

Clarificando a Evolução Biológica e cultivando a sua unidade

Paulo Oliveira

Resumo

O Ensino pré-universitário da Biologia e da Geologia remete para a Teoria Evolutiva como a necessária explicação científica para a diversidade das espécies, dentro da sua unidade fundamental por parentesco. Trata-se duma matéria onde muitos professores se sentem pouco à vontade, acabando por contentar-se com formulações simplistas, por vezes até menos rigorosas devido à interferência dos meios de comunicação de massas; por outro lado, todos desejam uma autonomia crítica que lhes permita cuidar o melhor possível da formação que ministram, bem como valorar e esclarecer as noções que circulam. É certo que as formulações matemáticas da Teoria Evolutiva são frequentemente desencorajadoras, mas o verdadeiro problema está na dificuldade em penetrar nas controvérsias que dividem os cientistas, as quais inadvertidamente propagam uma noção de relativismo que, no essencial, é enganadora. Torna-se necessário fazer uma narrativa crítica de como as ideias sobre Evolução Biológica foram sendo revistas à medida que os contributos da Genética as iam pondo à prova, e averiguar até que ponto as controvérsias existentes (ou "ismos") são necessárias, ou úteis sequer; e há que contrapor a importância de dar-lhes a proporção adequada, face ao benefício superior de ganhar uma percepção segura da dimensão do que é consensual e aplicável.

Nesta comunicação propõe-se uma revisão de todo este processo histórico, no sentido de estabelecer balizas temporais para o conteúdo unificador da Teoria Evolutiva, através do reconhecimento de três marcos de desenvolvimento conceptual: a obra evolutiva de Charles Darwin, a Genética das Populações, e a Teoria Neutral. Excluem-se por isso as correntes de pensamento que desde o século XIX até à atualidade vêm causando divisão, e onde a pretensamente chamada «Modern Synthesis», propagandeada a partir dos anos 1940, assume particular relevo. Finalmente, aborda-se o aspeto evolutivo da Ontogenia, também conhecido por "evo-devo", cuja integração na atual Teoria Evolutiva continua a ser problemática. A Ontogenia é um nexos fundamental para a compreensão da Morfologia e da Fisiologia, e estas por sua vez continuam a ser essenciais na Taxonomia, a qual implica uma explicação evolutiva no Sistema Natural filogenético. Mais, a Ontogenia é o ponto de vista para a compreensão em concreto, ao nível do organismo, dos processos evolutivos. Se por um lado a Teoria Neutral da Evolução Molecular veio trazer o suporte fundamental para uma interpretação dos processos macroevolutivos, o "como" da Evolução passa necessariamente pelo estabelecimento de mecanismos de unidade e diversidade, ainda dificilmente generalizáveis, centrados na Ontogenia.

Palavras-chave: Teoria Evolutiva, Evo-Devo, Ensino

Abstract

The pre-university teaching of Biology and Geology refers to Evolutionary Theory as the necessary scientific explanation for the diversity of species within their underlying unity by descent. This is a subject in which many teachers feel somewhat uneasy, and end up settling for simplistic formulations, even sometimes less rigorous ones due to the interference of the mass media; on the other hand, they all desire a critical autonomy that will allow them to care the best possible for the training they provide, as well as to evaluate and clarify the notions that circulate. Admittedly, the mathematical formulations of Evolutionary Theory are often discouraging, but the real problem lies in the challenge of penetrating the controversies that divide scientists, which inadvertently propagate a notion of relativism that is essentially misleading. It becomes necessary to provide a critical narrative of how ideas about biological evolution have been revised as Genetics contributions repeatedly tested them, and to ascertain the extent to which existing controversies (or "isms") are necessary, if not even useful; and to counterpose the importance of relativizing them, against the superior benefit of gaining a secure sense of the breadth of what is consensual and applicable.

In this communication, a review of this whole historical process is brought up, in order to establish time boundaries for the unifying content of Evolutionary Theory, through the recognition of three landmarks of conceptual development: the evolutionary works of Charles Darwin, Population Genetics, and the Neutral Theory. The currents of thought that have been causing division from the 19th century to the present day are therefore excluded, among which the so-called «Modern Synthesis», propagandised from the 1940s onwards, assumes particular prominence. Finally, the evolutionary aspect of Ontogeny (also known as "evo-devo"), still problematic to integrate in the current Evolutionary

Theory, is addressed. Ontogeny is a fundamental nexus for the understanding of Morphology and Physiology, and these in turn continue to be essential for Taxonomy, the latter implying an evolutionary explanation in the phylogenetic Natural System. Moreover, Ontogeny is the point of view for the concrete understanding, at the organismic level, of evolutionary processes. If on the one hand the Neutral Theory of Molecular Evolution has brought the fundamental support for an interpretation of macroevolutionary processes, the "how" of Evolution necessarily involves the establishment of unity and diversity mechanisms, still difficult to generalise, centred on Ontogeny.

Keywords: *Evolutionary Theory, Evo-Devo, Teaching*

INTRODUÇÃO

O tema da Evolução Biológica coloca diversas dificuldades aos professores de Biologia e Geologia. É teórico, abstrato, complexo, muitas vezes povoado de matemática pouco simpática, vítima de equívocos pela popularização simplista, e ainda (ou cada vez mais) envolvido em diversas polémicas com franjas anticientíficas da sociedade. A estas dificuldades acresce a imagem de divisão ou de multiplicidade de versões científicas da Teoria Evolutiva, que passa continuamente através dos debates, gerando algum desconforto em quem teve uma preparação académica nesse tema.

Os professores são cientes da sua responsabilidade, pois deles depende muito daquilo que serão as convicções sobre temas científicos que acompanharão os seus ex-alunos no futuro. Uma correta visão histórica sobre qualquer tema científico é um sustentáculo da maior importância para formular o respetivo ensino com eficácia, mas no caso da Evolução Biológica os professores sentem-se inseguros neste aspeto. Parte do problema está na perspetiva histórica que lhes é veiculada, e o principal objetivo deste artigo é ajudar a formar essa perspetiva sobre bases robustas e sugerir algumas referências bibliográficas importantes para desenvolvê-la.

Há duas Histórias da Teoria Evolutiva: a dos fundamentos científicos, para a qual irei aqui definir três marcos fundamentais, e aquela das “bandeiras” — sociais, políticas, e até, infelizmente, científicas. A primeira é, como seria de prever para qualquer teoria científica, a dum progresso sustentado, cada vez mais forte na interpretação do Mundo Vivo, essencialmente unitária, procurando acima de tudo identificar e suprir as suas insuficiências, mais do que ocupar-se em propagandear certezas; a segunda é a das fações carregadas de certezas, dividindo os cientistas à volta de discussões filosóficas, mas com grande impacto social e até político. A imagem de divisão e multiplicidade acima referida emerge desta segunda História, mas a primeira é a que dá segurança sobre os conceitos, e uma correta noção do que ainda falta desvendar.

Constate-se, de resto, como o próprio Darwin era o último dos darwinistas: ele nunca participou nos debates que foram desencadeados pela publicação do seu livro sobre a origem das espécies, condenando em privado as distorções que iam ganhando terreno a partir desses debates. Acima de tudo, ao contrário dos darwinistas ele não proclamava certezas, pois era muito cauteloso a traçar limites entre o que podia interpretar dos factos e as muitas dúvidas que persistiam.

Para entender-se a importância da unidade conceptual, tomo dois exemplos. Primeiro, a resposta dada por um dos principais artífices da Genética de Populações (Haldane 1964) ao livro *Animal Species and Evolution* de Ernst Mayr, este um dos principais (e mais longevos) propagandistas da «Modern Synthesis», que classifico como uma das fações na Biologia sobre a Teoria da Evolução. Mayr lembrou-se de comentar desdenhosamente sobre a abordagem estatística da Genética das Populações ('beanbag genetics'), descartando a sua importância e até considerando-a equívoca (*misleading*). Haldane faz nesta resposta uma revisão detalhada da importância desta abordagem, não esquecendo de referir o potencial dano que a influência de cientistas como Mayr lhe pode infligir através dos políticos e financiadores, para em seguida pôr a nu algumas deficiências da abordagem de Mayr, sobretudo nas limitações conceptuais que pretende impor (por exemplo o “dogma” da vantagem de haver grandes populações). Aqui temos, portanto, dois importantes vultos da Teoria Evolutiva opondo-se entre si, Mayr com demasiadas certezas fundadas em retórica e Haldane mais preciso naquilo que afirma, inclusivamente na identificação daquilo que à altura era incerto.

