

# A NATUREZA DAS MUDANÇAS NA BIOLOGIA EVOLUTIVA CONTEMPORÂNEA: SÍNTESE EVOLUTIVA ESTENDIDA?

*Cláudio Reis*

Universidade Federal da Bahia

*Leonardo Araújo*

Universidade Federal do Rio Grande do Sul

**Resumo:** A chamada Síntese Evolutiva (SE), formulada entre os anos 1920 e 1940, constitui o quadro interpretativo dominante na biologia evolutiva atual. A proposta mais bem articulada, teórica e institucionalmente, de uma mudança nesse quadro, denomina-se Síntese Evolutiva Estendida (SEE). Nosso principal objetivo será apresentar e desenvolver as seguintes objeções à SEE: (I) apesar de se declarar como uma “extensão” da SE, a SEE reinterpreta processos evolutivos, reformula sua rede conceitual e modifica pressupostos centrais da SE. Portanto, a diferença entre SEE e SE não deveria ser descrita como uma relação conjunto-subconjunto (isto é, como uma “extensão”); (II) apesar de se declarar como uma “síntese”, a SEE leva, pelo menos em curto prazo, a um pluralismo de abordagens na biologia evolutiva. Portanto, a SEE não deveria ser descrita como uma síntese, mas como um quadro interpretativo amplo e plural que abarca diferentes abordagens. Essas objeções não são direcionadas às mudanças propostas, mas à interpretação dessas mudanças como uma “síntese estendida” do quadro evolutivo anterior. Com base nessas objeções, formularemos três hipóteses para explicar o uso do termo “síntese estendida” entre os seus proponentes.

**Palavras-chave:** Filosofia e história da biologia, teoria da evolução, síntese evolutiva, síntese evolutiva estendida, mudança científica.

**Abstract:** The so-called Evolutionary Synthesis (ES), formulated between 1920 and 1940, constitutes the interpretive framework in evolutionary biology. A renewed theoretical synthesis that proposes a change in this framework is called Extended Evolutionary Synthesis (EES). Our main objective will be to present and develop the following objections to EES: (i) although it has been declared as an “extension” of the ES, the EES reinterprets evolutionary processes, reformulate its conceptual network and modify central assumptions. Therefore, the distinction between ES and EES should not be described as a set-subset relationship (that is, as an “extension”); (ii) although it has been declared as a “synthesis”, the EES leads, at least in the short term, to a pluralism of approaches in evolutionary biology. Therefore, EES should not have been described as a synthesis, but as an interpretive and plural framework encompassing different approaches. These objections are not directed to the proposed changes, but to the interpretation of the EES as an “extended synthesis”. Based on these objections, we will formulate three hypotheses to explain the use of the term “extended synthesis” among its proponents.

**Keywords:** Philosophy and history of biology, theory of evolution, evolutionary synthesis, extended evolutionary synthesis, scientific change.

## Introdução

É frequente o uso da expressão “teoria evolutiva” ou “teoria da evolução” para fazer referência ao quadro interpretativo atual que molda as explicações sobre origem, diversidade e adaptação das espécies. No entanto, em vez de uma teoria, esse quadro interpretativo é mais bem entendido como uma estratégia de pesquisa (LACEY, 1999), uma tradição de pesquisa (LAUDAN, 1977) ou um paradigma (KUHN, 1970).

Julian Huxley (1942) cunhou os termos Síntese Evolutiva e Síntese Moderna para se referir à interpretação emergente sobre os fenômenos evolutivos entre os anos 1920 e 1940. Basicamente, essa interpretação – com algumas modificações, como a inclusão da Teoria Neutra e da Teoria da Seleção de Parentesco, na década de 1960 – constitui o fundamento para o que tem sido chamado de “teoria da evolução”, guiando boa parte das pesquisas em biologia evolutiva até hoje.

Embora hegemônica e bastante fecunda, essa interpretação não esteve livre de críticas por parte dos próprios biólogos evolutivos (cf. ELDREDGE & GOULD, 1972; GOULD & LEWONTIN, 1979; GOULD, 1980, 1982; HO & SAUNDERS, 1984; ELDREDGE, 1985; REID, 1985). Atualmente, além dessas críticas, tem emergido novas propostas de alteração no quadro contemporâneo da biologia evolutiva (cf. JABLONKA & LAMB, 2005; PIGLIUCCI & MÜLLER, 2010; LALAND ET AL., 2014, 2015; MÜLLER, 2017). A proposta mais difundida na comunidade científica e mais bem articulada institucional e teoricamente se autodenomina “Síntese Evolutiva Estendida” (*Extended Evolutionary Synthesis*).

Neste trabalho, nosso principal objetivo será apresentar e desenvolver duas objeções à interpretação dessa nova proposta como uma “Síntese Evolutiva Estendida”. Com base nessas objeções, apresentaremos três hipóteses para explicar o uso desse termo entre os seus proponentes.

### 1. Síntese Evolutiva: um breve relato histórico

A historiografia tradicional da biologia evolutiva apresenta dois episódios históricos fundamentais: o darwinismo, que seguiu o trabalho de Darwin após a publicação de *A Origem das Espécies* em 1859, e a Síntese Evolutiva (SE), formulada entre os anos 1920 e 1940 (LARGENT, 2009).

Uma interpretação recorrente sobre a Síntese Evolutiva assume que este quadro foi resultante da integração entre darwinismo (sobretudo a teoria da seleção natural), biometria e herança mendeliana (MAYR & PROVINE, 1980; SMOCOVITIS, 1996). Ernst Mayr e William Provine (1980) dividem ainda a Síntese Evolutiva em “duas sínteses”. A primeira síntese remete aos

primórdios da Genética de Populações, caracterizada por uma mobilização acadêmica em torno da ressignificação do darwinismo em bases genético-mendelianas. A segunda síntese é caracterizada pela incorporação dos preceitos desenvolvidos pela Genética de Populações por parte de outras subdisciplinas biológicas. Essa segunda síntese teria ocorrido entre 1937 e 1947, principalmente em decorrência dos esforços de Theodosius Dobzhansky (1900-1975).

