidade implica uma ação do ambiente sobre vários estágios ontogenéticos, e fornece uma chave explicativa para circunstâncias em que as populações reagem rapidamente às condições de mudanças ambientais (Müller, 2007).

A presença de plasticidade nas vias do desenvolvimento permite o surgimento de fenótipos variantes na ausência de mutações. Sob essa ótica, novos fenótipos poderiam surgir a partir de normas de reação presentes na variação genética já existente na população, sem que necessariamente um novo alelo com efeitos fenotípicos apareça, de modo que o ambiente em que um organismo se desenvolve passa a figurar não apenas como agente seletor da variação existente, mas também como elemento indutor de variação fenotípica. Embora a participação dos fatores ambientais no desenvolvimento não implique, necessariamente, em cenários de surgimento de novos fenótipos ou inovação das vias de desenvolvimento, o ambiente exerce, de fato, um papel efetivo sobre diversas fases ontogenéticas dos organismos (Lofeu & Kohlsdorf, 2015).

Um único genótipo pode produzir muitos fenótipos, dependendo das muitas contingências experimentadas durante o desenvolvimento, uma propriedade expressa sob a forma de “normas de reação”. O fenótipo resulta de complexos eventos do processo de desenvolvimento, determinados tanto por genes quanto pelas condições ambientais em que as redes de sinalização gênica são expressas (Nijhout, 1991). Por exemplo, girinos como os do gênero *Hylachrysoyelis* se desenvolvem em ambiente aquático, e seus processos de desenvolvimento são sensíveis aos produtos bioquímicos solúveis na água, liberados pela saliva ou urina dos seus principais predadores: na presença desses sinais, o padrão de desenvolvimento é alterado e resulta em um fenótipo que minimiza a probabilidade de predação. Quando as larvas de libélula estão presentes, os girinos *Hyla chrysoyelis* e *Hyla versicolor*, que são predados por essas larvas, desenvolvem caudas vermelhas brilhantes, que desviam a atenção dos predadores, e um conjunto mais robusto de músculos no tronco, que possibilita locomoção mais ágil para escapar dos predadores (Gilbert & Epel, 2009).

Outro exemplo que ilustra a plasticidade fenotípica nos processos de desenvolvimento refere-se a um organismo que estabelece morfologias diferentes dependendo da estação. A larva da *Nemoria arizonaria* eclodida em árvore de carvalho na primavera tem uma forma que, notavelmente, mistura-se com as flores de carvalho jovens. No entanto, esse fenótipo parece desfavorável nas lagartas que eclodem no verão, quando flores de carvalho não estão mais presentes no ambiente; as larvas dessa estação, diferentemente, assemelham-se aos galhos recentemente formados. Nesse exemplo, a alimentação da larva determina o fenótipo. Larvas que se alimentam de folhas de carvalho jovens estabelecem fenótipos semelhantes aos amentos ou inflorescências, enquanto as larvas que se alimentam de folhas velhas (cuja composição química é diferente) desenvolvem fenótipo similar aos galhos (Gilbert & Epel, 2009).

Pode-se considerar, ainda, um organismo em que a determinação do sexo não é exclusivamente cromossômica, sendo dependente das condições ambientais que o embrião experimenta durante momentos específicos de seu desenvolvimento. Em muitas espécies de peixes, tartarugas e lagartos, o sexo é determinado pela temperatura da incubação. Um mesmo ovo que colocado em uma temperatura resultará em fêmea, se incubado em outra temperatura será um macho. O peixe *Thalassoma bifasciatum* da cabeça azul, que ocupa os recifes do Caribe, é uma das várias espécies de peixes cuja determinação do sexo está relacionada ao local de acasalamento e ontogenia. Quando um peixe imaturo alcança um recife onde um único macho vive e defende um território com muitas fêmeas, o recém-chegado desenvolve-se em uma fêmea. Se o mesmo peixe imaturo alcançar um recife que não está sendo defendido por um macho, ele se desenvolverá em um macho. Se o macho que defende o território morrer, uma das fêmeas (normalmente a maior) torna-se macho – em um dia seus ovários encolhem e os testículos crescem (Gilbert & Epel, 2009).

Cada uma das circunstâncias supracitadas ilustra o efeito do ambiente sobre a determinação do fenótipo. O potencial de um mesmo genótipo expressar mais de um fenótipo dependendo das condições ambientais em que se desenvolve, entendida como plasticidade fenotípica, reforça a concepção de que diferentes

condições ambientais podem produzir diferentes fenótipos durante o desenvolvimento normal do organismo, sem a necessidade de mutações. Atualmente, a “plasticidade fenotípica” é definida como a habilidade do organismo de reagir ao ambiente com uma mudança na forma, estado, movimento ou taxa de atividade. Essa plasticidade é uma propriedade do traço, não do indivíduo; de fato, a maioria dos indivíduos tem vários traços plásticos. Quando identificada em estágios embrionários ou larvais de animais ou plantas, a plasticidade fenotípica é frequentemente referida como plasticidade ontogenética (Gilbert & Epel, 2009). Nos exemplos citados, o ambiente assume um papel que excede o mero filtro de seleção das variações existentes. Ao contrário, o ambiente é uma fonte de variação fenotípica na população: ele contém sinais que podem induzir o desenvolvimento do organismo no estabelecimento de um fenótipo que pode apresentar uma aptidão (*fitness*) elevada em um ambiente particular.