O outro exemplo revelador passou-se entre um biólogo e vários filósofos. O Papa Bento XVI dedicou o habitual encontro, com seus ex-doutorandos em Filosofia (o círculo de estudantes de Joseph Ratzinger) em setembro de 2006, ao tema da Evolução e Criação, tendo sido o então editor chefe da revista *Complexity*, Peter Schuster, a representar a Biologia. Só este biólogo tinha factos científicos e uma teoria consistente para interpretá-los, e não podia ser doutro modo perante os seus hábeis contendores, e foi ele que no final acabou por prevalecer. As declarações que se seguiram, por parte do Papa e da hierarquia católica, classificaram a antítese entre Evolução e Criação um absurdo, concluindo por uma abordagem metafísica que se distancia claramente dos criacionistas (*Intelligent Design* incluído) e centra a Criação na existência da alma¹.

Este artigo visa ajudar a construir no leitor uma visão unitária da teoria científica sobre a Evolução, pela reavaliação dos aspetos históricos da mesma. É essa visão unitária que assegura a firmeza conceptual de quem se vê confrontado com negacionistas e na obrigação de colocá-los no seu lugar; que permite enquadrar os argumentos da discussão científica; e a que assegura uma correta avaliação dos incrementos científicos que vão sendo feitos.

OS TRÊS MARCOS

¹ A Academia Pontifícia em <https://www.pas.va/en/publications/extra-series/es33pas.html> inclui o discurso de Bento XVI sobre o tema da Evolução: https://www.vatican.va/content/benedict-xvi/pt/speeches/2008/october/documents/hf_ben-xvi_spe_20081031_academy-sciences.html. Ver também a notável homilia *A longa Vigília da Vida* do Cardeal Patriarca de Lisboa em https://www.patriarcado-lisboa.pt/site/index.php?cont_=40&id=262&tem=114 Note-se que, neste debate, a questão da origem da Vida na Terra se mantém por esclarecer, não faz ainda parte da Teoria Evolutiva.

Vou contrapor à crença generalizada, que a Teoria Evolutiva atual se baseia na «Modern Synthesis» e respectivos desenvolvimentos, propondo três marcos históricos como as verdadeiras sínteses conceituais da Teoria Evolutiva, todas em momentos, protagonistas e mesmo conteúdos distintos dela (figura 1):

- Primeira Síntese — a obra de Charles Darwin sobre Evolução, entre 1859 e 1881.
- Segunda Síntese — os contributos para a Genética de Populações de Ronald A. Fisher, John Burdon Sanderson Haldane e Sewall Wright, principalmente entre 1918 e 1932.
- Terceira Síntese — a Teoria Neutral da Evolução Molecular e suas múltiplas aplicações (1968-1983).

Pelo meio cabe realçar três desenvolvimentos fundamentais: o modelo de Hardy-Weinberg (1908), a “cladística” (Hennig, 1950), e as inovações da Biologia Molecular até ao estabelecimento do Código Genético (1953-1966).

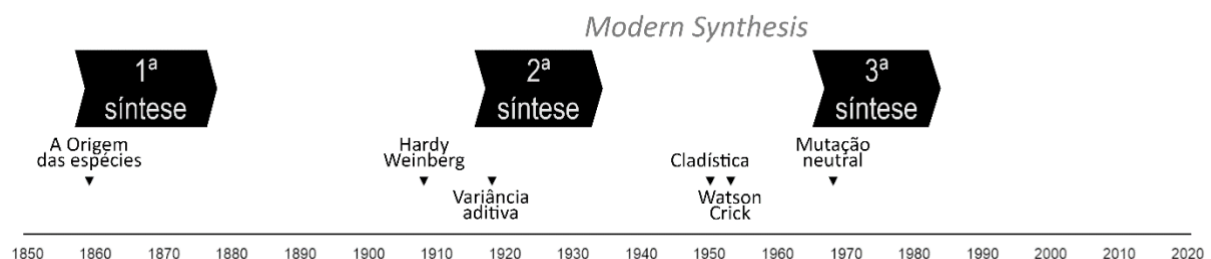


Figura 1: Linha de tempo representando a proposta de três sínteses conceituais da Teoria Evolutiva, e sua distinção da «Modern Synthesis».

À parte a frutuosa aplicação da Teoria Evolutiva possibilitada por estes marcos, praticamente tudo o que se vê na discussão da Teoria Evolutiva é ruído que distrai, confunde ou debilita. Armados desta conceção histórica, poderá ver-se com a maior clareza o que há de fundamentalmente unitário na Teoria Evolutiva.

PRIMEIRA SÍNTESE: O TRABALHO EVOLUTIVO DE DARWIN

Se bem que partilhasse com Alfred Russell Wallace a publicação original (1858) sobre evolução por seleção natural, é a Darwin que devemos uma exaustiva demonstração, através de exemplos muito diversos, de como nas populações existe variação com potencial evolutivo e a seleção atua modificando-as gradualmente segundo o princípio da adaptação às condições de existência; adicionalmente, incorporou argumentos paleontológicos, embriológicos, ecológicos e biogeográficos para propor que as espécies divergem a partir de ancestrais comuns, sendo possível, a partir de qualquer uma, traçar uma linhagem evolutiva que leva à origem da vida.

O transformismo (transmutação de espécies) era uma das correntes de pensamento de que os naturalistas do século XIX estavam cientes, porém falhavam-lhe dois aspectos para poder prevalecer na Biologia: um mecanismo e uma circunstância. A seleção natural, explicada no maior detalhe no quarto capítulo do livro *A Origem das Espécies*, veio trazer ambos, sendo a sua implicação cuidadosamente ilustrada no restante desse livro. Já não se tratava duma especulação ao mesmo nível doutras alternativas, era uma teoria científica central para toda a Biologia. Porém, havia uma importante questão para a qual ainda não havia a possibilidade de responder: quais eram os mecanismos da variação hereditária. Como aponta Mayr (Mayr 1996), só com os avanços da Genética e principalmente pelo marco da Segunda Síntese se tornou realidade a promessa do trabalho evolutivo de Darwin como o verdadeiro ponto de partida para a Teoria da Evolução — a Primeira Síntese. Mas isso também explica que, para além dos importantes trabalhos, quer de Wallace sobre Biogeografia, quer dos biometristas liderados por Francis Galton, houvesse até lá poucos avanços na Teoria Evolutiva.

Quando se revê a obra de Darwin a partir de 1859², vê-se como ele não se ficou por escrever e aperfeiçoar o livro *On the Origin of Species*³ (1ª edição em 1859, com sucessivas edições e revisões até 1876). Nessas décadas finais da sua vida, Darwin preocupou-se em prosseguir na demonstração da teoria através de mais exemplos e, notavelmente, através de trabalho experimental cuidadosamente planeado e registado, tornando-se o pioneiro de diversas disciplinas da Biologia:

- *Fertilisation of Orchids*⁴ (dando início à investigação sobre coevolução, é o primeiro com ênfase no trabalho experimental feito pelo autor, 1862)
- *On the Movements and Habits of Climbing Plants* (experimentação com estímulos ambientais, 1ª edição em 1865)
- *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (extensão do 1º capítulo da *Origem das Espécies*, onde também formula uma hipótese errónea sobre hereditariedade conhecida como pangénese, 1868)
- *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (o livro *A Origem das Espécies* evitara propositadamente o tema da espécie humana, aqui finalmente abordado, a que se junta o conceito de seleção sexual, 1871)
- *The Expression of the Emotions in Man and Animals* (complemento do anterior, é um pioneiro da Psicologia Funcional, 1872)
- *Insectivorous Plants* (outro livro com observações experimentais, 1875)

² Acessível na sua totalidade em <http://darwin-online.org.uk/contents.html#books>

³ O título completo é: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*

⁴ O título completo é: *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects, and On the Good Effects of Intercrossing*

- *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom* (prolongamento do livro das orquídeas com experimentação genética sobre a consanguinidade, 1876)
- *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* (complemento do anterior sobre adaptações para evitar a autofertilização, 1877)
- *The Power of Movement in Plants* (pioneiro dos estudos de crescimento em plantas, coautoria do filho Francis, 1880)
- *Worms*⁵ (pedológico, 1881)

Este relevo na experimentação mostrou um caminho que foi seguido por alguns dos sucessores, nomeadamente os artifices da Segunda Síntese. Nem tudo o que Darwin escreveu se verificou ser correto, mas quando se compara a extensão (e atualidade) da melhor parte da sua obra com aquela que ficou dos seus contemporâneos, é um legado impressionante, que precisa de ser conhecido pela via do Ensino, diretamente e não através de comentários doutros autores.

