

# De Darwin ao século XXI: uma breve revisão da jornada histórico-epistemológica das ideias sobre evolução\*

*From Darwin to the XXIth century: a brief review of the historic-epistemologic journey of the ideas on evolution*

DOI:10.18226/21784612.v26.e021004

Aldo Mellender de Araújo\*\*

**Resumo:** Teorias sobre as mudanças sofridas pelos organismos ao longo do tempo são conhecidas desde o século XVIII. A mais famosa, no entanto, assim como a mais debatida, foi a de Charles Robert Darwin, expressa na sua mais conhecida obra, *A origem das espécies* (1859). É importante mencionar que quando esse naturalista nasceu, em 1809, um livro do francês Jean Baptiste Antoine Pierre de Monet, cavaleiro de Lamarck (epíteto pelo qual ele ficou conhecido) era publicado o *Philosophie zoologique*, onde também uma teoria da transformação dos seres vivos fora proposta. Darwin a ela se referiu elogiosamente, em *A origem*; seus primeiros estudos científicos foram, inclusive, baseados em Lamarck e na sua teoria da herança, a qual foi proposta em outra obra, *Variation of animals and plants under domestication* (1868), tinha fundamentos lamarckianos, especialmente quanto à herança de caracteres adquiridos. E, de “um início tão simples”, como disse Darwin nas últimas linhas de *A origem*, aquilo que ele chamou de “teoria da transmutação das espécies”, mudou ao longo do tempo, atingindo uma expressão dominante em todo o século XX, na chamada Síntese Evolutiva. É esse percurso que será apresentado aqui, culminando com uma proposta recente, de 2010, de nova teoria evolutiva, que ainda está sendo confrontada com a anterior.

**Palavras-chave:** Evolução biológica. Processos de evolução. Genética. História e filosofia da biologia.

**Abstract:** Theories about the changes on the organisms, in the time scale, are known since the 18<sup>th</sup> century. However, the most famous, as well as the more debated, was the one by Charles Robert Darwin, in his great book *On the origin of species* (1859). It is interesting to note that while this naturalist was born, in 1809, a book by the French naturalist Jean Baptiste Antoine Pierre de Monet, known as Lamarck, was published, *Philosophie zoologique*, where another theory of the transformations of the organisms

\* Este texto é uma homenagem póstuma à Profa. Anna Carolina Krebs Pereira Regner, querida amiga, com quem aprendi muito sobre filosofia e história das ciências e pelo convívio, durante o período do Grupo Interdisciplinar de Filosofia e História das Ciências (GIFHC) do Instituto Latino-Americano de Estudos Avançados na UFRGS.

\*\* Departamento de Genética, Instituto de Biociências; Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular da UFRGS. E-mail: 00000241@ufrgs.br; aldo1806@gmail.com Orcid Id: <https://orcid.org/0000-0003-4585-1688>

were also proposed. Darwin cited that theory quite enthusiastically, as he himself said in the *On the origin*; his first scientific work were, in fact, inspired in Lamarck, his theory of inheritance, in another of his books, *Variation of animals and plants under domestication* (1868), was basically lamarckian, particularly related to the inheritance of acquired characters. And, “from so simple beginning”, as Darwin expressed in the last lines of *The origin*, the “theory of species transmutations”, as he called at first his theory, was changed in the following years, until achieving the hegemonic theory of the XX<sup>th</sup> century, called The Evolutionary Synthesis. Is this journey that will be presented here, culminating with a contemporary proposal, in 2010, called The Extended Evolutionary Synthesis which is still being confronted with the former theory.

**Keywords:** Biological evolution. Processes of evolution. Genetics. History and philosophy of biology.

## Introdução

A ideia de evolução biológica, isto é, o quanto os organismos se modificaram no passado e o quanto se modificam no presente, no que diz respeito não só à morfologia, mas incluindo também comportamento, fisiologia, bioquímica, dentre outros níveis de observação, as relações de parentesco maiores ou menores entre os mesmos e, talvez, o mais importante, incluindo os humanos nesse cenário, tem atraído a atenção de muitos estudiosos, especialmente a partir da metade do século XIX em diante. Repercussões de ordem pragmática, como a seleção de animais ou plantas para domesticação, a busca de cura de doenças, mas principalmente as questões metafísicas sobre o lugar dos humanos, a perda de uma posição central e da noção de “à imagem e semelhança de Deus”, foram e continuam sendo temas de fortes debates. No texto que segue, o foco será em aspectos científicos, no qual também se destacam as controvérsias, o que, aliás, faz parte da própria atividade racional humana.