2.1 Eco-Devo e a plasticidade do desenvolvimento

A biologia ecológica do desenvolvimento, casualmente conhecida como Eco-Devo, é uma abordagem sobre o desenvolvimento embrionário que estuda as interações entre o desenvolvimento dos organismos e seu ambiente, a maneira como os animais evoluíram integrando os sinais do ambiente à trajetória canônica de seu desenvolvimento. Em muitos casos, a Eco-Devo é uma extensão da Embriologia para níveis acima do indivíduo (Gilbert & Epel, 2009). A partir dessa abordagem, o estabelecimento do fenótipo durante o desenvolvimento vincula-se não apenas aos processos internos ao organismo, mas também às condições do meio que podem alterar a forma de expressão dos processos de sinalização e expressão gênica que ocorrem na ontogenia.

Na Embriologia tradicional, o foco das pesquisas e abordagens teóricas concentra-se na dinâmica interna por meio da qual processos genéticos e celulares estabelecem o fenótipo do organismo. No século XX, descobriu-se que a comunicação entre as células configura a chave desse fenômeno. Especificamente, a informação genética contida no núcleo das células não pode, única e diretamente, estabelecer a diferenciação dos muitos tipos de células em um organismo multicelular. As células interagem entre si, e essa interação

desencadeia processos de diferenciação de cada célula. Sinais moleculares denominados “fatores parácrinos” são liberados por um conjunto de células e induzem mudanças na expressão genética em células adjacentes. Essas células adjacentes ou vizinhas, com suas características recém-adquiridas, produzem seus próprios fatores parácrinos que podem alterar a expressão genética de sua vizinhança, por vezes incluindo as células que originalmente induziram mudanças nelas mesmas (Gilbert & Epel, 2009).

A partir dessa rede de sinais entre células, os órgãos são formados. Esses sinais moleculares não estão limitados aos fatores parácrinos gerados internamente, mas podem, também, provir de fontes externas ao organismo. Conseqüentemente, um mesmo genótipo pode resultar em diferentes fenótipos igualmente viáveis dependendo de quais condições estão presentes no ambiente, permitindo uma mudança na trajetória de desenvolvimento do embrião em decorrência do contexto ambiental (Gilbert & Epel, 2009). O predomínio de determinados fenótipos na população, portanto, seria decorrente não apenas dos alelos presentes, mas também das condições em que esses alelos foram expressos durante o desenvolvimento.

Sultan (2007) resumiu o status moderno da Eco-Devo da seguinte forma:

Eco-Devo examina como os organismos se desenvolvem em determinados ambientes e objetiva fornecer um quadro integrado para a investigação do desenvolvimento nesses contextos ecológicos. Eco-devo não é uma simples “reembalagem” dos estudos sobre plasticidade com um novo nome... Enquanto os estudos sobre plasticidade são referentes às análises da genética quantitativa e da seleção fenotípica para examinar os resultados do desenvolvimento e sua evolução como características adaptativas, Eco-Devo inclui um foco explícito nos mecanismos moleculares e celulares da percepção ambiental e da regulação gênica subjacentes a essas respostas e como esses padrões de sinalização operam em indivíduos, populações, comunidades e táxons genética/ecologicamente distintos. (Sultan, 2007, p. 575)

Na maioria das interações em processos de desenvolvimento, o genoma fornece instruções específicas, enquanto o ambiente é tradicionalmente concebido como um fator permissivo. Sob essa

ótica, os genes determinam quais estruturas serão produzidas, e a única exigência do ambiente é que essa estrutura não perturbe o processo canônico de desenvolvimento, garantindo o estabelecimento de fenótipos viáveis. Entretanto, existem diversas circunstâncias no desenvolvimento em que o ambiente parece “ditar as instruções”. Nesse contexto, o ambiente determina qual é o tipo de fenótipo que será estabelecido, mas o repertório genético tem que ser capaz de construir esse fenótipo. De acordo, a habilidade genética de responder aos fatores ambientais é herdada, e o ambiente determina quais fenótipos serão formados (Gilbert & Epel, 2009).

Dois principais tipos de plasticidade fenotípica são reconhecidos atualmente: as normas de reação e o polifenismo. Na norma de reação, o genoma codifica uma faixa contínua de fenótipos potenciais e a interação entre o genoma e o ambiente determina o fenótipo estabelecido. Por exemplo, o comprimento do chifre do macho em algumas espécies de besouros é determinado pela quantidade e pela qualidade do alimento que a larva ingere antes da metamorfose. O limite superior e inferior da norma de reação também é uma propriedade do genoma que pode ser selecionada. Espera-se que espécies distintas de besouros sejam diferentes quanto à direção e quantidade de plasticidade expressa (Gilbert & Epel, 2009).