SEGUNDA SÍNTESE: A GENÉTICA DE POPULAÇÕES

O modelo de Hardy-Weinberg (1908), muitas vezes descrito como o de uma população “ideal” sem equivalente na natureza, é na verdade um poderoso referencial para tudo o que veio a ser a Teoria Evolutiva a partir do século XX. Mas para tal acontecer houve, entretanto, que resolver a controvérsia entre “biometristas” e “geneticistas”, através do trabalho de Fisher em 1918 incorporando o conceito de frequências genéticas e a herança poligénica para desenvolver a teoria das componentes da variância fenotípica, capaz de explicar a variação gradual e o parentesco genético, central para a teoria de Darwin. Finalmente um dos grandes pontos de interrogação da Teoria Evolutiva tinha sido resolvido satisfatoriamente, em especial na explicação genética de como a seleção atua nas populações. Fisher veio a condensar as suas pesquisas em 1930 num livro propositadamente intitulado para servir de sucessor ao trabalho de Darwin: *The Genetical Theory of Natural Selection* (Fisher 1958). Porém, o desenvolvimento da Teoria Evolutiva tinha de ir mais além, e é aqui que se compreende o papel de referência do modelo de Hardy-Weinberg.

Na população “ideal” de Hardy-Weinberg existe o que em Genética de Populações se chama equilíbrio, isto é, as frequências genéticas serem constantes ao longo do tempo. Dito doutra maneira: não há evolução. O modelo tem quatro postulados, e qualquer exceção a algum deles pode implicar variação das frequências genéticas, e assim se definem forças evolutivas, associadas a cada um desses postulados (quadro 1):

⁵ O título completo é: *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms, with Observations on their Habits*

Quadro 1: postulados do modelo de Hardy-Weinberg e correspondentes forças evolutivas

Postulado	Força evolutiva ⁶	Parâmetro	Significado do parâmetro
Panmixia	Seleção	Coefficiente de seleção (S)	Proporção de gâmetas a menos, provenientes de cada genótipo, que contribuem para a geração seguinte
Isolamento	Migração (fluxo genético)	Taxa de migração (m)	Proporção de genes da população recipiente que são substituídos pelas outras populações
Infinitamente grande	Deriva genética	Tamanho efetivo (N_e)	Número de indivíduos numa população panmíctica, isolada e sem mutação, que daria o mesmo grau de deriva genética
Sem mutação	Mutação	Taxa de mutação (μ)	Proporção de cópias dum alelo que passa a ser doutro alelo

A ordem dada aos postulados neste quadro corresponde à cronologia do tratamento das diversas forças evolutivas pela Teoria. Para além do trabalho de Fisher referido acima, houve os importantes contributos de Haldane (Haldane 1932), entre os quais diversos resultados matemáticos sobre a seleção ou a utilização do equilíbrio entre forças evolutivas — isto é, a possibilidade das frequências genéticas num *locus* manterem-se constantes apesar de haver a violação dum ou mais de mais de um dos postulados do modelo de Hardy-Weinberg (por exemplo: um genótipo desfavorável que não é totalmente eliminado na população porque o respetivo alelo é repostado por mutação a partir de alelos melhor adaptados) — para produzir a primeira estimativa suficientemente exata duma taxa de mutação na espécie humana, baseada na prevalência de hemofílicos. Por sua vez, Wright deu a devida atenção à deriva genética, demonstrando a tendência para fixação/perda de alelos independente da seleção (Wright 1931), e elaboraria a metáfora das *adaptive landscapes* (Wright 1932). Mais tarde ele introduziria o modelo das ilhas como protótipo de análise da estratificação populacional e requisito para a especiação (Wright 1978).

Por sua vez, neste corpo da Segunda Síntese, o papel da migração/fluxo genético refletia-se no importante tópico das variações biogeográficas. É assim que, enquanto a mutação e a deriva genética iam sendo deixadas no campo da investigação apenas teórica, predominavam a seleção e a migração para explicar os fenómenos evolutivos, quer na Natureza, quer na experimentação. Naquelas décadas de 30 e 40 do século XX, não tardou que se visse nestes desenvolvimentos da Genética de Populações a resposta ‘completa’ para as questões deixadas em aberto por Darwin. Daí a emergência da «Modern Synthesis», que traduziu essa perceção num programa científico panseleccionista que na verdade era uma linha de

⁶ (Quadro 1, Força evolutiva) A estratificação populacional, pela qual a população não é panmíctica mas subdividida em subpopulações, isoladas ou não entre si, mais próximas do modelo panmíctico, viola o postulado da panmixia mas envolve primariamente a deriva genética, bem como a migração e a seleção; a consanguinidade (endogamia) afeta o tamanho efetivo; fenómenos como o efeito de gargalo e o efeito fundador são manifestações da deriva genética; todas as formas de seleção sexual ou seleção de grupo, desde que estejam associadas a diferenças genótípicas, são englobadas na seleção.

pensamento pretensamente hegemónica⁷. Pretensamente, porque na verdade a Teoria Evolutiva estava ainda longe de responder a muitas questões fundamentais. Desde logo pela crítica — justificada — que a Genética de Populações se limitava à microevolução (os processos evolutivos dentro de cada espécie), mantendo-se ainda ao mesmo nível que Darwin ao ter de extrapolar dos processos microevolutivos, ao longo do tempo e gradualmente, até que a partir dum certo ponto se está na macroevolução (divergência entre espécies, isto é, entre linhagens evolutivas essencialmente estanques). Darwin (e toda a evidência paleontológica) exigia mais do que isso, e para tal a Segunda Síntese não era satisfatória (nem a «Modern Synthesis» que dependia dela).

Com efeito, a Segunda Síntese elaborou sobre forças evolutivas que atuam a curto prazo, em termos de escala de tempo evolutivo. Basta considerar a maneira como é vista a mutação: sem efeitos que se notem sobre as frequências genéticas — comparada com a seleção e a migração — porém, sem mutação não haveria variação! E, quanto à deriva genética, prevalecia o “dogma” de Fisher, que o tamanho efetivo das populações era grande demais para que esta força evolutiva tivesse efeito comparável ao da seleção e migração.

Finalmente, Haldane demonstrava em 1957 que a emergência duma variante favorecida seletivamente vai implicar custos para a população, pois no processo de substituição das variantes menos adaptadas muita da diversidade genética pré-existente é eliminada, como é evidenciado em *genetic sweeps* (Fu e Akey 2013; Rubin et al. 2010). Esses custos seriam, por isso, uma potencial ameaça para a sobrevivência das populações — o que ficou conhecido como o “dilema” de Haldane — implicando que a seleção não poderia ser tão predominante na explicação das diferenças entre as espécies. Esta machadada na «Modern Synthesis» é o que motivou o comentário à ‘beanbag genetics’ por Mayr (Haldane 1964).