A união dos processos evolutivos com a herança mendeliana foi o mote fundamental da síntese em seus anos iniciais, no início do século XX. Uma vez que a transmissão de fatores hereditários é governada por regras estatísticas aplicáveis às populações, a explicação genética também tinha de ser estatística. Por isso, técnicas estatísticas desenvolvidas pelos biometristas foram parcialmente modificadas durante as décadas de 1920 e 1930, permitindo uma aproximação entre as abordagens mendelistas, darwinistas e biometristas. Essa aproximação foi conduzida, em grande medida, por geneticistas de populações como Ronald A. Fisher (1890-1962), J. B. S. Haldane (1892-1964) e Sewall Wright (1899-1988).

A continuação da Síntese Evolutiva nos anos 1930 e 1940 foi fortemente incentivada por Dobzhansky, sobretudo com a publicação de uma série de estudos evolutivos em áreas da Paleontologia, Sistemática e Botânica: uma coleção conhecida como *Columbia Classics in Evolution*. Esta coleção continha obras que passaram a ser centrais no pensamento evolutivo, como *Systematics and the Origin of Species* (MAYR, 1942), *Tempo and Mode in Evolution* (SIMPSON, 1944) e *Variation and Evolution in Plants* (STEBBINS, 1950). Os autores que fizeram parte dessa coleção estavam em diálogo com Dobzhansky, na intenção de criar um quadro teórico unificador para a evolução. O objetivo era “construir um terreno” no qual as áreas até então bastante heterogêneas e fragmentadas da Biologia pudessem ser vinculadas a partir da Genética de Populações (SMOCOVITIS, 1996).

Dessa forma, ainda que os autodenominados “arquitetos da síntese” discordassem sobre certas explicações evolutivas (como em relação às interações gênicas, à eficiência da seleção natural em grandes e pequenas populações e ao papel do acaso na evolução), eles concordavam que a biologia evolutiva deveria estar assentada sob a estrutura matemática da Genética de Populações, cujo quadro geral foi capaz de unificar diversos fenômenos em uma síntese teórica relativamente simples. A Síntese Evolutiva foi, em grande parte, consequência do desenvolvimento da Genética de Populações, e muitas subdisciplinas biológicas começaram a explicar os fenômenos evolutivos a partir de processos microevolutivos que, em última instância, estão baseados nesta subdisciplina (SARKAR, 2004).

Desde o início da Síntese Evolutiva, alguns críticos argumentavam que não estava muito claro se este quadro explicaria a evolução como um todo. Uma crítica recorrente foi a pouca participação, na construção da Síntese Evolutiva, de importantes subdisciplinas da Biologia, como Morfologia, Paleontologia e Embriologia (SMOCOVITIS, 1996). Autores desses campos procuraram explicações macroevolutivas, muitas vezes conflitantes com as microevolutivas propostas pelos arquitetos da síntese (AMUNDSON, 2005).

Após o advento da SE, o campo da biologia evolutiva continuou a incorporar novidades teóricas e empíricas. Como resultado, a teoria evolutiva de hoje é muito mais sofisticada do que a síntese original e abrange uma ampla gama de fenômenos (LALAND ET AL., 2015). Entre os anos 1960 e 1980, diferentes críticas desafiaram elementos centrais da Síntese Evolutiva, como o gradualismo estrito, a extrapolação da micro à macroevolução, o “genocentrismo”, entre outros aspectos<sup>1</sup>. Ao abalar os limites da integração de uma teoria geral da evolução, a Síntese Evolutiva sofreu um processo paulatino de desintegração (STOLTZFUS, 2017). Nos anos 1980, alguns autores buscaram propor “novas” formas de síntese que pudessem dar conta de alegadas ausências na Síntese Evolutiva e de uma maior integração no campo da biologia evolutiva. Alguns exemplos são os trabalhos de Gould (1980), Robert Reid (1985) e Niles Eldredge (1985). Tais propostas arrefeceram nos anos 1990, mas a partir da primeira década dos anos 2000 elas retomaram força com a recente proposta da chamada Síntese Evolutiva Estendida.

## 2. Síntese Evolutiva Estendida: um breve relato histórico

Apesar de críticas contundentes e propostas de modificação à Síntese Evolutiva não serem uma novidade (cf. ELDREDGE & GOULD, 1972; GOULD & LEWONTIN, 1979; GOULD, 1980 e 1982; HO & SAUNDERS, 1984; ELDREDGE, 1985; REID, 1985), uma nova proposta de mudanças, que inclui novos argumentos e evidências, começa a se articular institucionalmente apenas na primeira década do século XX. Os artigos de Massimo Pigliucci (2007) e Gerd Müller (2007) são disparadores para a construção dessa nova proposta. Em julho de 2008, Pigliucci e Müller organizam um encontro no Instituto Konrad Lorenz, em Viena, que resulta na obra seminal *Evolution: The Extended Synthesis* (PIGLIUCCI & MÜLLER, 2010). A partir daí, toma corpo uma profusão de publicações referentes à necessidade de uma “síntese estendida”. Em 2014, a revista *Nature* publica um artigo em que dois grupos de pesquisadores, apresentando posições opostas, respondem se ‘A teoria evolutiva precisa ser repensada?’ (LALAND ET AL., 2014). No

---

<sup>1</sup> Estes aspectos serão abordados ao longo do artigo.

ano seguinte, o mesmo grupo de pesquisadores que se posicionou pela necessidade de repensarmos a teoria evolutiva publica sua defesa de uma “síntese evolutiva estendida”, articulando-a em comparação com o quadro da Síntese Evolutiva (LALAND ET AL., 2015).