O segundo tipo de plasticidade fenotípica, o “polifenismo”, refere-se aos fenótipos descontínuos suscitados pelo ambiente. Um exemplo clássico é a determinação do sexo da tartaruga, no qual uma gama de temperaturas induz o desenvolvimento masculino do embrião, enquanto um conjunto distinto de temperaturas suscita o desenvolvimento de um embrião feminino. Entre esses dois conjuntos de temperaturas, há um pequeno intervalo que produz machos e fêmeas em diferentes proporções, mas não induz “sexos mistos”. Outro exemplo de polifenismo pode ser identificado no gafanhoto migratório *Schistocerca gregária*. Esse gafanhoto herbívoro ocorre em duas formas exclusivas: em um caso eles apresentam asas curtas, coloridas uniformemente, e são solitários; na outra forma, possuem asas longas, os animais são brilhantemente coloridos e vivem em bandos. As condições do ambiente determinam qual das morfologias um jovem gafanhoto irá desenvolver, e o principal estímulo parece ser a densidade populacional. Quando as ninfas de

gafanhotos estão aglomeradas de forma suficiente para que um nervo na parte traseira do fêmur seja estimulado por outras ninfas, seu padrão de desenvolvimento muda e, na próxima ecdise, o indivíduo emergirá com asas longas e coloridas e comportamentos migratórios (Gilbert & Epel, 2009).

2.2 Agentes da plasticidade do desenvolvimento

A maioria dos organismos provavelmente possui componentes determinados pelo ambiente em seu fenótipo. Uma lista “completa” dos organismos com plasticidade fenotípica assemelhar-se-ia a uma lista com praticamente todos os eucariotos da árvore da vida, uma vez que diversos agentes ambientais influenciam a produção do fenótipo, incluindo temperatura, nutrição, pressão e gravidade, luz, presença de condições de perigo (predadores ou estresse), presença ou ausência de outros membros da mesma espécie.

Um bom exemplo do efeito de condições ambientais na determinação do fenótipo refere-se à sensibilidade térmica de proteínas, pois praticamente todas as atividades enzimáticas são dependentes da temperatura (ver Angilletta, 2009, para uma revisão recente). A temperatura pode causar alterações no dobramento da proteína e, assim, determinar a forma do sítio ativo de uma enzima e os sítios de interação com outras proteínas. Um exemplo dessa influência da temperatura na função proteica é dado pela variante da enzima tirosinase identificada em gatos siameses e coelhos himalaicos. A tirosinase é fundamental para a síntese de melanina, o pigmento escuro da pele dos vertebrados. De fato, mutações que bloqueiam a produção de melanina resultam em albinismo. A mutação que cria o fenótipo dos gatos siameses e dos coelhos himalaicos transforma a tirosinase em uma enzima dependente da temperatura. Nesses animais, a tirosinase dobra-se corretamente em temperaturas relativamente frias, o que não ocorre em temperaturas mais quentes, inviabilizando a atividade enzimática. As temperaturas mais frias são, normalmente, experimentadas em extremidades do corpo, como ponta das orelhas, patas, rabos e em parte do focinho, enquanto o restante do corpo geralmente possui temperaturas mais elevadas. A tirosinase e a produção da melanina funcionam apenas nas extremidades dos gatos siameses e dos coelhos himalaicos, ilustrando

como as enzimas são afetadas pela temperatura e podem imprimir variações significativas nos fenótipos (Gilbert & Epel, 2009).

Uma vez que a atividade de enzimas (e presumivelmente outras proteínas, tais como os fatores de transcrição) pode ser influenciada pela temperatura, animais expostos a condições térmicas distintas podem apresentar variação fenotípica ao longo das diferentes estações do ano. Na América do Norte, a pigmentação de muitas espécies de borboletas segue um padrão sazonal. Em grande parte do Hemisfério Norte há ocorrência de polifenismo em borboletas da família Pieridae. Existem aquelas que eclodem durante os longos dias do verão e aquelas que eclodem no fim da estação, nos dias curtos do outono. O pigmento da asa posterior nas formas de dia curto é mais escuro do que nas borboletas de dia longo. Esse aspecto representa uma vantagem funcional durante os meses mais frios do outono. As borboletas mais escuras beneficiam-se do pigmento para se aquecer entre os vôos, pois os pigmentos mais escuros absorvem a luz mais eficientemente, elevando a temperatura corpórea mais rapidamente quando comparados aos pigmentos mais claros (Gilbert & Epel, 2009).