TERCEIRA SÍNTESE: A TEORIA NEUTRAL DA EVOLUÇÃO MOLECULAR

O grande marco seguinte partiu da necessidade de focar melhor a atenção na mutação e na deriva genética, e veio trazer uma melhor compreensão, quantitativa, dos processos que operam à escala macroevolutiva. Estes desenvolvimentos, iniciados com o trabalho de Motoo Kimura em 1968 (Motoo Kimura 1983), expressam-se primariamente da seguinte maneira:

- O tempo necessário para a fixação dum novo alelo é em média proporcional ao tamanho efetivo da população (figura 2)
- O tempo que vai desde a fixação duma variante alélica até à fixação duma nova variante é em média inversamente proporcional à taxa de mutação

⁷ Haldane é lapidar: «I think we have come near to showing that the synthetic theory will account for observed evolution and that a number of other superficially plausible theories, such as those of Lamarck, Osborn, and de Vries, will not do so. This does not exclude the possibility that other agencies are at work too.» (Haldane 1964)

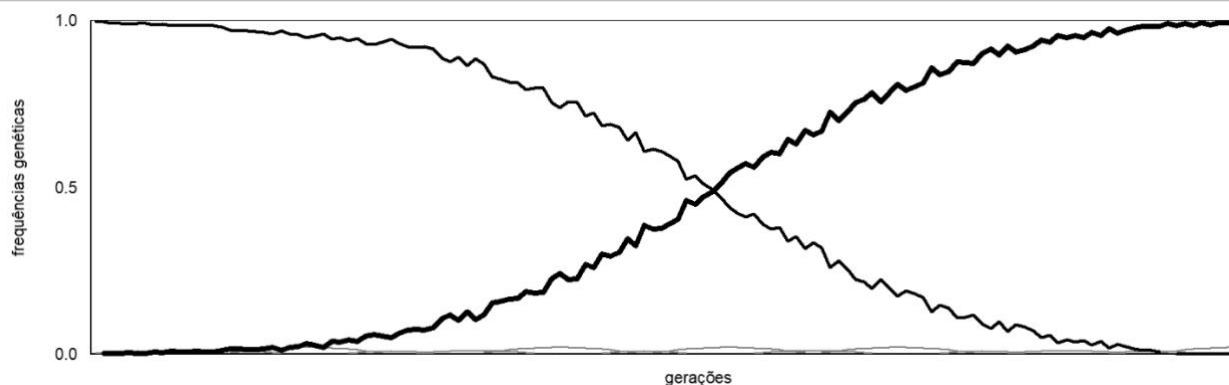


Figura 2: Representação idealizada do processo neutral de substituição dum alelo por outro. No meio de sucessivas formas alélicas, quase todas eliminadas, emerge uma que acabará por substituir a previamente predominante. O processo, numa espécie diploide, dura em média $4N_e$ gerações a completar-se, e nova substituição ocorrerá em média ao fim de $1/\mu$ gerações depois do final do processo aqui representado. O trajeto do aumento da frequência do novo alelo pode não ser tão monótono com nesta figura. Versão modificada da figura 3.1 do livro de Kimura (Kimura 1983).

Para ilustrar com exemplos, isto quer dizer algo como 10000 gerações para $N_e = 2500$ numa espécie diploide para o processo representado na figura 2, e 100000 gerações num locus genético com $\mu = 10^{-5}$ por geração até completar-se a substituição seguinte. Assim, sem excluir os efeitos da seleção e da migração a prazo mais curto, a Terceira Síntese vem postular que a maior parte da variação genética que se observa nas populações não resulta de melhorar o valor adaptativo (*fitness*), mas é “neutral” seletivamente; ou, numa formulação mais generalizável, “quasineutral” (Ohta 1992).

A ênfase na fixação/perda de genes veio a originar uma nova polémica, sobre a interpretação a dar aos polimorfismos genéticos (coexistência na população de pelo menos 2 alelos com frequências intermédias). Conhecida como a controvérsia entre “selecionistas” e “neutralistas”, é hoje vista como mais um “debate” entre egos, pois a verdade é que existem diversas maneiras de explicar qualquer polimorfismo genético: sobredominância (a principal perspetiva do selecionismo), equilíbrio entre forças evolutivas (nomeadamente, entre deriva e mutação, ou entre deriva e migração) ou ainda pela simples transição para a fixação, que pode ser muito longa dependendo do N_e (figura 2). Cabe à investigação, de cada exemplo em concreto, determinar a verossimilhança de cada uma destas explicações.

O processo que leva a cada fixação é estocástico, ao contrário dos processos determinísticos (seleção, migração) que prevaleciam na Segunda Síntese. Quer isto dizer que, embora haja valores de referência “em média”, para a duração da fixação e para o intervalo entre fixações, existe uma grande dispersão à volta dessas médias, sendo imprevisível para cada *locus* genético aquilo que irá acontecer. E já não falando das possíveis variações do N_e (expansões populacionais, efeito de gargalo, fluxo genético, hibridismo) e da μ (radiação, temperatura, mutagénios) e da eventual participação da seleção. Só é certo que aparecem sempre novas variantes, e que (quase) nenhuma dura indefinidamente.

A Terceira Síntese tem na Teoria Neutral o mesmo que a Segunda Síntese tinha no equilíbrio de Hardy-Weinberg: uma referência em relação à qual se podem evidenciar as forças evolutivas — usando a terminologia estatística, uma hipótese nula que é testável (Kimura 1991). A Teoria Neutral revolucionou o

tratamento da deriva genética e avançou significativamente no da mutação, embora nesta última haja ainda muito por tratar, como se verá adiante. Mas a Terceira Síntese trouxe muito mais à Teoria Evolutiva, identificando as forças evolutivas que predominam numa escala de tempo própria da macroevolução, e dando uma base teórica para o chamado “relógio molecular”, evidência do gradualismo darwiniano na divergência entre espécies. Neste contexto é notável a quase imediata reação às ideias de Kimura, expressa num artigo (King e Jukes 1969) que compila a já na altura apreciável informação sobre sequências de aminoácidos nas proteínas para introduzir importantes bases para a análise filogenética molecular; mais ainda (e o provocador título desse artigo põe-no em evidência), confirmam que a maior parte da divergência entre espécies parece ser neutral:

Uniform rates of evolutionary change also lend credence to the proposition that a substantial proportion of evolutionary change at the molecular level is due to the random incorporation of functionally insignificant change — King & Jukes, 1969

Toda a metodologia de reconstrução filogenética a partir de caracteres moleculares tem a Teoria Neutral como suporte fundamental, dando crédito a frequentes e às vezes dramáticas reavaliações taxonómicas, por exemplo demonstrando exemplos de convergência evolutiva no que se pensava serem evidências de parentesco (Sassone et al. 2021; Zahid, Mariño-Pérez, e Song 2021; Sánchez-García et al. 2020). E graças ao “relógio molecular”, as reconstruções filogenéticas permitem colocar a origem dos clados em tempos mais remotos que o que a evidência fóssil permite ver (Cunningham et al. 2017).

No entanto, muitos dos debates sobre Biologia Evolutiva, ainda hoje, fazem como se nada disto tivesse acontecido, usando sempre como referência a «Modern Synthesis», que ao contrário do que muitos pensam (e do nome que propagandou) é uma façção e não uma verdadeira síntese de conhecimento. No atual ponto (2022), é a Terceira Síntese que ainda serve de referência.

Depois de lançada esta base conceptual, é a altura de falar do elefante dentro da sala:

FALTA INTEGRAR A ONTOGENIA

Das forças evolutivas, a mutação é a que ainda tarda a compreender-se por completo. Voltando a Darwin (é sempre importante voltarmos a Darwin), enquanto na perspetiva microevolutiva se trata de variação fenotípica “subtil”, que se circunscreve num mesmo padrão biológico prevalente na população, a passagem para o nível macroevolutivo implica uma noção de descontinuidade — genética, ecológica — que, para Darwin, mais não é que o resultado da acumulação gradual de processos divergentes microevolutivos. Em que ponto se dá essa passagem? Darwin argumenta — em minha opinião corretamente — que é inútil tentar defini-lo com um critério universal, pelo menos enquanto o conceito de espécie continue a ser uma abstração, pois depende do consenso entre pares e não dum critério objetivo formulado *a priori*,

com base numa teoria geral. A unidade evolutiva é a população, entidade concreta no tempo e no espaço, enquanto a espécie é a unidade de classificação⁸. O ponto de ligação é que a classificação segundo os preceitos cladísticos visa agrupar num mesmo género todas as espécies que divergiram entre si a partir duma população ancestral comum a todas. Note-se que as discontinuidades que ajudam a separá-las, às quais pode ou não atribuir-se um significado adaptativo, são maioritariamente quantitativas (Fernández-Mazuecos e Glover 2017). E em todos os casos resultam de processos graduais.

É dentro dessa interpretação que opera a Segunda Síntese, e também o “relógio molecular” com a Terceira Síntese. E todas as considerações sobre macroevolução devem manter a predominância destes processos. Porém, à medida que se sobe na hierarquia taxonómica passam a predominar as discontinuidades não quantitativas, e para essas sempre houve dificuldades em dar uma explicação com base em processos graduais. Embora os processos de fixação compreendidos à luz da Terceira Síntese ainda as representem no abstrato (sob a forma de distâncias e dendrogramas), uma coisa é termos reconstruções filogenéticas que nos mostram os *Amniota* dentro dos *Vertebrata*, as *Monocotyledonae* nas *Angiospermae*, os *Apicomplexa* nos *Alveolata*, as *Spirochaetae* nas *Gracilicutes*, e assim por diante, e outra muito diferente é compreendermos os processos evolutivos que envolveram tamanhas discontinuidades.