Um novo encontro é realizado em novembro de 2016, em Londres, com organização conjunta entre a Academia Britânica e a Sociedade Real. Esse encontro foi intitulado *New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives*. A revista *Interface focus* publicou uma edição especial com artigos baseados em apresentações feitas para esse encontro (BATESON ET AL., 2017). O primeiro artigo dessa edição tem por título *Why an extended evolutionary synthesis is necessary* (MÜLLER, 2017), e os demais artigos se relacionam, direta ou indiretamente, à “Síntese Estendida”. Em maio de 2017, o Instituto Konrad Lorenz recebeu mais um evento relacionado a esse tema. Dessa vez, o evento é organizado por Kevin Laland e Tobias Uller, sob o título *Cause and Process in Evolution*, tornando manifesto que, cada vez mais, a “Síntese Estendida” vem recebendo o aporte de investigações filosóficas (BAEDKE, 2017; ULLER & LALAND, *in press*). Esses eventos e publicações mostram que a proposta de uma Síntese Evolutiva Estendida, apesar de recente, possui considerável articulação teórica e institucional. De fato, trata-se de um consórcio internacional de 51 cientistas pertencentes a oito importantes centros de pesquisa. Atualmente, compreende 22 projetos de pesquisa divididos em quatro temas interconectados<sup>2</sup>. Na próxima seção, reconstruiremos as justificativas para essa proposta, tal como apresentadas por seus autores.

### 3. Síntese Evolutiva Estendida: as justificativas

Os proponentes da Síntese Evolutiva Estendida (SEE) se apresentam como defensores de uma expansão da Síntese Evolutiva (SE). Suas justificativas se baseiam em resultados empíricos e teóricos de novas abordagens, já presentes em estudos evolutivos atuais. Eles mencionam investigações em biologia evolutiva do desenvolvimento (a chamada Evo-

---

<sup>2</sup> Para acompanhar as novidades em relação a essa proposta, consulte sua página na internet (<http://extendedevolutionarysynthesis.com/>). Além disso, para evitar uma posição exclusivamente internalista de nossa parte, sob a qual está assentada a maior parte deste artigo, convém destacar que o projeto da Síntese Evolutiva Estendida tem dois terços de seu financiamento (8 milhões de dólares) advindo da *Fundação John Templeton* (informação obtida na página mencionada acima), uma organização bastante controversa, promotora do “livre mercado” e de inspiração religiosa. Ela tem como um de seus objetivos financiar investigações sobre o que chama “as grandes questões”, das quais destaca “Por que estamos aqui? Como podemos nos desenvolver e prosperar? Quais são as estruturas fundamentais da realidade? O que podemos saber sobre a natureza e os propósitos do divino?” (informação obtida no site da fundação: <http://templeton.org/>).

Devo), em especial o processo de “viés do desenvolvimento”, e investigações em outras áreas, que enfocam processos tais como “construção de nicho”, “plasticidade fenotípica” e “herança extragenética”. A necessidade de estender a Síntese Evolutiva é justificada pela suposta incapacidade desta em considerar tais processos enquanto *evolutivos*.

Nesta seção, analisaremos a argumentação dos proponentes da Síntese Estendida, principalmente a partir de dois artigos de destaque: *Does evolutionary theory need a rethink?* (LALAND ET AL., 2014) e *The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions* (LALAND ET AL., 2015). Esses autores defendem que a Síntese Evolutiva negligencia processos-chave responsáveis pelos padrões de evolução, o que seria consequência de uma noção de causalidade muito simplificada. Tal noção teria impedido o progresso da teoria evolutiva, forjado divisões entre biologia evolutiva e disciplinas adjacentes e obstruído vários debates contemporâneos (LALAND ET AL., 2013).

Essa noção de causalidade remonta à distinção de Mayr (1961) entre “causas próximas” e “causas últimas”, constituindo uma heurística para as explicações na Biologia. Enquanto as causas últimas são reconhecidas como causas efetivamente evolutivas, as causas próximas são entendidas como seu produto. As causas próximas fornecem explicações sobre processos ontogenéticos, fisiológicos e ecológicos atuais, mas não possuem um papel nas explicações evolutivas. Esse papel está restrito às causas últimas, únicas capazes de originar processos efetivamente evolutivos. As causas próximas são invocadas para responder perguntas do tipo “Como?”, no sentido de como algo opera ou como funciona; diferentemente, apenas as causas últimas explicam “Por quê?” (MAYR, 1961)<sup>3</sup>. Essa distinção fornece a base para Mayr dividir a Biologia em duas grandes áreas, cada qual com sua própria causalidade: biologia funcional e biologia evolutiva. Proponentes da Síntese Estendida são profundamente críticos dessa distinção (LALAND ET AL., 2013; SVENSSON, 2018). Sua novidade está em considerar que causas próximas – como viés do desenvolvimento, plasticidade fenotípica, construção

---

<sup>3</sup> Apesar de distinguir entre perguntas do tipo “Como?” e “Por quê?”, Mayr não busca um sentido metafísico à pergunta do tipo “Por quê?”. Ele destaca: “Quando nós dizemos ‘porquê’, precisamos estar cientes da ambiguidade desse termo. Ele pode significar ‘como vem a ser?’ (*‘how come?’*), mas também o finalístico ‘para quê?’ (*‘what for?’*). É óbvio que os evolucionistas tem em mente o histórico ‘como vem a ser?’ quando eles perguntam ‘por quê.’” (MAYR, 1961, p. 1502). Mayr pretende que essas perguntas sejam passíveis de respostas científicas. O que ele busca é a distinção da biologia em duas grandes áreas: biologia funcional e biologia evolutiva. As “causas últimas” de Mayr, que respondem a um “por quê?”, pertencem à biologia evolutiva, não à biologia funcional nem à metafísica.

de nicho e herança extragenética – possuem um relevante papel evolutivo, atuando, portanto, também como causas últimas<sup>4</sup>.