## 1 A teoria darwiniana e sua repercussão

Em primeiro de julho de 1858, foi lido o trabalho *On the Tendency of the Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection*, da autoria de Charles Robert Darwin e de Alfred Russel Wallace, perante uma pequena audiência na *Linnean Society*, em Londres. A leitura foi feita por dois grandes

amigos de Darwin: o geólogo Charles Lyell e o botânico Joseph Hooker. O trabalho consistia de três partes, um manuscrito não publicado, de Darwin, uma carta desse ao botânico norte-americano Asa Gray, dando alguns detalhes da sua teoria e o manuscrito de Wallace, o mesmo que causara tanto espanto e ansiedade em Darwin ao recebê-lo, em 18 de junho do mesmo ano. Nesse mesmo dia, Darwin escreveu uma carta a Lyell, na qual, quase desesperado, disse:

Nunca vi coincidência mais impressionante. Se Wallace dispusesse do esboço do manuscrito que escrevi em 1842, não poderia ter feito dele um resumo melhor! Até seus termos figuram agora como Títulos de meus Capítulos (BURKHARDT, 1996, p. 274).

Nos dias que se seguiram a essa carta, Darwin voltou a escrever a Lyell e também a Hooker, para, de modo sutil, pedir ajuda. A consequência da leitura dos três textos e da troca de cartas entre Darwin e seus amigos próximos é conhecida: no dia 22 de novembro de 1859 foram colocados à venda, pela Editora John Murray (que editou todos os livros de Darwin), 1.250 exemplares da obra *A origem das espécies por meio da seleção natural, ou a preservação das raças favorecidas na luta pela existência* (posteriormente abreviada para *A origem das espécies*), os quais foram vendidos no mesmo dia. Darwin ficou exultante e escreveu, bem mais tarde em sua autobiografia: “Trata-se, sem dúvida, da principal obra da minha vida” (BARLOW, 1969, p. 122). A pedido do próprio editor, em janeiro de 1860, estava pronta a segunda edição, com 3 mil exemplares.

De modo geral, no que consistiu a proposta de Darwin, apresentada em *A origem*? Em primeiro lugar, que as espécies se relacionavam umas com as outras, no tempo, por vínculos do tipo ancestral-descendente; esse foi o que hoje chamamos o “componente genealógico” da tese darwiniana. Em segundo lugar, que as espécies se originam por intermédio do mecanismo da *seleção natural* (que Darwin caracterizou, na sua forma mais simples, como “é a essa preservação das variações favoráveis e a eliminação das variações nocivas que dou o nome de Seleção Natural” (DARWIN, 1859, p. 90). O mesmo processo ocasionaria as adaptações dos organismos a ambientes específicos. O historiador e filósofo da biologia Ernst Mayr se destaca entre seus colegas, ao admitir que, em *A origem*, estão presentes cinco teorias: a da evolução como tal (o mundo não é constante, nem cíclico), a da descendência comum (o componente genealógico mencionado anteriormente), a do gradualismo (as

mudanças são pequenas e graduais), a da multiplicação das espécies (na forma de ramificações) e a da seleção natural (MAYR, 1985). Essa é uma visão interessante, que permite ao historiador e ao filósofo analisarem, detalhadamente, cada uma dessas teorias, suas origens no pensamento darwiniano, sua argumentação, a estrutura de cada uma delas, dentre outros aspectos.