A controvérsia entre biometristas e geneticistas entroncava no tipo de variação que consideravam importante. Os geneticistas, que estabeleceram ser a ação das mutações a causa primária da variação hereditária, fizeram-no com variação descontínua, frequentemente ao nível intraespecífico; os biometristas contrapunham que esse tipo de variação era quase na totalidade eliminada pela seleção natural, mas ficava sempre a noção de que este tipo de discontinuidades poderia estar na origem de novas espécies. Por exemplo, as evidências de isolamento reprodutor entre “raças cromossómicas” diferenciadas por translocações ou por poliploidia são exemplos inegáveis da possibilidade de novas espécies, sem implicar mutações que são eliminadas; mas sabe-se atualmente que há alterações muito rápidas no funcionamento dos genomas poliploides (Soltis e Soltis 1995), realçando a mesma noção de gradualismo (Segunda Síntese) nesses casos. Só que há muitos outros processos macroevolutivos a ter em conta.

A atitude dos que estudavam as causas da variação fenotípica, nos anos em que a «Modern Synthesis» ganhou visibilidade, era de indiferença. Não que fossem contrários à Teoria Evolutiva formulada a partir de Darwin, bem pelo contrário; só que os desenvolvimentos da Segunda Síntese (e, acrescento eu, continuados da Terceira) não trouxeram o mínimo incremento à compreensão da variação que é fixada pelos

⁸ O título do trabalho mais importante de Gregor Mendel «Experiências com híbridos de plantas» (*Versuche über Pflanzen-Hybriden*) referia-se ao facto de incluir cruzamentos entre o que, à época, eram consideradas espécies diferentes, embora o consenso atual seja de tratarem-se de variedades da mesma espécie. Citando Darwin (*A Origem da Espécies*, capítulo final): «we shall at least be freed from the vain search for the undiscovered and undiscoverable essence of the term species».

processos macroevolutivos. Por muito que doa aos neodarwinistas, tudo o que a «Modern Synthesis» fazia neste campo era prolongar a retórica indutiva, extrapolando em narrativas fictícias⁹.

Para quem estuda a Evolução do ponto de vista ontogénico, isto é, de como o genótipo produz o fenótipo, a mutação não se resume ao μ , um valor probabilístico, é também e sobretudo qualitativa; a corrente predominante na atualidade espera que, pela compreensão dos mecanismos da formação do fenótipo (leia-se: da Biologia Molecular e da Biologia do Desenvolvimento), se consiga uma base conceptual e uma abordagem experimental para desvendarem-se os mecanismos que operam as descontinuidades relevantes para as grandes escalas evolutivas. Trata-se da que passou a conhecer-se, a partir dos anos 80 do século XX, como Biologia do Desenvolvimento Evolutiva (Wilkins 2015), popularmente abreviada em «evo-devo».

O geneticista alemão Richard Goldschmidt publicou em 1940, época em que emergia a «Modern Synthesis», o livro *The Material Basis of Evolution*, tentativa séria de não deixar de fora da Teoria Evolutiva os mecanismos de formação dos fenótipos (Goldschmidt 1982). É um marco histórico importante, embora tenha sido fortemente denegrido, e que pode ser diferencialmente avaliado segundo os seus dois aspetos principais: primeiro, o de prosseguir na compilação e discussão de evidências evolutivas, muitas das quais já estariam hoje esquecidas, onde Sewall Wright (numa interessantíssima revisão publicada no ano seguinte) elogiou a riqueza de conteúdo e a honestidade intelectual; segundo, o de teorizar sobre o papel da mutação, em especial na macroevolução, e aí incluem-se visões alternativas às da Segunda Síntese, precisamente onde esta última estava muito bem fundamentada (e continua a servir de referência): prevalência do gradualismo, aleatoriedade das mutações e lentidão dos processos evolutivos (Wright 1941). Houve quem, décadas depois, lamentasse que Goldschmidt tivesse razão em vários pontos (sobretudo no que eram vistas como críticas à «Modern Synthesis») mas por más razões.

Um aspeto que tornou esse livro especialmente notório, para muitos até infame, é o apelativo conceito de *hopeful monsters* lançado por Goldschmidt, para significar que muita da variação fenotípica de implicação macroevolutiva é, para a norma da população onde surge, “monstruosa”; e que há para os seus portadores, se tiver o necessário potencial adaptativo, a “esperança” de sobreviverem e darem início a uma nova linhagem evolutiva. Importa aqui discutir, não tanto a maneira (datada) como Goldschmidt elaborou esta ideia (ocupa toda uma secção antes das conclusões), mas aquela pela qual ela tem sido entendida pelas gerações de biólogos até hoje:

1) A emergência duma descontinuidade fenotípica bem-adaptada não pode, na aceção (rigorosamente enquadrada com Darwin) de Ronald Fisher, ocorrer instantaneamente; antes, é integrada

⁹ Retomando Haldane: «my complete mistrust of verbal arguments where algebraic arguments are possible, and my skepticism when not enough facts are known to permit of algebraic arguments» (Haldane 1964).

poligenicamente num programa de desenvolvimento (sobretudo embrionário) que a estabiliza, ao mesmo tempo que ela se aperfeiçoa por via da seleção natural. Dito doutra maneira, o potencial duma mutação criar um novo nicho ecológico vai-se manifestando gradualmente ao longo de muitas gerações. Ao contrário da hipótese de Goldschmidt que uma subtil modificação no desenvolvimento embrionário (sobretudo se em fases precoces do mesmo) produzirá uma variação fenotípica radical, aqui fala-se de pequenos efeitos de início. Nesta perspetiva, os “monstros” iniciais até podem não ser assim tão “monstruosos”, ao ponto de só se manifestar o seu novo potencial fenotípico pelo lado pré-adaptativo que têm; e só o processo evolutivo que segue, inerentemente gradual, acaba por ter uma aparência de descontinuidade à escala macroevolutiva (tal como se vê no registo fóssil). Esta compreensão da macroevolução é totalmente compatível com a Segunda e a Terceira Síntese, sem que haja necessidade de contorcer os fundamentos genéticos da Teoria Evolutiva.

2) As demonstrações em laboratório de saltos fenotípicos “macroevolutivos” ou de “monstros” que são induzidos geneticamente, ou noutros casos ambientalmente (as fenocópias), não têm contrapartidas viáveis na natureza, nem se verificou em qualquer delas o seu potencial adaptativo. Ou seja, as “macromutações”, no sentido de Goldschmidt de grandes descontinuidades fenotípicas, podem ser uma realidade, mas a sua relevância para a Evolução é altamente duvidosa. Contudo, são preciosas na maneira como evidenciam a modularidade e relativa autonomia do desenvolvimento da forma em organismos multicelulares; e deve perceber-se que a compreensão dos mecanismos da morfogénese em animais e plantas ainda está muito aquém do necessário para avaliar o seu impacto na Evolução, mesmo com os marcos importantes nesse árduo caminho (sintetizados abaixo). Há ainda que referir as inúmeras demonstrações de interação entre genótipo e ambiente (muitas vezes representadas graficamente pelas normas de reação) que podem apresentar-se como plasticidade fenotípica — a capacidade dum genótipo desenvolver-se de maneira diferente, e com relevância adaptativa, em resposta às condições ambientais (Pigliucci e Schlichting 1995). Esta plasticidade é hereditária em si mesma, mas a sua relevância para a macroevolução é questionável ou, quando muito, marginal.

3) A derradeira dificuldade para uma futura Síntese com a evo-devo, é que a Evolução parece imprevisível, no sentido em que o aspeto qualitativo da força evolutiva mutação pode originar todo o tipo de variação fenotípica, ou pelo contrário desenvolverem-se estruturas ou funções semelhantes por processos diferentes (Cooper e Lenski 2000); os nossos conhecimentos da expressão genética, dos mecanismos de desenvolvimento embrionário e da ecologia ainda não permitem outra coisa que não seja a avaliação retrospectiva.

Passarei a fazer um esboço de alguns marcos especialmente importantes na evo-devo, antes de abordar brevemente as questões levantadas recentemente pela autoproclamada *Extended Evolutionary Synthesis* (EES).