Outro fator ambiental capaz de induzir diferentes fenótipos a partir de um mesmo genótipo é a nutrição: o alimento ingerido pode conter sinais químicos determinantes no estabelecimento de diferenças fenotípicas. Esse efeito é bastante frequente em insetos. Por exemplo, em himenópteros (abelhas, vespas e formigas), a determinação das castas de rainha e operárias é estabelecida por um conjunto de fatores que inclui genes, nutrição, temperatura e mesmo componentes químicos voláteis produzidos por membros da colmeia. Entre as abelhas, novas rainhas são produzidas dentro de duas semanas após a morte da rainha anterior ou quando a colônia é dividida e presume o surgimento de novas rainhas. A produção da rainha depende do tipo de alimentação que a larva recebe: a larva que se alimenta da geleia real (alimento rico em proteína que contém secreção das glândulas salivares das operárias) durante quase todo estágio larval será uma rainha, com ovários funcionais, enquanto a larva que se alimenta de uma dieta nutricionalmente mais pobre irá se tornar uma operária estéril. Uma larva que se alimenta continuamente de geleia real desde estágios iniciais do desenvolvimento mantém a

atividade de uma estrutura chamada *corpora allata* ao longo de seus estágios larvais. Essa estrutura secreta um hormônio juvenil que atrasa a metamorfose e permite maior crescimento da larva, que se desenvolve com o estabelecimento de ovários funcionais. A taxa da síntese de hormônio juvenil na “larva de uma rainha” é 25 vezes maior do que a taxa sintetizada em larvas que não se alimentaram de geleia real. Se uma grande quantidade de hormônio juvenil for ministrada em uma larva de operária, ela pode transformar-se em rainha. Nesse sistema, a rainha não alcança seu tamanho e fertilidade devido a uma predisposição genética, mas sim por consequência da suplementação nutricional que recebe (Gilbert & Epel, 2009).

De maneira similar, colônias de formigas são predominantemente femininas e as fêmeas podem ser muito diferentes em tamanho e função. As fêmeas reprodutoras são maiores (rainhas) e têm ovários funcionais; as operárias, não. Essas diferenças marcantes na anatomia e na fisiologia desses indivíduos também são reguladas por um hormônio juvenil. A influência do ambiente nos níveis hormonais e na expressão gênica das formigas foi analisada por Abouheif e Wray (2002), que concluíram que a nutrição induz os níveis de hormônio juvenil e regulam a formação das asas. Na rainha, tanto o disco da asa posterior quanto o da asa anterior desenvolvem-se normalmente, expressando os mesmos genes dos discos das asas da *Drosophila*. Entretanto, nos discos das asas do imago operário alguns desses genes não são expressos, e as asas conseqüentemente não se formam (Gilbert & Epel, 2009).

Como mencionado anteriormente, outro exemplo do efeito de variáveis ambientais induzindo variação fenotípica ocorre na presença de predadores (denominado “polifenismo induzido pelo predador”). Várias espécies de rotíferos também apresentam morfologia diferente quando se desenvolvem em lagoas na presença de predadores. O predador de rotíferos *Asplanchna* libera um composto solúvel que induz embriões da presa *Keratella* a estabelecerem corpos ligeiramente maiores com espinhos anteriores 130% maiores do que seriam na ausência dos predadores, minimizando sua propensão de captura. Outro organismo, o caramujo *Thais lamellosa*, desenvolve uma concha mais grossa e uma espécie de “dente” na abertura da concha quando está em água que contém espécies de caranguejos predadores

dessa espécie. Em uma população mista de caracóis, os caranguejos não atacam caramujos com conchas mais grossas até que mais da metade dos caramujos com a morfologia típica da espécie sejam devorados (Gilbert & Epel, 2009).

O polifenismo induzido por predador na pulga aquática *Daphnia* é um exemplo interessante porque beneficia não apenas o indivíduo, mas toda a ninhada. Quando a *Daphnia cucullata* encontra a larva do predador *Chaeoborus*, sua cabeça cresce duas vezes mais do que o tamanho normal, tornando-se longa e adquirindo a forma de capacete. Esse aumento no tamanho diminui as chances da *Daphnia* ser predada pela larva voadora. Esse fenótipo também é observado quando a *Daphnia* se encontra em águas nas quais o predador pode nadar. Estudos mostraram que a ninhada da presa morfologicamente modificada pelo polifenismo induzido pelo predador nasce com a mesma alteração na cabeça, um fenômeno explicado pela capacidade de regulação da expressão gênica induzida pelo caimônio liberado pelo *Chaeoborus* tanto no adulto quanto no embrião (Gilbert & Epel, 2009).

3 HERANÇA ECOLÓGICA E O PAPEL DO AMBIENTE NOS ORGANISMOS

Não obstante o papel do ambiente na indução de diversidade fenotípica, a Biologia Evolutiva contemporânea também discute como a relação organismo-ambiente interfere na concepção de herança biológica, a qual é muitas vezes restrita a uma abordagem exclusivamente genética sedimentada na ocorrência de mutações. É possível conceber a ideia de que a herança biológica estende-se para além dos mecanismos genéticos? O que significa dizer que há uma herança biológica entre os organismos?