A leitura atenta de *A origem* mostra que, na sua estrutura argumentativa, encontram-se, nos diferentes capítulos, temas como seleção artificial, instinto, embriologia, distribuição geográfica e sucessão geológica. No caso particular da seleção artificial, para mostrar que, se em um tempo curto os humanos conseguiram obter mudanças muito grandes em plantas e animais, tanto mais a seleção natural conseguiria com um tempo infinitamente longo a seu dispor. O capítulo sobre instinto tratava da busca pelas razões hereditárias de certos comportamentos, e o capítulo sobre embriologia, para destacar as afinidades entre os seres vivos. A discussão sobre distribuição geográfica, tratada em dois capítulos do livro, serviu para justificar a origem comum dos organismos. Outro capítulo, sobre sucessão geológica, relacionando o registro fóssil aos organismos atuais, complementando um capítulo anterior, sobre a imperfeição do registro geológico, parece configurar, junto com os demais capítulos citados, uma consiliência de induções direcionada a explicar as mudanças nos organismos ao longo do tempo.<sup>3</sup>

---

<sup>3</sup> Darwin conheceu pessoalmente aos dois mais importantes filósofos da ciência do seu tempo: Sir John Herschel e William Whewell. Ambos enfatizaram a busca pela *vera causa* (causa verdadeira) dos fenômenos naturais: Herschel ao sugerir que essa busca deveria envolver uma relação direta entre o fenômeno e sua causa; Whewell aceitava uma relação indireta entre causa e efeito e propôs, ainda, que seria suficiente uma *consiliência de induções*. A posição de alguns filósofos quanto à influência de ambos sobre Darwin, varia; Michael Ruse, por exemplo, considera que o mais influente foi Whewell, mesmo reconhecendo a importância de Herschel (RUSE, 2000). Por sua vez, Jon Hodge defende o grande débito intelectual de Darwin a Charles Lyell (HODGE, 2000), um dos geólogos mais importantes do século XIX; recorde-se que, ao iniciar a viagem do Beagle, em dezembro de 1831, Darwin levava o primeiro volume dos *Principles of geology* daquele autor. É sempre difícil particularizar um ou outro autor como influente na obra de outro; é o que destaca Robert Richards (2000) ao afirmar que o estudo da história do pensamento de alguém mostra mudanças ao longo do tempo, o que indica múltiplas influências.

## 2 Do início do século XX ao surgimento da Síntese Evolutiva

Desde o final do século XIX até aproximadamente o final da primeira década do século XX, as idéias de Darwin sofreram muitas críticas, de modo particular a sua noção de seleção natural, pois afinal não se havia mostrado, ou demonstrado, sua ocorrência na natureza, ou através de experimentos. Este período ficou conhecido como o “eclipse do darwinismo”, sendo muito bem discutido por Peter Bowler (1983); há, todavia, opiniões contrárias à idéia de eclipse (LARGENT, 2009).

A partir de 1900, com a redescoberta do artigo de Mendel (1866), uma discussão que fora iniciada na última década do século XIX aprofundou-se e ficou conhecida como “a controvérsia entre mendelistas e biometristas”. A razão principal dessa disputa foi a ênfase dada pelo grupo conhecido como “biometristas”, aos processos de evolução lentos, graduais e contínuos, tal como sugerido por Darwin e os que defendiam que tais processos eram descontínuos e de grande efeito (mendelistas). De início, dois pesquisadores ingleses: Walter Frank Raphael Weldon e William Bateson, amigos e com interesses comuns, ao longo de um pouco mais de uma década, tornaram-se adversários não apenas quanto a interpretações da evolução, mas também do ponto de vista pessoal. Weldon defendia a visão biometrista, e Bateson, a mendelista. Esses dois modos de interpretar a evolução derivavam, por um lado, da escola de Biometria, que utilizava métodos estatísticos em suas análises de características comportamentais e morfológicas; do outro lado, o trabalho de Mendel, com suas proporções simples, evidenciando mudanças qualitativas, era a fonte de nova interpretação.

O irônico dessa história é que o próprio Mendel destacara, em seu artigo de 1866, ao analisar experimentos que fizera com feijão, a possibilidade de que eles também poderiam ser analisados por seu método de trabalho. Esses estudos com feijão evidenciavam resultados mais complexos, cuja variação mostrava-se contínua e que, portanto, não seguia as proporções obtidas com ervilhas. A análise da variação contínua fora prevista pelo próprio Mendel.