Preliminarmente, como se espera duma disciplina ainda sem uma teoria unificadora, a Biologia do Desenvolvimento Evolutiva reúne visões díspares da globalidade, divergentes entre si na proporção dos maximalismos retóricos utilizados — ou seja, a unidade que se devia procurar fica oculta pela névoa de argumentações entre “escolas”. Um exemplo paradigmático é a polémica à volta da recapitulação (de maneira simplista: «a Ontogenia recapitula a Filogenia»), quando há desde logo uma unidade de conceitos gritantemente óbvia: a Ontogenia é evidência da homologia, e os processos de desenvolvimento divergindo mais precocemente tendem a produzir morfologias mais radicalmente divergentes.

Passando então a alguns marcos fundamentais da evo-devo:

Crescimento diferencial: D’Arcy Wentworth Thompson elaborou (originalmente em 1917) uma abordagem morfológica comparativa, através de distorções cartesianas, para evidenciar crescimento diferencial¹⁰; embora fortemente sujeita à armadilha das homoplasias, esta análise foi inspiradora para sucessivas gerações na evo-devo. Tem especial relevo na elaboração duma teoria da heterocronia (divergência morfológica resultante de diferentes cronobiologias no desenvolvimento embrionário) por Stephen Jay Gould, a qual sugere que muita da divergência macroevolutiva se baseia em modificações no tempo em que processos morfogénicos homólogos se iniciam, e na velocidade com que se desenrolam, incluindo a possibilidade da neotenia (Gould 1977). Por exemplo, a linhagem que conduziu à espécie humana terá envolvido um retardamento da maturação ontogénica, um aumento global do tamanho e uma juvenilização. Esta corrente de análise, na qual Goldschmidt se inscreve totalmente, estabelece uma ponte entre a noção que ele tinha de pequenas causas embrionárias a darem grandes efeitos e a ênfase num gradualismo na variação dos processos de desenvolvimento. Porém, requer ainda um aprofundamento dos mecanismos do desenvolvimento embrionário envolvidos (Jiang et al. 1999; Naghiloo e Claßen-Bockhoff 2017).

Modularidade do desenvolvimento: as mutações homeóticas evidenciam genes de hierarquia regulatória superior (isto é, dos quais muitos outros genes dependem) para definirem homologias seriais — por exemplo, entre os segmentos ao longo do eixo anteroposterior em bilatérios (Wellik 2007; Böhmer, Rauhut, e Wörheide 2015; Kudlicki 2020), ou entre os verticilos florais nas angiospérmicas (Weigel e Meyerowitz 1994; Murai 2013). Assim, esses genes definem por si mesmos (geralmente em combinações entre eles) se uma vértebra é cervical ou lombar, ou se uma parte floral é pétala ou carpelo. A sua correlação estreita com as respetivas estruturas mostra a aparente simplicidade do plano de organização do embrião, uma espécie de código ligando um pequeno número de genes e cada parte do corpo (figura 3).

¹⁰ o meu exemplo favorito é explorado (e criticado) em grande pormenor num artigo recente (Scholtz, Knötel, e Baum 2020)

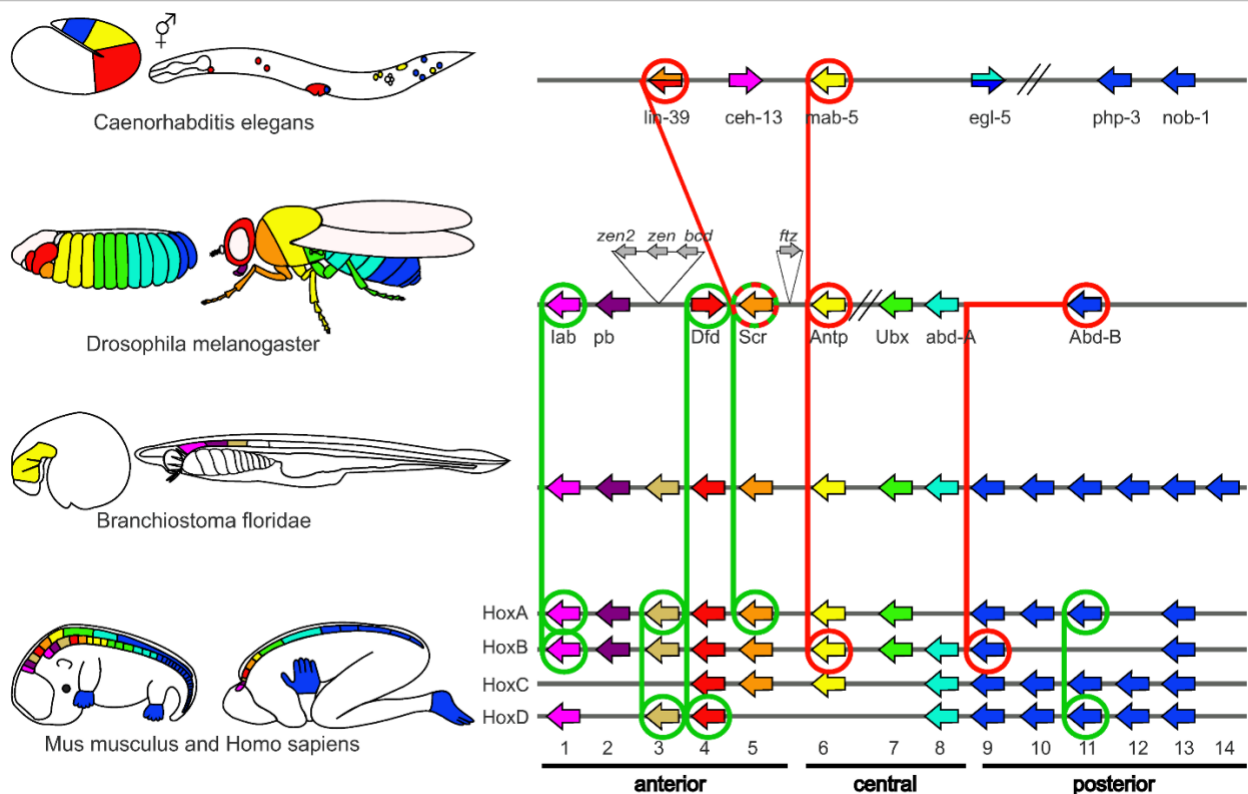


Figura 3: Relação entre os segmentos do corpo (identificados por cores) de diversos Bilateria e os correspondentes genes do complexo Hox (setas com as mesmas cores). Esta imagem é a figura 2 do artigo de Stefanie D. Hueber, Georg F. Weiller, Michael A. Djordjevic e Tancred Frickey (Hueber et al. 2010) URL <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010820.g002> sob licença Creative Commons versão 4 <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.en>

Essa correlação aprofunda algumas causas mas permanece muito no plano descritivo, faltando responder a questões relevantes para a variação macroevolutiva que alteram o tempo e a intensidade da sua ação (heterocronicamente, por exemplo) ou que implicam outros genes (interações entre tecidos, gradientes de morfogénios distribuídos espacialmente, etc.). Quanto ao seu modo de ação, sabe-se que os *loci* homeóticos codificam fatores de transcrição *master regulators*, isto é, que “supervisionam” a expressão de centenas de genes “a jusante” ao longo de várias fases do desenvolvimento da estrutura, mas ainda falta entender muita coisa sobre essa ação e suas variantes. O facto do desenvolvimento de estruturas repetidas ser globalmente muito semelhante dumas para as outras aponta para a ideia que os genes “a jusante” são em grande parte comuns entre elas, e que a ação dos genes homeóticos é a de, além de invocar genes específicos para cada estrutura (que explicariam em parte a sua especificidade), acionar um programa de desenvolvimento comum entre todas. Podem ainda referir-se muitos outros destes *master regulators* capazes de especificar estruturas locais, como é o caso dos genes *PAX6* para a especificação de olhos (Gehring 1996), o *CDX2* para o cólon (Beck et al. 1999), ou os genes *TBX4* e *TBX5* que especificam a localização, respetivamente, das cinturas pélvica e escapular (Minguillon, Del Buono, e Logan 2005).