Jablonka e Lamb (2010) sugerem que o pensamento biológico referente à herança e evolução esteja passando por uma revolução:

O que está emergindo é uma nova síntese, a qual desafia a versão centrada no gene do neodarwinismo, que dominou o pensamento biológico nos últimos cinquenta anos. As mudanças conceituais que estão ocorrendo estão baseadas no conhecimento de quase todos os ramos da Biologia [...]. Estaremos argumentando que: há mais coisas na herança do que genes; algumas variações hereditárias não são

aleatórias na origem; alguma informação adquirida é herdada; a mudança evolutiva pode resultar tanto de instrução como de seleção. (Jablonka & Lamb, 2010, Prólogo, p. 1)

De acordo com essa perspectiva, para que a noção de herança ecológica seja melhor compreendida, faz-se necessário compreender a ação sincrônica e imprevista entre organismo e ambiente, abordando como essa relação pode intervir no fenótipo dos organismos. A habilidade de construção e remodelamento do ambiente por determinado organismo é sedimentada em seu genótipo e transferida seletivamente entre gerações.

O ambiente está sempre se modificando, tanto em decorrência de processos que não dependem dos organismos, por exemplo, alterações geológicas, como por causa da ação contínua dos seres vivos sobre ele. A evolução por seleção natural é um processo que persegue, por assim dizer, um “alvo móvel”: as condições ambientais que estabelecem os desafios aos quais os organismos responderão estão continuamente mudando, em parte por causa das atividades dos próprios organismos. (Meyer & El-Hani, 2005, p. 69)

A Síntese Moderna enfatiza a ação da seleção natural sobre a variação fenotípica, mas não considera a alteração no meio que o organismo produziu. Além disso, a perspectiva DNA-centrista da Síntese aborda o organismo como resultado de um conjunto gênico a partir do qual emergirão as possibilidades fenotípicas de variabilidade genética derivadas de mutações, as quais serão triadas sob a seleção natural, consonante às pressões seletivas. Existem diversos argumentos criticando a carência de referências ao papel desempenhado pelo ambiente na origem de variação fenotípica (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008; Pigliucci, 2007). Essa participação do ambiente, a partir da qual devemos identificar uma relação de influência recíproca com os organismos, para alguns autores, pode ser explicada por meio da teoria de construção do nicho. Segundo essa teoria, os organismos modificam o ambiente por meio das atividades metabólicas e comportamentos próprios (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008). Os organismos constroem buracos, ninhos, teias e tocas; modificam os níveis de gases na atmosfera; decompõem outros organismos; fixam nutrientes, e participam

ativamente das determinações seletivas entre organismo e ambiente (Brandon, 1992; Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008).

A perspectiva que reconhece uma participação ativa do ambiente na evolução biológica acrescenta às proposições evolutivas a noção do mecanismo de herança ecológica. Com base nessa herança, os organismos descendentes herdariam as ações de seus antepassados, responsáveis pela modificação do ambiente que ocupam. Essa herança ecológica não é um sistema de cópia de modelo, logo não depende de replicadores, mas do tipo de ação dos organismos sobre o meio, os quais serão responsáveis pelas características do ambiente “transmitido” aos seus descendentes (Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003; Jablonka & Lamb, 2010).

A incorporação da concepção de herança ecológica pela Biologia Evolutiva tem consequências para a Biologia do Desenvolvimento, uma vez que em cada geração a prole herdará um ambiente local seletivo que, de certa forma, já foi modificado, ou escolhido, dada a ação da construção do nicho por seus parentais. Assim, de forma análoga aos mecanismos evolutivos centrados na herança genética – que subsidiam a estrutura da Síntese Moderna – por meio dos quais o desenvolvimento dos organismos se inicia com a herança de um kit de partida de genes, a teoria de construção de nicho se inicia com a herança de um nicho de partida. Consequentemente, as ações e escolhas dos progenitores determinam as características do local em que os descendentes se originam e se desenvolvem. Insetos fitófagos, por exemplo, geralmente escolhem plantas hospedeiras específicas para depositar seus ovos, que, subsequentemente, poderão ser fonte de alimento para sua prole. Nos organismos que se desenvolvem em ovos, como aves, lagartos, peixes, insetos, aranhas e tantos outros, o ovo em si é um dos principais componentes do nicho de partida, com a gema fornecida como nutrição embrionária e larval. Muitos organismos fornecem também produtos químicos de proteção no seu nicho de partida (Laland, Odling-Smee & Gilbert, 2008). Na teoria de construção do nicho, portanto, subjaz uma ideia de herança ecológica que amplia a concepção de herança biológica, uma vez que um organismo pode herdar além dos genes uma ampla variedade de recursos no seu ambiente que interagem no estabelecimento de seu ciclo de vida (Oyama, Griffiths & Gray, 2001).