Esses autores ainda destacam que muitos biólogos evolutivos estudam os processos que eles afirmam ser negligenciados, “mas eles os *compreendem* de maneira muito diferente” (LALAND ET AL., 2014, p. 162, grifo nosso)<sup>5</sup>. Para defender sua própria compreensão desses processos, os proponentes da SEE embasam seus argumentos em exemplos empíricos. Veremos como esses autores caracterizam e utilizam, para sua própria argumentação, cada um dos quatro processos mencionados, as supostas “peças faltantes” no quadro da Síntese Evolutiva:

As peças faltantes incluem como o desenvolvimento físico influencia a geração de variação (viés do desenvolvimento); como o ambiente molda diretamente os traços dos organismos (plasticidade); como os organismos modificam os ambientes (construção de nicho); e como os organismos transmitem mais do que genes através das gerações (herança extragenética). Para a SET [teoria evolutiva padrão], esses fenômenos são apenas resultados da evolução. Para a SEE, eles também são causas. (LALAND ET AL., 2014, p. 162)<sup>6</sup>.

---

<sup>4</sup> Esses quatro processos biológicos são mencionados por Laland e colaboradores (2014). Laland e colaboradores (2015) mencionam tais conceitos com algumas variações: biologia evolutiva do desenvolvimento (em vez de viés do desenvolvimento), plasticidade do desenvolvimento (em vez de plasticidade fenotípica), herança inclusiva (em vez de herança extragenética) e teoria da construção de nicho (em vez de simplesmente construção de nicho). Em todo caso, essas diferenças não são substanciais. Optamos por utilizar a linguagem de Laland e colaboradores (2014) porque os quatro conceitos mencionados possuem uma unidade: todos eles referem-se a processos biológicos, e não a áreas da biologia, processos e teorias biológicas conjuntamente, como fazem Laland e colaboradores (2015).

<sup>5</sup> Todas as citações apresentadas neste artigo estão em português, foram por nós traduzidas e são de nossa responsabilidade.

<sup>6</sup> “SET” significa teoria evolutiva padrão, do inglês *standard evolutionary theory*. O que esses autores pretendem mostrar é que suas críticas não são endereçadas apenas à SE, desenvolvida entre os anos 1920 e 1940, mas também à teoria padrão *atual*. Eles concedem que a teoria evolutiva padrão seja distinta da SE (dos anos 1940), destacando a inclusão da Teoria Neutra e da Teoria da Aptidão Inclusiva (ou Teoria da Seleção de Parentesco). No entanto, eles afirmam que “a teoria evolutiva padrão (SET) mantém em grande parte os mesmos pressupostos da síntese moderna original, que continua a moldar a forma como as pessoas pensam sobre a evolução.” (LALAND ET AL., 2014, p. 162). Laland e colaboradores (2015) mantêm a mesma compreensão, desenvolvendo-a um pouco mais. Eles dirão que “a teoria evolutiva de hoje é muito mais sofisticada do que a síntese original e abrange uma gama mais ampla de fenômenos. No entanto, embora esse progresso seja inegável, isso não implica que sua estrutura conceitual subjacente permita aos biólogos evolutivos aproveitar ao máximo o progresso na biologia e em outros campos. Por exemplo, algumas características mais implícitas do pensamento evolutivo contemporâneo, como a atribuição de privilégios causais e informacionais aos genes no desenvolvimento, ou o tratamento do desenvolvimento e da hereditariedade como fenômenos separados, continuam prevalecendo apesar de novos dados parecerem desafiar essas suposições.” (LALAND ET AL., 2015, p. 2).

### 3.1. Viés do desenvolvimento

Começamos com o “viés do desenvolvimento” – a ideia de que variações fenotípicas podem ser enviesadas por processos de desenvolvimento, tornando algumas formas mais prováveis do que outras (ARTHUR, 2004). Laland e colaboradores (2014; 2015) destacam que esse conceito ajuda a explicar como ocorre a adaptação e diversificação evolutiva e por que a chamada “convergência evolutiva” não é algo tão raro na história da vida.

Laland e colaboradores (2014) mencionam dois exemplos. O primeiro se refere a um grupo de centopeias. Cada uma das mais de mil espécies do grupo tem um número ímpar de segmentos portadores de pernas, o que se explica a partir dos mecanismos de desenvolvimento do segmento (ARTHUR, 2004). O segundo exemplo se refere à evolução paralela em peixes ciclídeos de dois lagos africanos. Embora as espécies de cada lago sejam mais aparentadas entre si, encontramos formas corporais mais semelhantes entre as espécies dos dois lagos (BRAKEFIELD, 2006). Laland e colegas (2014) destacam que a Síntese Evolutiva “explica tais paralelos como evolução convergente: condições ambientais similares selecionam variações genéticas aleatórias com resultados equivalentes” (*ibid.*, p. 162). Eles objetam afirmando que “essa explicação requer extraordinária coincidência para explicar as múltiplas formas paralelas que evoluíram independentemente em cada lago”. Em contrapartida, uma “hipótese mais sucinta é que o ‘viés do desenvolvimento’ e a seleção natural trabalham juntos” (*ibid.*, p. 162).

### 3.2. Plasticidade fenotípica

A chamada plasticidade fenotípica ou plasticidade do desenvolvimento, outro processo supostamente negligenciado pela teoria evolutiva padrão, é a capacidade de um organismo alterar seu fenótipo em resposta ao ambiente (LALAND ET AL., 2015). Em outros termos, ocorre quando os indivíduos respondem a seu ambiente alterando sua forma (LALAND ET AL., 2014). Um exemplo, oferecido por Laland e colaboradores (2014) e bastante conhecido, é a mudança na forma das folhas a depender da quantidade de água e da química do solo. Eles mencionam que a “teoria evolutiva padrão *enxerga* esta plasticidade meramente como um ajuste fino, ou mesmo como um ruído” (*ibid.*, p. 162, grifo nosso). Diferentemente, a “SEE *vê* isso como um plausível primeiro passo na evolução adaptativa” (*ibid.*, p. 162, grifo nosso). Para reforçar sua visão, eles destacam que estudos realizados com peixes, aves, anfíbios e insetos sugerem que “adaptações que foram, inicialmente, *ambientalmente induzidas* podem promover a colonização de novos ambientes e

facilitar a especiação” (*ibid.*, p. 162, grifo nosso). Eles apresentam a seguinte alegação condicional:

Se a seleção preserva variantes genéticas que respondem de modo efetivo quando as condições mudam, então a adaptação ocorre em grande parte pelo acúmulo de variações genéticas que estabilizam uma característica *após sua primeira aparição*. (LALAND ET AL., 2014, p. 162, grifo nosso)

Isso significa que a característica frequentemente viria primeiro, e os genes relacionados com o seu desenvolvimento viriam somente depois. A ideia é de que a mudança fenotípica ambientalmente induzida (isto é, a plasticidade fenotípica) precede e facilita a adaptação. Essa ideia tem sido chamada de *‘plasticity-first’ hypothesis* (WEST-EBERHARD, 2003; GHALAMBOR ET AL., 2015; LEVIS & PFENNIG, 2016). Um estudo recente, com plasticidade da dieta em anfíbios, trouxe mais um suporte empírico a essa hipótese (LEVIS, ISDANER & PFENNIG, 2018).

### 3.3. Construção de nicho

A “construção de nicho” é outro processo supostamente negligenciado pela teoria evolutiva padrão. Trata-se do processo pelo qual os organismos ativamente modificam os nichos evolutivos deles mesmos e de outros organismos (ODLING-SMEE, LALAND & FELDMAN, 2003; LALAND, MATTHEWS & FELDMAN, 2016). Em outros termos, é o “processo pelo qual o metabolismo, as atividades e as escolhas dos organismos modificam ou estabilizam estados ambientais e, assim, afetam a seleção que age sobre eles mesmos e outras espécies.” (LALAND ET AL., 2015)<sup>7</sup>. Como exemplo, os autores mencionam a construção de ninhos, tocas, teias e casas de pupas, em espécies animais; a alteração nos estados atmosféricos redox que modificam os ciclos de nutrientes, em algas e plantas; a decomposição de matéria orgânica e a possibilidade de fixar nutrientes e excretar compostos que alteram o ambiente, em fungos e bactérias.

Como os proponentes da SEE argumentam pela negligência desse processo por parte da teoria evolutiva padrão, já que a construção de nicho

---

<sup>7</sup> Em seu livro *Niche construction: a neglected process in evolution*, Odling-Smee, Laland e Feldman (2003, p. 29), apresentam uma citação de Ernst Mayr, um dos arquitetos da Síntese Evolutiva, para mostrá-lo como um precursor da ideia de construção de nicho. A citação é esta: “Uma mudança para um novo nicho ou zona adaptativa começa, quase sem exceção, por uma mudança de comportamento. As outras adaptações a um novo nicho, particularmente as estruturais, são adquiridas secundariamente.” (MAYR, 1963, p. 604). Apesar dessa enfática afirmação de Mayr, os autores afirmam que ele não seguiu sua própria afirmação. A ideia foi deixada de lado e se manteve inexplorada. Um precursor mais adequado para a ideia de construção de nicho foi certamente Richard Lewontin (1979; 1983). A expressão *niche construction* foi cunhada por Odling-Smee (1988).

aparentemente é um processo conhecido dos biólogos? Citamos Laland e colaboradores (2014):

Em essência, a SET [teoria evolutiva padrão] trata o ambiente como uma ‘condição de fundo’ (*background condition*), que pode acionar ou modificar a seleção, mas que não é ele próprio parte do processo evolutivo. Ela não diferencia entre como os cupins se tornam adaptados aos cupinzeiros que eles construíram e, digamos, como os organismos se adaptam às erupções vulcânicas. Nós [SEE] vemos estes casos como fundamentalmente diferentes. (LALAND ET AL., 2014, p. 162)

Os proponentes da SEE destacam que enquanto as erupções vulcânicas são eventos idiossincráticos, independentes das ações dos organismos, os cupins constroem e regulam suas casas “de uma maneira repetitiva e direcional, que é moldada pela seleção passada e que instiga a seleção futura” (*ibid.*, p. 162). Da mesma forma, eles destacam que mamíferos, aves e insetos defendem, mantêm e aprimoram seus ninhos, constituindo “respostas adaptativas para construção de ninho que tem evoluído continuamente” (*ibid.*, p. 162).

O objetivo desses autores é enfatizar que a construção de nicho, assim como o viés do desenvolvimento e a plasticidade fenotípica, levam os organismos a frequentemente co-direcionar sua própria evolução, por alterar seus ambientes de modo sistemático e, como consequência, enviesar a seleção. Dessa forma, a adaptação dos organismos não seria apenas resultado da seleção natural atuando sob variação genética aleatória. Entre a seleção e a variação genética, haveria variações do desenvolvimento, fenotípicas e comportamentais que não são aleatórias e que moldam a seleção. Assim, juntamente com a seleção natural, essas variações seriam corresponsáveis pela evolução.

### 3.4. Herança extragenética

Os proponentes da Síntese Estendida defendem uma noção ampliada de hereditariedade. Segundo Laland e colaboradores (2014), essa noção inclui: a transmissão de marcas epigenéticas (alterações químicas que modificam a expressão do DNA, mas não sua sequência subjacente); o comportamento socialmente transmitido em animais; e as estruturas e condições alteradas que os organismos deixam a seus descendentes através da construção de nicho.

Resumidamente, portanto, a herança pode ocorrer “de célula germinativa a célula germinativa, do soma à célula germinativa, do soma ao soma, e do soma ao soma através do ambiente externo, o que pode fornecer oportunidades para que algumas características adquiridas sejam herdadas” (LALAND ET AL., 2015, p. 4). Para a visão tradicional, no entanto, a herança

biológica ocorreria tipicamente de célula germinativa à célula germinativa, ou seja, apenas por um desses processos. Além disso, as partículas hereditárias da célula germinativa costumam ser reduzidas ao DNA.