Canalização e epigenética: o conceito de canalização foi desenvolvido pelo escocês Conrad Hal Waddington para enquadrar todas as potenciais interações entre os processos intrínsecos do desenvolvimento e as perturbações que lhe são extrínsecas (Waddington 1957). Certas fases do desenvolvimento embrionário, quando sujeitas a uma alteração ambiental (por exemplo a temperatura), são concomitantemente perturbadas e o fenótipo resultante (se não houver letalidade) pode ser diferente do normal — ou não. Um desenvolvimento bem canalizado é suficientemente robusto para produzir um fenótipo normal apesar das perturbações (normais) a que está sujeito; e permite ao longo da Evolução que se acumule uma variabilidade genotípica “críptica” eventualmente pré-adaptativa, sem que haja desvios disruptivos no fenótipo bem adaptado. A este propósito, é de recordar a teoria de Fisher sobre a evolução da dominância alélica, devidamente atualizada na segunda edição do livro *The Genetical Theory of Natural Selection* (Fisher 1958): a dominância é um exemplo de canalização, em que o heterozigótico desenvolve o fenótipo do alelo melhor adaptado após um processo de seleção que incide sobre genes modificadores da expressão desse fenótipo. Nesta mesma linha de raciocínio, Waddington veio a demonstrar também que, por seleção artificial, se conseguem estabilizar genotipicamente programas de desenvolvimento onde o fenótipo é idêntico ao que era produzido pela perturbação ambiental, já sem este último, sendo esta ‘assimilação genética’ mantida poligenicamente (Pigliucci e Murren 2003). A já mencionada plasticidade fenotípica pode parecer um contraexemplo de canalização, mas é entendida como um caso especial em que o fenótipo canalizado é a capacidade de responder adaptativamente às condições ambientais, e não as variações fenotípicas que são plásticas (exemplo clássico: os diferentes tipos de morfologia na copa duma árvore, em função da exposição de cada uma à luz solar).

Foi também Waddington que formulou o conceito original de epigenética, para englobar todos os fatores que intervêm no desenvolvimento e que não são a expressão direta dos genes, mas atuam sobre essa expressão (daí o prefixo ‘epi’), quer modificando-a, quer integrando-a no todo do desenvolvimento embrionário (Jamniczky et al. 2010). Faz por isso alusão a todos os mecanismos ontogénicos reguladores das atividades genéticas, e como podem limitar ou expandir as possibilidades de variação nos processos de desenvolvimento embrionário. E nela se inscrevem propostas biofísicas muito intrigantes, como as de auto-organização por processos caóticos (Kauffman 1993) ou de minimização da entropia (Brooks e Wiley 1988). Mais recentemente o termo epigenética tem sido entendido noutra sentença, na sequência de ter sido reutilizado para a alteração do fenótipo sem alteração do genótipo, nomeadamente pela metilação do DNA¹¹.

Equilíbrio pontuado: modelo evolutivo proposto por Niles Eldredge e Stephen Jay Gould que veio contribuir para uma conciliação entre o gradualismo darwiniano e as descontinuidades temporais no registo fóssil. Este modelo contrasta fases temporais de estase (“equilíbrio”) prolongadas — em que a divergência

¹¹ NIH: <https://www.cancer.gov/publications/dictionaries/genetics-dictionary/def/epigenetics>
Britannica: <https://www.britannica.com/science/epigenetics>

morfológica é reduzida (canalizada *sensu* Waddington) — e fases de transição (“pontuações”) curtas, que praticamente não persistem no registo fóssil, e durante as quais ocorrem as alterações fenotípicas que distinguem as formas em sucessivos equilíbrios (Eldredge e Gould 1972)¹². Deste modo, i) a divergência genética é globalmente gradual, possibilitando um “relógio molecular” razoavelmente constante, mas não se traduz em alterações fenotípicas proporcionais durante as fases de equilíbrio (pois os processos de desenvolvimento estão canalizados); e ii) cada linhagem evolutiva está sujeita a crises adaptativas (pontuações) motivadas por transições — geológicas, ecológicas — conduzindo (quando não à extinção) a alterações fenotípicas importantes, estas permitidas pela reprogramação genética e epigenética (*sensu* Waddington) do desenvolvimento embrionário, a que é inerente uma quebra da canalização e assim a expressão do potencial diversificador (muitas vezes pré-adaptativo) acumulado durante a anterior fase de equilíbrio. É talvez nas pontuações que poderiam eventualmente detetar-se *hopeful monsters*, provavelmente subtis de começo antes de originarem as formas aperfeiçoadas e estabilizadas das fases de equilíbrio.

EPÍLOGO: UMA PRETENSA EXTENSÃO DA TEORIA EVOLUTIVA

No meio de periódicos anúncios bombásticos de novidades que venham renovar/ampliar/abalar a Teoria Evolutiva, merece atenção especial a “Extended Evolutionary Synthesis” (EES) iniciada com o livro *Evolution The Extended Synthesis* publicado em 2010 (Pigliucci e Müller 2010). Nele procura elencar-se o que falta (e é muito, especialmente pelo lado da evo-devo) na Teoria da Evolução, dando realce a factos científicos em grande parte relacionados com a força evolutiva mutação, mas envereda demasiado, na minha opinião, pela retórica e filosofia. Ganhou maior visibilidade por tornar-se (muitas vezes só indiretamente) o assunto de novas polémicas entre egos científicos, e para isso contribuiu bastante o teor programático da introdução, onde sintomaticamente o ponto de referência é a «Modern Synthesis», enquanto se ignora por completo aquilo que aqui estou a chamar de Terceira Síntese. Logo por aí os alicerces da EES assentam numa base movediça.

Recordando, é pela Terceira Síntese que se coloca a devida ênfase nos processos macroevolutivos, sem necessitar de mecanismos “especiais” de mutação. Embora o livro cite interessantes exemplos de “evolubilidade” e de plasticidade fenotípica, o melhor que se pode tirar deles é que poderão ter um papel marginal na macroevolução. A principal razão para essa impressão de marginalidade é que, vistos do ponto de vista correto — isto é, incluindo a Terceira Síntese — ilustram processos que ocorrem numa escala de tempo demasiado curta para serem representativos. Por isso, tomar o todo por “exemplos” que

¹² Pode ver-se também o texto da Scholarpedia por Bruce S. Lieberman e Niles Eldredge: http://www.scholarpedia.org/article/Punctuated_equilibria

afinal nem o são (e quase todos, notoriamente, por testar experimentalmente), é uma ilusão, e mais ilusão é, para o leitor, dar crédito à retórica que assenta neles.

A EES criou um “programa de investigação integrativo”, com um sítio web que lista projetos que nele se enquadram, e respetivas publicações¹³. Nele se podem encontrar várias publicações que complementam o livro. Cabe ao leitor interessado examinar esta rica fonte informação e julgar a que ponto é que se está a ir na boa direção, no que respeita à emergência duma Quarta Síntese com a evo-devo.