Nessa mesma linha, outro autor importante na época, o escocês George Udny Yule publicou, em 1902, um artigo onde sustentava que havia compatibilidade entre os achados de Mendel e os da chamada “Lei da Ancestralidade”, de Francis Galton, que era a base da argumentação dos biometristas. O conflito entre mendelistas e

biometristas estendeu-se geograficamente, tendo ampla repercussão em países da Europa e da América do Norte; a publicação dos dois volumes sobre a teoria da mutação, de Hugo De Vries, em 1901 e 1903, favoreceu a posição dos mendelistas. A solução definitiva para o problema da aparente incompatibilidade entre mendelistas e biometristas veio com a publicação, em 1918, do artigo de Ronald A. Fisher (1918): “The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance”. O título, sugestivo, já une a proposta dos biometristas (através do método de correlação entre parentes), com a da herança mendeliana. Em outras palavras, a herança de características contínuas era, na verdade, uma generalização da herança mendeliana para muitos *fatores* (desde o início da primeira década do século XX, denominados *genes*).<sup>4</sup>

Uma contribuição importante, no sentido de reforçar a noção darwiniana de manutenção da variação necessária para o processo evolutivo, foi o aparecimento de duas publicações, em 1908, já com base na jovem genética, as quais demonstravam, matematicamente, que a variação genética poderia ser conservada, desde que se estabelecessem alguns pressupostos. O matemático inglês Godfrey Harold Hardy publicou, no periódico *Science*, um pequeno artigo (na realidade, uma “Carta ao Editor”) intitulado “Mendelian proportions in a mixed population”; no texto ele afirma que, dada uma população grande, para garantir que os cruzamentos fossem ao acaso, e que a fertilidade dos casais fosse a mesma, um par de caracteres *A* (dominante) e *a* (recessivo) formariam o puro dominante *AA*, o heterozigoto *Aa* e o recessivo *aa*, em proporções  $p:2q:r$ . Ainda segundo o autor, dado que  $q^2=pr$ , então as proporções não mais se alterariam nas gerações subsequentes, ou seja, a variação (genética) manter-se-ia indefinidamente. A carta que Hardy enviara ao Editor do periódico fora motivada por uma consulta feita por seu amigo R. C. Punnett sobre se, de fato, uma característica dominante (no caso, a braquidactilia – dedos curtos) em poucas gerações originaria a proporção mendeliana de três pessoas com braquidactilia para uma com dedos normais; Hardy (1908) mostrou que essa previsão estava equivocada.

<sup>4</sup> Uma ampla abordagem desse conflito, desde suas origens no século XIX, até os primeiros anos do século seguinte, está no livro do historiador da biologia William B. Provine (1971); outra excelente análise, agora em texto em português, é a da historiadora da biologia Lilian Al-Chueyr Pereira Martins (2007).

Outro pesquisador, o médico alemão Wilhelm Weinberg, publicou, em periódico alemão, um longo artigo no qual, tal como Hardy, preocupou-se com as proporções mendelianas sob condições de panmixia, isto é, cruzamentos aleatórios, sendo que todos os genótipos se entrecruzam, na dependência apenas da frequência de cada um. Ele considerou dois *tipos*: A e B (Hardy havia chamado de *caracteres A e a*) e supôs que um número  $m$  de machos e fêmeas seria do tipo A e  $n$  machos e fêmeas do tipo B. Se os cruzamentos fossem aleatórios, disse ele, então se esperaria, na geração seguinte, o desenvolvimento do binômio ( $mAA + nBB$ ).<sup>2</sup> Ele mostrou, ainda, que isso seguiria nas gerações seguintes, mas não apresentava uma condição para isso, como o fizera Hardy. Como ele estava interessado nas frequências de nascimentos de gêmeos nas famílias, ele considerou que parto gemelar seria recessivo, e parto único, dominante. Ele finaliza o artigo dizendo que essas conclusões deveriam ser confirmadas com mais estudos (WEINBERG, 1908). Os dois artigos foram tão importantes, que, a partir daí, passaram a ser conhecidos como expressando o “equilíbrio de Hardy-Weinberg”! Criara-se, assim, nova área de pesquisa, que passou a ser chamada de “genética de populações”.<sup>5</sup>