A concepção de construção de nicho expande a Teoria Evolutiva por evidenciar que os recursos herdados passam a não ser restritos apenas à dimensão genética mediada por expressão gênica. A teoria de construção de nicho contempla a problemática envolvida na herança biológica, uma vez que incorpora uma herança ecológica que também intervém no estabelecimento de características fenotípicas do organismo. O nicho de partida derivado do micro-habitat construído pelo organismo pode gerar condições efetivamente determinantes para a vida de seus descendentes, inclusive referentes à própria sobrevivência. Muitos animais que se reproduzem por ovos não apresentam cuidado parental; no entanto, o embrião em formação alimenta-se da própria reserva vitelínica existente no micro-habitat de desenvolvimento. A quais pressões seletivas os organismos que possuem heranças ecológicas distintas podem estar sujeitos? (Oliveira, 2015). Assim:

O fenótipo corresponde às características aparentes de um organismo em um determinado momento do desenvolvimento, fruto das interações entre herança genotípica, aspectos aleatórios do desenvolvimento, herança ambiental, aspectos aleatórios do ambiente e ação do organismo sobre seu meio. (Justina, Meghioratti & Caldeira, 2012, p. 70)

A herança biológica, comumente referida como herança genética, pode ser então compreendida sob uma perspectiva muito mais ampla: o organismo ao longo do desenvolvimento biológico é resultado das interações de seu genoma, do estágio anterior de desenvolvimento, do fenótipo potencial e do ambiente em que o desenvolvimento se estabelece. Nesse sentido, além das especificações informadas pelas moléculas de DNA, os padrões de herança também são afetados pelo ambiente físico, incluindo tanto herança ambiental quanto fatores ambientais aleatórios. Como já destacaram Justina, Meghioratti & Caldeira (2012), é preciso considerar os seres vivos como produtos de interações entre genótipo e fenótipo, sendo o genótipo compreendido pelo conjunto de genes e o fenótipo a expressão de características no organismo decorrente da relação entre seus genes e o ambiente.

Um melhor entendimento sobre a concepção de nicho ecológico seria beneficiado pela avaliação da história evolutiva de cada uma das

espécies que formam a comunidade, analisando a maneira pela qual elas interagem com os componentes bióticos e abióticos do meio e as possíveis maneiras pelas quais cada linhagem foi interagindo ao longo de sua história evolutiva. Ao acompanhar este processo poder-se-ia verificar, por exemplo, como as espécies mantêm atualmente determinadas relações, e quais são as presumíveis influências pretéritas, bem como tentar-se-ia inferir o porquê de cada espécie utilizar os recursos do ambiente de uma determinada forma e não de outra. Além disso, seria admissível avaliar de que maneira o ambiente modula o modo de vida dos organismos e, em contrapartida, como os indivíduos poderiam modificar, manipular ou influenciar o ambiente ao seu redor, incluindo o ambiente herdado por seus descendentes (Corrêa *et al.*, 2011).

4 CONSIDERAÇÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS

As compilações epistêmicas aqui apresentadas contemplam a preterida e necessária articulação dos aspectos ecológicos aos processos de evolução biológica. Ao pensarmos que o ambiente age de forma preponderante sobre o organismo, que, nesse contexto, é entendido como uma entidade passiva, receptora das mais distintas pressões seletivas, determinadas e/ou alteradas por condições físicas ou catastróficas, ressalta-se um sincronismo entre a pressão seletiva e o *fitness* dos organismos. A atividade dos organismos, muitas vezes, só é considerada em função dessa resposta: os organismos possuem capacidade de resposta às variações ambientais que terminam por determinar sua sobrevivência em ambientes específicos (Oliveira, 2015). As respostas sincrônicas do organismo às pressões seletivas impostas pelo meio podem refletir processos de adaptação a condições ecológicas específicas, particularmente quando o potencial de resposta (plasticidade fenotípica) contribui para o *fitness*.

Mediante uma exploração da teoria de construção de nicho e da própria concepção de nicho ecológico, pode-se depreender que o organismo atua constantemente sobre o meio que ocupa, alterando suas condições. Engendra condições que afetarão a constituição das pressões seletivas. À medida que a frequência de determinada característica aumenta na população porque representa vantagens em determinado contexto ecológico, essa característica poderá alterar

significativamente o meio e, então, contribuir para o estabelecimento de novas pressões seletivas, diferentes das anteriores. Nesse contexto, é paradoxal separar as explicações referentes aos fenômenos biológicos para entendermos o processo como um todo, no caso a evolução biológica.

Ambientes estão em constante mudança, seja por meio de fatores que não dependem dos organismos, como alterações geológicas, climáticas e até mesmo catastróficas, como o impacto de corpos celestes, seja devido às alterações desencadeadas pelos próprios organismos no ambiente que ocupam. A seleção natural nesse contexto representa um processo que atua em condição de mudança constante, pois as condições ambientais não são estáticas e modificam-se em conjunto com a própria trajetória evolutiva das linhagens (Santos & El-Hani, 2013).

A condição de ação e modificação recíproca, porém, assíncronica, entre ambiente e organismo, reiterada pela teoria de construção de nicho, concebe o processo evolutivo como um caminho imprevisível, sujeito a modulações e formulações constantes. A imprevisibilidade do resultado dessa ação entre organismo e ambiente permite entender como, raramente, pode-se prospectar ou regressar caminhos evolutivos certos e previsíveis, cuja reconstrução dependa apenas de um fator: ou do organismo, ou de um traço fenotípico, ou de uma pressão seletiva, por exemplo.