Diferentemente, os defensores da SEE enfatizam que as semelhanças entre pais e filhos ocorrem não apenas pela transmissão de DNA, mas também “porque os pais transferem uma variedade de recursos de desenvolvimento que permitem a reconstrução de nichos de desenvolvimento” (LALAND ET AL., 2015, p. 4; cf. JABLONKA & LAMB, 2005). Eles mencionam outros exemplos, como a herança de componentes do ovo e de recursos pós-fertilização (como hormônios), de interações comportamentais entre pais e filhos (como cuidado parental) e transmissões sociais em vertebrados e invertebrados, as quais poderiam dar início à divergência de populações e desencadear especiação (LALAND ET AL., 2015). Para destacar a importância evolutiva da herança extragenética, eles afirmam que “investigações na última década estabeleceram essa herança como tão difundida que ela deveria fazer parte da teoria geral” (LALAND ET AL., 2014, p. 164).

### 3.5. Pressupostos centrais

Apesar de os autores da SEE interpretarem sua proposta como uma continuação dos avanços empíricos e conceituais da teoria evolutiva padrão, caracterizando uma *extensão* da SE, eles mostram, quase que de modo contraditório, *modificações substanciais* de sua proposta em relação aos pressupostos centrais da Síntese Evolutiva (Tabela 1).

Pressupostos centrais da Síntese Evolutiva clássica (SE)		Pressupostos centrais da Síntese Evolutiva Estendida (SEE)	
i.	Proeminência da seleção natural	i.	Causação recíproca
ii.	Herança genética	ii.	Herança inclusiva
iii.	Variação genética randômica	iii.	Variação fenotípica não randômica
iv.	Gradualismo	iv.	Taxas variáveis de mudança
v.	Perspectiva gene-centrada	v.	Perspectiva organismo-centrada
vi.	Padrões macroevolutivos são explicados por processos microevolutivos de seleção, deriva, mutação e fluxo gênico	vi.	Processos evolutivos adicionais, como viés do desenvolvimento e herança ecológica, ajudam a explicar padrões macro-evolutivos

**Tabela 1.** Uma comparação dos pressupostos centrais da Síntese Evolutiva e da Síntese Evolutiva Estendida. (Modificado de LALAND ET AL., 2015, p. 2)

Como mostra a tabela acima, a comparação é realizada por meio de seis pressupostos considerados centrais a cada um dos quadros interpretativos. No que segue, descrevemos muito brevemente como essa comparação é articulada pelos defensores da Síntese Estendida (cf. LALAND ET AL., 2015).

i. (Adaptação). Para a SE, o principal direcionador na evolução seria a seleção natural, que explicaria sozinha por que as propriedades dos organismos se “encaixam” às propriedades dos seus ambientes, isto é, a adaptação. Para a SEE, contudo, os organismos moldam e são moldados pelos ambientes seletivos e de desenvolvimento. Processos de desenvolvimento, que operam através de viés do desenvolvimento e construção de nicho, compartilham com a seleção natural o direcionamento da evolução adaptativa.

ii. (Herança). Para a SE, a herança genética constituiria o único sistema de herança. Dessa forma, caracteres adquiridos não são herdados. Para a SEE, a herança é mais do que genética e inclui herança epigenética, ecológica, transmissão social (comportamental) e herança cultural. Além disso, caracteres adquiridos podem exercer papéis evolutivos por direcionar variantes fenotípicas sujeitas à seleção.

iii. (Variação). Para a SE, não existiria relação entre a direção em que as mutações ocorrem e a direção que leva à maximização do *fitness*. Para a SEE, o viés do desenvolvimento, resultante de mutação não randômica ou acomodação fenotípica, indica que algumas variações fenotípicas são mais prováveis que outras.

iv. (Taxa de mudança). Para a SE, as transições fenotípicas ocorreriam através de pequenos passos, levando à mudança evolutiva gradual. Para a SEE, variantes que resultam de mutações com grandes efeitos são possíveis, permitindo mudanças evolutivas rápidas. Não há, portanto, um compromisso com o gradualismo, podendo haver taxas variáveis de mudança evolutiva.

v. (Perspectiva). Para a SE, a evolução requereria – e frequentemente seria definida como – mudança nas frequências gênicas. Populações evoluem através de mudanças nas frequências de genes devido à seleção natural, à deriva, à mutação e ao fluxo gênico. Para a SEE, sistemas de desenvolvimento podem facilitar a variação adaptativa e modificar os ambientes seletivos. A evolução é redefinida como “mudança transgeracional na distribuição de atributos herdáveis de uma população” (LALAND ET AL., 2015, p. 2). Esses atributos herdáveis não são apenas, nem precisam ser, genéticos.

vi. (Macroevolução). Para a SEE, os padrões macroevolutivos são explicados pelo simples acúmulo de processos microevolutivos. Para a SEE, processos evolutivos adicionais, incluindo viés do desenvolvimento e herança ecológica, ajudam a explicar padrões macroevolutivos.

#### **4. A Síntese Evolutiva Estendida não deveria ser descrita como uma “extensão” da Síntese Evolutiva**

Como vimos, os proponentes da Síntese Estendida defendem que os processos denominados viés do desenvolvimento, plasticidade fenotípica, construção de nicho e herança extragenética são negligenciados pela Síntese Evolutiva e pela teoria evolutiva padrão. A seu ver, esses processos possuem um importante papel em moldar os padrões evolutivos e, sendo assim, deveriam ser incorporados ao quadro interpretativo atual. No entanto, a argumentação desses autores revela que a incorporação desses processos não implica mera expansão da teoria, mas em uma *transformação* do quadro interpretativo anterior. Considerar a diferença entre SE e SEE simplesmente como uma questão de inclusão de processos, de extensão de teorias, é negligenciar o que há de mais fundamental: a SEE propõe uma nova forma de encarar e compreender a evolução, que envolve um novo olhar para o “ambiente”, para a “variação” e para a “hereditariedade”, além de uma nova noção de causalidade para a biologia evolutiva (a chamada “causalidade recíproca”). Os processos que apresentamos de §3.1 a §3.4, e que são destacados pelos proponentes da SEE, não são por eles encarados como meros processos a serem adicionados à teoria evolutiva padrão, mas como processos que modificam essa teoria de forma substancial. Como vimos em §3.5, eles reconhecem que essas modificações alcançam inclusive os pressupostos centrais da Síntese Evolutiva.