Para que se tenha uma ideia da efervescência intelectual que girava ao redor das ideias de Darwin, a favor ou contra, é importante mencionar a publicação de Yves Delage e Marie Goldsmith em 1924: *Les theories de l'évolution* (a primeira edição ocorreu em 1909, à qual seguiram-se várias outras, inclusive uma em português, em 1922). Essa edição, com 21 capítulos, depois de discutir a teoria de Darwin em cinco capítulos e de ter mais oito capítulos dedicados a diferentes concepções de herança, dedica dois capítulos à teoria de Lamarck, e os quatro restantes, a outras teorias, ou seja, em torno de 19% dos capítulos tratam de outras visões sobre evolução (excluindo-se a darwinista e a lamarckista). Conceitos hoje praticamente desconhecidos, como *aristogênese*, *nomogênese* e *hologênese*, faziam parte dessa luta simbólica para se impor como um paradigma novo da evolução (ARAÚJO, 2006a). Todavia, a partir da década de 20 do século XX essas propostas foram cedendo lugar, não mais, a propostas descritivas, mas a modelos matemáticos de evolução, cujos resultados poderiam ser postos à prova através de experimentos ou de observações controladas na natureza. Mais ainda, esses modelos centralizavam-se em genes e na ideia básica de “um gene – um fenótipo”, consagrada pela escola de Thomas Hunt

<sup>5</sup> Uma ótima análise da vida e obra de ambos foi feita por James Crow (1999), ele próprio um excelente geneticista de populações. Ver também Mayo (2008).

Morgan, nos Estados Unidos da América, cujo objeto de trabalho foi a mosca *Drosophila melanogaster*. Nesse período, mesmo artigos teóricos, que lidassem com fenótipos ao invés de genes, acabaram sendo ignorados; isso ocorreu com o matemático russo Vladimir Kostitzin, que produziu artigos nos quais as previsões dos modelos eram similares aos dos de Ronald Fisher, John B. S. Haldane e Sewall Wright, que utilizaram genes (ARAÚJO, 2007).

O nome *Síntese moderna* apareceu no título da obra de Julian Huxley, em 1942 (edição revisada e ampliada em 1974); Huxley era neto do grande amigo e defensor de Darwin, Thomas Henry Huxley, e seu livro influenciou colegas contemporâneos, para que o nome da teoria preponderante no século XX e mesmo ainda no XXI, se chamasse Síntese Evolutiva (Síntese Moderna, Teoria Sintética da Evolução, ou ainda, Neodarwinismo). Vassiliki B. Smocovitis (1996), historiadora da biologia, sustenta que o termo *síntese* estaria alinhado com o movimento pela unificação das ciências, inspirado no Círculo de Viena e em seu manifesto (HAHN *et al.*, 1929).

A grande virtude da Síntese era sua base forte em modelos matemáticos, propostos pelos autores citados: Fisher, Haldane e Wright, e uma base empírica, especialmente devido aos trabalhos pioneiros de Theodosius Dobzhansky com populações naturais da mosca *Drosophila pseudoobscura*. Esse autor publicou, em 1937, um livro que se tornaria uma referência em estudos evolutivos. Com essas duas bases, a Síntese se tornava semelhante à Física (a ciência *padrão* da época), por ser testável, com entidades teóricas e entidades observáveis, além de se alinhar com o modelo hipotético-dedutivo, como disse Dobzhansky, em entrevista para a História Oral da Universidade de Columbia:

“A genética é a primeira ciência biológica que atingiu uma posição na qual a física está há muitos anos. Pode-se falar, justificadamente, de uma coisa como genética teórico-matemática e genética experimental, tal como na física” (1962, p. 500).