A discussão apresentada principalmente no que tange à dimensão epistemológica do conhecimento biológico e sua articulação com a pesquisa empírica polemiza o entendimento DNA-centrista e a forma por meio da qual esta perspectiva orientou as construções científicas durante muitos anos. Esta perspectiva notabilizou-se em uma tendência – tanto epistêmica quanto empírica – à *molecularização* dos processos biológicos desde a metade do século XIX. Os resquícios desse entendimento foram e são, até os dias atuais, determinantes na estruturação das pesquisas e de conteúdos biológicos para fins de ensino. Verifica-se que as diferentes áreas do conhecimento são caracterizadas e tratadas a partir de uma perspectiva compartimentalizada e desarticulada. Não explicitamente, os estudos biológicos comumente delegam a compreensão de processos a um nível de atuação e/ou operação biológica em que é preciso identificar

se estamos a trabalhar em nível genético, ou em nível ecológico, ou em nível de organismo (Oliveira, 2015), apesar da reconhecida integração inerente aos sistemas complexos.

A Teoria Evolutiva não fugiu dessa tendência. Mesmo sendo reconhecida como integradora e transversal aos diferentes campos que investigam os sistemas biológicos, também é abordada, na maioria dos casos, como resultado quase exclusivo da ação gênica (Reis, 2015), consonante com a visão de um processo sedimentado majoritariamente em mutações ou nas mudanças em frequências de alelos. À revelia do potencial integrador da Evolução, a Ecologia é uma das áreas cuja participação é abordada, muitas vezes, de forma reducionista. Essa abordagem torna-se cerne de alguns debates contemporâneos que argumentam sobre incorporações e adequações empíricas que favoreçam uma compreensão causal-explicativa mais plural. Tendo como objetos de estudo que perfazem vários níveis de organização biológica (organismo, população, comunidade e ecossistema), surge um problema filosófico que é comum quando se investigam as relações entre diferentes disciplinas científicas – como ocorre na Ecologia:

Trata-se do problema epistemológico da relação entre níveis de explicação dos fenômenos, bem como do problema ontológico dos níveis da realidade, comumente tratado como o problema da relação parte-todo. (Reis, 2015, p. 176)

Assim, novas perspectivas apontam algumas possibilidades ao enfrentamento desse problema. Fornecemos como exemplo dessa afirmação um estudo acerca da origem do Rio Amazonas e a origem da diversidade de espécies amazônicas. O rio, entendido como uma barreira entre populações que pode influenciar a diferenciação biológica e eventual especiação, separa, na Amazônia, espécies fenotipicamente distintas de macacos, aves e algumas borboletas. Aves do gênero *Psophia*, por exemplo, distribuem-se em espécies claramente delimitadas pelos principais rios da Amazônia (Baker *et al.*, 2014, p. 43). A pesquisa, exequível devido à possibilidade de um diálogo entre áreas de estudo complementares, permite uma troca de evidências que são interpretadas por geólogos e biólogos que empregam dados biológicos para a determinação de uma data aproximada para a origem do rio (segundo a datação da especiação

dos organismos pesquisados) e dados geológicos para o entendimento de fenômenos evolutivos, como a vicariância causada pela formação de um rio. Outra abordagem, denominada genômica ecológica, combina a análise genômica de organismos em experimentos de laboratório com estudos de campo, buscando compreender os mecanismos genéticos subjacentes às respostas dos organismos ao seu ambiente natural (Ungerer, Johnson & Herman, 2008, p. 178). Os autores argumentam que, ao trazer os organismos para o laboratório para estudar elementos biológicos isoladamente, ignorando-se o contexto ecológico nos quais tais elementos surgiram e persistem, corre-se o risco de inferir compreensões equivocadas por meio de respostas particulares, parciais ou fragmentadas sobre os processos biológicos (Ceschim, Caldeira & Oliveira, 2016).

A discussão apresentada no presente texto buscou ilustrar como o papel do ambiente tem sido discutido de forma mais explícita e integrada às explicações evolutivas. Questões referentes à ação do ambiente na geração de diversidade fenotípica, mecanismos de herança biológica e teoria de construção de nicho são subjacentes à consolidação da Eco-Evo-Devo. Essa área de pesquisa concebe o processo evolutivo como decorrente de um pluralismo de processos que atuam em diferentes níveis e operam de forma complementar. Gene, organismo e ambiente são conceitos bastante usados nas Ciências Biológicas e, quando entendidos a partir de suas múltiplas relações, apreendem mecanismos diversos que intervêm na evolução biológica e, como consequência, na diversidade das formas orgânicas. A integração da Ecologia à Evolução e aos estudos e pesquisas na Biologia Evolutiva contribui, principalmente, para ampliar a ideia de que a evolução não decorre, unicamente, de processos graduais sedimentados exclusivamente em mutações ou alterações nas frequências de alelos, e que a origem de novas formas orgânicas pode ser induzida inicialmente por sinais ambientais atuando durante o desenvolvimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABOUHEIF, Ehab; WRAY, Gregory A. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science*, **297**: 249-252, 2002.