Desse modo, a argumentação dos proponentes da Síntese Evolutiva Estendida mostra a defesa de uma *transformação* na Síntese Evolutiva, mais do que uma mera expansão. Baseado, então, na própria argumentação desses autores, nossa primeira objeção é a seguinte.

Objeção I. Apesar de se declarar como uma “extensão” da SE, a SEE reinterpreta processos evolutivos, reformula sua rede conceitual e modifica pressupostos centrais da SE. Portanto, a diferença entre SEE e SE não deveria ser descrita como uma relação conjunto-subconjunto (isto é, como uma “extensão”).

#### **5. A Síntese Evolutiva Estendida não deveria ser descrita como uma “síntese”**

Como vimos, a SEE propõe uma nova agenda, novas heurísticas e novas articulações teóricas para as explicações evolutivas. No entanto, isso não significa que ela ofereça uma unificação teórica. Pelo contrário, à diferença da Síntese Evolutiva, ela busca combinar e legitimar uma pluralidade de perspectivas em seu interior. Os próprios autores destacam: “Nós [SEE]

acreditamos que a pluralidade de perspectivas na ciência encoraja o desenvolvimento de hipóteses alternativas e estimula o trabalho empírico.” (LALAND ET AL., 2014, p. 164).

Se a Síntese Evolutiva tinha um “exemplar” (em sentido kuhniiano) bem delimitado para a resolução de problemas no interior de uma “ciência normal” (com o exemplar advindo principalmente da Genética de Populações), a Síntese Evolutiva Estendida não tem (nem parece levar em curto prazo a) um exemplar para substituí-lo, mas uma multiplicidade de abordagens para a resolução dos mesmos – e de diferentes – problemas. Se a SE nos forneceu uma síntese, ainda que reducionista, a SEE busca evitar esse reducionismo, mas tampouco oferece uma síntese. Com base nisso, nossa segunda objeção é a seguinte.

Objeção II. Apesar de se declarar como uma “síntese”, a SEE leva (pelo menos em curto prazo) a um pluralismo de abordagens na biologia evolutiva. Portanto, a SEE não deveria ser descrita como uma síntese, mas como um quadro interpretativo amplo e plural que abarca diferentes abordagens.

## 5. Por que Síntese Evolutiva Estendida?

As duas objeções que apresentamos são direcionadas à autocompreensão dos proponentes da SEE, considerando a inadequação desse termo em seu papel de expressar as mudanças que propõe. Neste trabalho, não pretendemos criticar ou endossar as mudanças propostas, mas simplesmente destacar o fato de que tais mudanças não são adequadamente descritas como uma síntese estendida do quadro interpretativo anterior. Isso nos leva a uma nova questão: por que o termo (SEE) é utilizado? Seguem nossas hipóteses:

H1. Para obter o convencimento e adesão da comunidade científica.

H2. Para evitar interpretações relativistas da teoria evolutiva, que já existem e são promovidas por certos movimentos, como o do *Design Inteligente*.

H3. Pela impregnação da “visão recebida” de ciência, como acumulação linear.

A primeira hipótese explica o uso de SEE como uma estratégia para o convencimento e adesão da comunidade científica. Trata-se de um uso retórico que visa os/as cientistas. A segunda hipótese explica o uso de SEE como uma estratégia para evitar interpretações relativistas da teoria evolutiva, o que é um perigo real e que, em alguma medida, já está presente na sociedade. Essa hipótese indica um uso retórico do termo que visa à sociedade em geral. Diferentemente, a terceira hipótese explica o uso do termo a partir de uma

concepção ingênua de progresso científico, enquanto acumulação linear. Nesse caso, trata-se de um uso não retórico do termo, utilizado simplesmente por sua suposta (mas falsa, como vimos) adequação epistêmica.

## Conclusão

Nossa conclusão, baseada nos argumentos dos próprios autores da SEE, é de que o uso do termo Síntese Evolutiva Estendida não é adequado para caracterizar as mudanças que seus defensores propõem ao estudo da biologia evolutiva. Esse termo carrega um sentido mais conservador do que a real proposta, indicando que continuaria havendo uma síntese, mas ela seria estendida.

Como vimos, no entanto, aderir à chamada Síntese Estendida tem como consequências a legitimação de uma *pluralidade* de abordagens (não sintetizadas e dificilmente sintetizáveis em curto prazo) e uma *transformação* da Síntese Evolutiva (diferente de uma extensão). Portanto, o uso desse termo não pode ser explicado a partir de categorias puramente epistêmicas. Seu uso precisa ser explicado com base em outros elementos, como nas três hipóteses apresentadas no tópico anterior. As duas primeiras hipóteses envolvem usos retóricos (que visam o convencimento dos cientistas, caso de H1, ou da sociedade em geral, H2), enquanto a terceira (H3) envolve um uso não retórico, mas de uma concepção ingênua sobre a ciência. Ainda assim, deixamos em aberto se a priorização de valores retóricos (como o convencimento dos cientistas ou o convencimento da sociedade) sobre valores epistêmicos deve ser concebida como ilegítima na ciência.

## Referências

- AMUNDSON, R. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- ARTHUR, W. *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- BAEDKE, J. “Expanding Views of Evolution and Causality”. In: *Journal for General Philosophy of Science*, 48: 591-594, 2017.
- BATESON, P.; CARTWRIGHT, N.; DUPRÉ, J.; LALAND, K.; NOBLE, D. “New trends in evolutionary biology: biological, philosophical and social science perspectives”. In: *Interface Focus*, 7: 1-3, 2017.
- BRAKEFIELD, P. “Evo-devo and constraints on selection”. In: *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 7, 362-368, 2006.