BIBLIOGRAFIA

- Beck, Felix, Kallayane Chawengsaksophak, Paul Waring, Raymond J. Playford, e John B. Furness. 1999. "Reprogramming of Intestinal Differentiation and Intercalary Regeneration in *Cdx 2* Mutant Mice". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96 (13): 7318–23. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.13.7318>.
- Böhmer, Christine, Oliver W. M. Rauhut, e Gert Wörheide. 2015. "Correlation between *Hox* Code and Vertebral Morphology in Archosaurs". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1810): 20150077. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0077>.
- Brooks, D. R., e E. O. Wiley. 1988. *Evolution as entropy: toward a unified theory of biology*. 2nd ed. Science and its conceptual foundations. Chicago: University of Chicago Press.
- Cooper, Vaughn S., e Richard E. Lenski. 2000. "The Population Genetics of Ecological Specialization in Evolving *Escherichia Coli* Populations". *Nature* 407 (6805): 736–39. <https://doi.org/10.1038/35037572>.
- Cunningham, John A., Alexander G. Liu, Stefan Bengtson, e Philip C. J. Donoghue. 2017. "The Origin of Animals: Can Molecular Clocks and the Fossil Record Be Reconciled?" *BioEssays* 39 (1): e201600120. <https://doi.org/10.1002/bies.201600120>.
- Eldredge, Niles, e Stephen Jay Gould. 1972. "Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism". Em *Models in Paleobiology*, editado por Thomas J. M. Schopf, 82–115. San Francisco: Freeman, Cooper. http://www.scholarpedia.org/article/Punctuated_equilibria.
- Fernández-Mazuecos, Mario, e Beverley J. Glover. 2017. "The Evo-Devo of Plant Speciation". *Nature Ecology & Evolution* 1 (4): 0110. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0110>.
- Fisher, Ronald Aylmer. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 2.^a ed. New York: Dover Publications, Inc.
- Fu, Wenqing, e Joshua M. Akey. 2013. "Selection and Adaptation in the Human Genome". *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 14 (1): 467–89. <https://doi.org/10.1146/annurev-genom-091212-153509>.
- Gehring, Walter J. 1996. "The Master Control Gene for Morphogenesis and Evolution of the Eye". *Genes to Cells* 1 (1): 11–15. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2443.1996.11011.x>.
- Goldschmidt, Richard. 1982. *The material basis of evolution*. Silliman milestones in science. New Haven: Yale University Press.
- Gould, Stephen Jay. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press.
- Haldane, J. B. S. 1932. *The Causes of Evolution*. New York: Longmans, Green and Co.
- . 1964. "A Defense of Beanbag Genetics". *Perspectives in Biology and Medicine* 7 (3): 343–60. <https://doi.org/10.1353/pbm.1964.0042>.
- Hueber, Stefanie D., Georg F. Weiller, Michael A. Djordjevic, e Tancred Frickey. 2010. "Improving Hox Protein Classification across the Major Model Organisms". Editado por Robert DeSalle. *PLoS ONE* 5 (5): e10820. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010820>.
- Jamniczky, Heather A., Julia C. Boughner, Campbell Rolian, Paula N. Gonzalez, Christopher D. Powell, Eric J. Schmidt, Trish E. Parsons, Fred L. Bookstein, e Benedikt Hallgrímsson. 2010. "Rediscovering Waddington in the Post-Genomic Age: Operationalising Waddington's Epigenetics Reveals New Ways to Investigate the Generation and Modulation of Phenotypic Variation". *BioEssays* 32 (7): 553–58. <https://doi.org/10.1002/bies.200900189>.
- Jiang, T.X., H.S. Jung, R.B. Widelitz, e C.M. Chuong. 1999. "Self-Organization of Periodic Patterns by Dissociated Feather Mesenchymal Cells and the Regulation of Size, Number and Spacing of Primordia". *Development* 126 (22): 4997–5009. <https://doi.org/10.1242/dev.126.22.4997>.
- Kauffman, Stuart A. 1993. *The origins of order: self-organization and selection in evolution*. New York: Oxford University Press.
- Kimura, M. 1991. "Recent Development of the Neutral Theory Viewed from the Wrightian Tradition of Theoretical Population Genetics." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88 (14): 5969–73. <https://doi.org/10.1073/pnas.88.14.5969>.

¹³ <https://extendedevolutionarysynthesis.com/the-project/research-projects/>

- Kimura, Motoo. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge [Cambridgeshire]; New York: Cambridge University Press.
- King, Jack Lester, e Thomas H. Jukes. 1969. "Non-Darwinian Evolution: Most Evolutionary Change in Proteins May Be Due to Neutral Mutations and Genetic Drift." *Science* 164 (3881): 788–98. <https://doi.org/10.1126/science.164.3881.788>.
- Kudlicki, Andrzej. 2020. "Why a Constant Number of Vertebrae? Digital Control of Segmental Identity during Vertebrate Development: The Somite Cycle Controls a Digital, Chromatin-Based Counter That Defines Segmental Identity and Body Plans in Vertebrate Animals". *BioEssays* 42 (1): 1900133. <https://doi.org/10.1002/bies.201900133>.
- Mayr, E. 1996. "The Modern Evolutionary Theory". *Journal of Mammalogy* 77 (1): 1–7. <https://doi.org/10.2307/1382704>.
- Minguillon, Carolina, Jo Del Buono, e Malcolm P. Logan. 2005. "Tbx5 and Tbx4 Are Not Sufficient to Determine Limb-Specific Morphologies but Have Common Roles in Initiating Limb Outgrowth". *Developmental Cell* 8 (1): 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2004.11.013>.
- Murai, Koji. 2013. "Homeotic Genes and the ABCDE Model for Floral Organ Formation in Wheat". *Plants* 2 (3): 379–95. <https://doi.org/10.3390/plants2030379>.
- Naghiloo, Somayeh, e Regine Claßen-Bockhoff. 2017. "Developmental Changes in Time and Space Promote Evolutionary Diversification of Flowers: A Case Study in Dipsacoideae". *Frontiers in Plant Science* 8 (outubro): 1665. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01665>.
- Ohta, Tomoko. 1992. "The Nearly Neutral Theory of Molecular Evolution". *Annual Review of Ecology and Systematics* 23 (1): 263–86. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.001403>.
- Pigliucci, Massimo, e Gerd Müller, eds. 2010. *Evolution, the Extended Synthesis*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Pigliucci, Massimo, e Courtney J. Murren. 2003. "Perspective: Genetic Assimilation and a Possible Evolutionary Paradox: Can Macroevolution Sometimes Be So Fast as to Pass Us By?" *Evolution* 57 (7): 1455. <https://doi.org/10.1554/02-381>.
- Pigliucci, Massimo, e Carl D. Schlichting. 1995. "Reaction Norms of *Arabidopsis* (Brassicaceae). III. Response to Nutrients in 26 Populations from a Worldwide Collection". *American Journal of Botany* 82 (9): 1117–25. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb11582.x>.
- Rubin, Carl-Johan, Michael C. Zody, Jonas Eriksson, Jennifer R. S. Meadows, Ellen Sherwood, Matthew T. Webster, Lin Jiang, et al. 2010. "Whole-Genome Resequencing Reveals Loci under Selection during Chicken Domestication". *Nature* 464 (7288): 587–91. <https://doi.org/10.1038/nature08832>.
- Sánchez-García, Marisol, Martin Ryberg, Faheema Kalsoom Khan, Torda Varga, László G. Nagy, e David S. Hibbett. 2020. "Fruiting Body Form, Not Nutritional Mode, Is the Major Driver of Diversification in Mushroom-Forming Fungi". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (51): 32528–34. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922539117>.
- Sassone, Agostina B., Mary T.K. Arroyo, Silvia C. Arroyo-Leuenberger, Nicolás García, e María José Román. 2021. "One Species with a Disjunct Distribution or Two with Convergent Evolution? Taxonomy of Two South American Garlics". *TAXON* 70 (4): 842–53. <https://doi.org/10.1002/tax.12500>.
- Scholtz, Gerhard, David Knötel, e Daniel Baum. 2020. "D'Arcy W. Thompson's Cartesian Transformations: A Critical Evaluation". *Zoomorphology* 139 (3): 293–308. <https://doi.org/10.1007/s00435-020-00494-1>.
- Soltis, D E, e P S Soltis. 1995. "The Dynamic Nature of Polyploid Genomes." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92 (18): 8089–91. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.18.8089>.
- Waddington, Conrad Hal. 1957. *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. London: George Allen & Unwin Ltd.
- Weigel, Detlef, e Elliot M. Meyerowitz. 1994. "The ABCs of Floral Homeotic Genes". *Cell* 78 (2): 203–9. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(94\)90291-7](https://doi.org/10.1016/0092-8674(94)90291-7).
- Wellik, Deneen M. 2007. "Hox Patterning of the Vertebrate Axial Skeleton". *Developmental Dynamics* 236 (9): 2454–63. <https://doi.org/10.1002/dvdy.21286>.
- Wilkins, Adam S. 2015. "The Evolution of "Evo-Devo"". *BioEssays* 37 (12): 1258–60. <https://doi.org/10.1002/bies.201500128>.
- Wright, Sewall. 1931. "Evolution in Mendelian Populations". *Genetics* 16 (2): 97–159. <https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97>.
- . 1932. "The Roles of Mutation, Inbreeding, Crossbreeding and Selection in Evolution". Em *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics*, editado por Donald F. Jones, 1:356–66.
- . 1941. "The Material Basis of Evolution". *The Scientific Monthly* 53 (2): 165–70.
- . 1978. *Evolution and the Genetics of Populations Vol. 4: Variability within and among Natural Populations*. Paperback ed. Chicago, Ill.: Univ. of Chicago Press.
- Zahid, Sundus, Ricardo Mariño-Pérez, e Hojun Song. 2021. "Molecular phylogeny of the grasshopper family Pyrgomorphidae (Caelifera, Orthoptera) reveals rampant paraphyly and convergence of traditionally used taxonomic characters". *Zootaxa* 4969 (1): 101–18. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4969.1.5>.

AUTOR

Paulo Oliveira

oliveira@uevora.pt