- ANGILLETTA, Michael J. Thermal Adaptation: a theoretical and empirical synthesis. New York: Oxford University Press, 2009.
- BAKER, Paul A.; FRITZ, Sherilyn C.; DICK, Christopher W.; ANDREW J. Eckert; HORTON, Brian K.; MANZONI, Stefano; RIBAS, Camila C.; GARZIONE, Carmala N.; BATTISTI, David S. The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Reviews*, **135**: 38-47, 2014.
- BRANDON, Robert N. Environment. P. 8186, in: KELLER, Evelyn Fox; LLOYD, Elisabeth A. *Keywords in evolutionary biology*. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- CESCHIM, Beatriz; OLIVEIRA, Thais Benetti; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. 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.
- CORRÊA, Andre Luis; NUNES, Patrícia da Silva; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade; CAVASSAN, Osmar. Proposta de aproximação entre a evo-devo e a teoria de construção do nicho: Perspectiva histórico-epistemológica para o Ensino de Biologia. *✓ Encontro Regional Sul de Ensino de Biologia*, Londrina, 2011.
- FUTUYMA, Douglas J. *Biologia Evolutiva*. 3ª ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 2009.
- GILBERT, Scott F.; EPEL, David. *Ecological Developmental Biology*, Massachusetts: Sinauer Associates, 2009.
- HERMAN; Jacob J.; SPENCER, Hamish G.; DONOHUE; Kathleen; SULTAN, Sonia E. How stable “should” epigenetic modification be? Insights from adaptive plasticity and bet hedging. *Evolution*, **68**: 632-643, 2014.
- HOFFMEYER, Jesper. *Signs of meaning in the Universe*. Bloomington: Indiana University Press, 1996.
- JABLONKA, Eva; LAMB, Marion J. *Evolução em quatro dimensões: DNA, comportamento e a história de vida*. São Paulo: Companhia das Letras, 2010.
- JUSTINA, Lourdes Aparecida D.; MEGLHIORATTI, Fernanda A.; CALDEIRA, Ana Maria de Andrade. A (re)construção de conceitos biológicos na Formação Inicial de professores e proposição de um modelo explicativo para a relação genótipo e fenótipo. *Revista Ensaio*, **14** (3): 5-84, 2012.

- LALAND, Kevin N.; ODLING- SMEE, John; GILBERT, Scott F. Evo-Devo and Niche Construction: Building Bridges. *Journal Experimental Zoology*, **310B**: 549-566, 2008.
- LOFEU, Leandro; KOHLSDORF, Tiana. Mais que seleção: o papel do ambiente na origem e evolução da diversidade fenotípica. *Genética na Escola*, **10** (1): 11-19, 2015
- MERILA, Juha. Evolutionary biology: Perplexing effects of phenotypic plasticity. *Nature*, **525**: 326-327, 2015.
- MEYER, Diogo; EL-HANI, Charbel N. *Evolução: o sentido da biologia*. São Paulo: Editora UNESP, 2005.
- MÜLLER, Gerd B. Evo–devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 943-949, 2007.
- NIJHOUT, H. Frederik. *The Developmental and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington: Smithsonian Institution Press, 1991.
- ODLING-SMEE, F. John; LALAND, Kevin N.; FELDMAN, Marcus W. *Niche construction: The neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- OLIVEIRA, Thaís Benetti. *Uma pesquisa didático-epistemológica na formação inicial em ciências biológicas: “como a evolução forjou a grande quantidade de criaturas que habitam o nosso planeta”?* Bauru, 2015. Tese (Doutorado em Educação para a Ciência) – Programa de Pós-Graduação em Educação para a Ciência, Universidade Estadual de São Paulo.
- OYAMA, Susan; GRIFFITHS, Paul E.; GRAY, Russel D. *Cycles of Contingency: Developmental systems and evolution*. Cambridge: MIT Press, 2001.
- PIGLIUCCI, Massimo. Do we need an extended evolutionary synthesis? *The Society for the Study of Evolution*, **61** (12): 2743-2749, 2007.
- REIS, Claudio Ricardo Martins. Análise empírica e filosófica em livros-texto de ecologia: níveis de organização e teoria evolutiva. *Filosofia e História da Biologia*, **10** (2): 175-199, 2015.
- SANTOS, Wellington B.; EL-HANI, Charbel N. A abordagem do pluralismo de processos e da evo-devo em livros didáticos de biologia evolutiva e zoologia de vertebrados. *Revista Ensaio*, **15** (3): 199-216, 2013.

- SCHLICHTUNG, Carl D.; WUND, Matthew A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. *Evolution*, **68** (3): 656-672, 2014.
- SULTAN, Sonia E. Development in context: The timely emergence of eco-devo. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 575-582, 2007.
- UNGERER, Mark C.; JOHNSON, Loretta C.; HERMAN, Michael A. Ecological genomics: understanding gene and genome function in the natural environment. *Heredity*, **100** (2): 178-183, 2008.
- WEST-EBERHARD, Mary Jane. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

Data de submissão: 11/11/2015

Aprovado para publicação: 13/06/2016