- ELDREDGE, N. *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Theory*. New York and Oxford: Oxford University Press, 1985.
- ELDREDGE, N.; GOULD, S.J. “Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism”. In: SCHOPF, T.J.M. (ed). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Company, 1972, p.82-115.
- GHALAMBOR, C.K.; HOKE, K.L.; RUELL, E.W.; FISCHER, E.K.; REZNICK, D.N.; HUGHES, K.A. “Non-adaptive plasticity potentiates rapid adaptive evolution of gene expression in nature”. In: *Nature*, 525: 372-375, 2015.
- GOULD, S.J. “Is a New and General Theory of Evolution Emerging?”. In: *Paleobiology*, 6: 119-130, 1980.
- \_\_\_\_\_. “Darwinism and the expansion of evolutionary theory”. In: *Science*, 216: 380-387, 1982.
- GOULD, S.J.; LEWONTIN, R.C. “The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme”. In: *Proceedings of the Royal Society B*, 205: 581-598, 1979.
- HO, M.; SAUNDERS, P.T. *Beyond neo-Darwinism: An introduction to the new evolutionary paradigm*. New York: Academic Press, 1984.
- HUXLEY, J. *Evolution: the Modern Synthesis*. London: George Allen & Unwin, 1942.
- JABLONKA, E.; LAMB, M. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*. Cambridge: MIT Press, 2005.
- KUHN, T. *The structure of scientific revolutions*. 2ed. Chicago: University of Chicago Press, 1970.
- LACEY, H. *Is Science Value Free? Values and Scientific Understanding*. London: Routledge, 1999.
- LALAND, K.; MATTHEWS, B.; FELDMAN, M.W. “An introduction to niche construction theory”. In: *Evolutionary Ecology*, 30: 191-202, 2016. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10682-016-9821-z>. Acesso em: 04 nov. 2018.
- LALAND, K.; ODLING-SMEE, J.; HOPPITT, W.; ULLER, T. “More on how and why: cause and effect in biology revisited”. In: *Biology & Philosophy*, 28: 719-745, 2013.
- LALAND, K.; ULLER, T.; FELDMAN, M.; STERELNY, K.; MÜLLER, G.; MOCZEK, A.; JABLONKA, E.; ODLING-SMEE, J.; WRAY, G.;

HOEKSTRA, H.; FUTUYMA, D.; LENSKI, R.; MACKAY, T.; SCHLUTER, D.; STRASSMANN, J. “Does evolutionary theory need a rethink?”. In: *Nature*, 514: 161-164, 2014.

LALAND, K.; ULLER, T.; FELDMAN, M.; STERELNY, K.; MÜLLER, G.; MOCZEK, A.; JABLONKA, E.; ODLING-SMEE, J. “The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions”. In: *Proceedings of the Royal Society B*, 282: 1-14, 2015.

LARGENT, M.A. “The so-called eclipse of Darwinism”. In: CAIN, J.; RUSE, M. (eds). *Descended from Darwin*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009, p.3-21.

LAUDAN, L. *Progress and Its Problems: Towards a Theory of Scientific Growth*. Berkeley: University of California Press, 1977.

LEVIS, N.A.; ISDANER, A.J.; PFENNIG, D.W. “Morphological novelty emerges from pre-existing phenotypic plasticity”. In: *Nature Ecology & Evolution*, 2: 1289-1297, 2018.

LEVIS, N.A.; PFENNIG, D.W. “Evaluating ‘plasticity-first’ evolution in nature: key criteria and empirical approaches”. In: *Trends in Ecology and Evolution*, 31: 563-574, 2016.

LEWONTIN, R. C. “La adaptación”. In: *Scientific American* (ed). *Evolución*. Barcelona: Labor, 1979, p.139-152.

\_\_\_\_\_. “Gene, Organism, and Environment”. In: BENDALL, D. (ed). *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983, p.273-285.

MAYR, E. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press, 1942.

\_\_\_\_\_. “Cause and effect in biology”. In: *Science*, 134: 1501-1506, 1961.

MAYR, E.; PROVINE, W.B. (eds). *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. Massachusetts: Harvard University Press, 1980.

MÜLLER, G.B. “Evo-devo: extending the evolutionary synthesis”. In: *Nature Reviews Genetics*, 8: 943-949, 2007.

\_\_\_\_\_. “Why an extended evolutionary synthesis is necessary”. In: *Interface Focus*, 7: 1-11, 2017.

ODLING-SMEE, J. “Niche Constructing Phenotypes”. In: PLOTKIN, H. (ed). *Learning, Development and Culture*, New York: Wiley, 1988, p.73-182.

- ODLING-SMEE, J.; LALAND, K.N.; FELDMAN, M. *Niche construction: the neglected process in evolution*. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- PIGLIUCCI, M. “Do we need an extended evolutionary synthesis?” In: *Evolution*, 61: 2743–2749, 2007. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x>. Acesso em: 04 nov. 2018.
- PIGLIUCCI, M.; MULLER, G.B. *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.
- REID, R.G.B. *Evolutionary Theory: The Unfinished Synthesis*. Ithaca: Cornell University Press, 1985.
- SARKAR, S. “Evolutionary theory in the 1920s: the nature of the “synthesis””. In: *Philosophy of Science*, 71: 1215-1226, 2004.
- SIMPSON, G.G. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press, 1944.
- SMOCOVITIS, V.B. *Unifying biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton: Princeton University Press, 1996.
- STEBBINS, G.L. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press, 1950.
- STOLTZFUS, A. “Why we don’t want another “Synthesis””. In: *Biology Direct*, 12: 1–12, 2017. Disponível em: <https://biologydirect.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13062-017-0194-1>. Acesso em: 04 nov. 2018.
- SVENSSON, E.I. “On Reciprocal Causation in the Evolutionary Process”. In: *Evolutionary Biology*, 45: 1-14, 2018.
- ULLER, T.; LALAND, K.N. (eds). *Evolutionary Causation: Biological and Philosophical Reflections*. Cambridge: MIT Press (no prelo).
- WEST-EBERHARD, M.J. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press, 2003.

E-mail: claudiormreis@gmail.com

Recebido: 11/2018

Aprovado: Outubro/2019