Ele próprio se tornaria o mais influente geneticista do século XX, por ter unido duas tradições de pesquisa: a dos naturalistas, mais antiga, e a dos experimentalistas. Seus estudos em genética experimental iniciaram em 1927, com sua chegada aos Estados Unidos, no laboratório de Thomas Hunt Morgan (prêmio Nobel em 1933, por liderar estudos de genética com *Drosophila melanogaster*). A partir de 1932, ele começa a desenvolver um grande projeto de estudo de populações naturais de *Drosophila pseudoobscura*, no qual conta com a colaboração do teórico



Sewall Wright, para o planejamento dos experimentos e a análise dos resultados. Detalhes em Levine (1995).<sup>6</sup>

A *Síntese Evolutiva* sustenta que: 1) existe uma grande quantidade de variação nas populações naturais, originada pela *mutação* (no nível de genes, cromossomos, etc.) e *recombinação* (no nível dos genótipos); 2) o ordenamento dessa variação, de acordo com diferentes ambientes, é feito pela *seleção natural*, através dos componentes básicos de sobrevivência e reprodução; 3) populações de uma mesma espécie, isoladas geograficamente, podem originar novas espécies, devido à interrupção do *fluxo gênico*; 4) eventualmente, fatores puramente aleatórios (designados por *deriva genética* – de genes e genótipos) podem alterar a estrutura genética das populações. Assim listados, estão os *processos* fundamentais que promovem a evolução, gerando todas as adaptações e toda a diversidade orgânica do passado e do presente no planeta Terra.

### 3 As críticas à *Síntese* e a proposta de nova teoria evolutiva

Uma das primeiras críticas que a proposta da *Síntese Evolutiva* sofreu, foi em relação à defesa de processos graduais na formação de espécies; Niles Eldredge e Stephen J. Gould publicam, no início da década de 70 do século XX, seu famoso texto sobre a “teoria do equilíbrio pontuado” (ELDREDGE; GOULD, 1972; GOULD; ELDREDGE, 1977), a qual sustenta que grande parte do registro fóssil não mostra evidências de gradualismo; ao contrário, evidencia que, em longos períodos de tempo, as espécies não mudam sua morfologia (o que eles denominaram “estase”), pontuados por rápidos (no sentido de tempo geológico) períodos de especiação. Essa proposta foi bastante criticada por geneticistas de populações (p. ex.: MAYNARD SMITH, 1983), mas que acabou se impondo pela grande quantidade de evidências posteriores em vários táxons. Já no século XXI, dois artigos parecem ter compatibilizado, definitivamente, a estase e a seleção natural

---

<sup>6</sup> Sobre a influência de Dobzhansky de modo geral, bem como no desenvolvimento da genética e evolução no Brasil, ver os artigos de Crodowaldo Pavan e Antônio Brito da Cunha (2003), que conviveram com Dobzhansky, assim como os de Araújo (1998, 2001, 2004).

estabilizadora, respectivamente, por Eldredge e cols. (2005) e por esses e Arnold (2007).

Desde o início dos anos 80, Stephen Jay Gould (1980 p. 120) vinha criticando a *Síntese*; disse ele em um artigo polêmico: “Se a caracterização de Mayr sobre a teoria sintética é precisa, então esta teoria, como proposta geral, está efetivamente morta, não obstante a sua persistência na ortodoxia dos livros-texto”.

Nesse caso, ele se referia a Ernst Mayr, autointitulado um dos “arquitetos da *Síntese*”, em livro muito celebrado (1966); em resumo, a crítica de Gould alicerçava-se em cinco pontos principais: a) a adesão forte às mutações como fonte última de variação; b) na frase já então consagrada de que “evolução é mudança nas frequências dos genes”; c) no papel da deriva genética; d) de que nada mudara, com a descrição da dupla hélice do DNA e do seu funcionamento; e e) a síntese era fortemente reducionista. Ele seguiu na crítica, em artigo de 1982, no qual afirma, como modo de conciliação, que “a síntese moderna está incompleta, não incorreta” (GOULD, 1982). Como alternativa, Gould propunha uma abordagem hierárquica da evolução (tese que ele desenvolveu em sua obra monumental *The structure of evolutionary theory*)(2002). Muitas outras críticas surgiram ao longo das décadas de 80 e 90; um resumo delas está em Araújo (2006b).

Na perspectiva epistemológica, a abordagem reducionista – todos os complexos fenômenos evolutivos explicados por apenas quatro processos – foi alvo de crítica por vários autores. Sarkar (2004), por exemplo, destaca que, se houve uma síntese, ela foi entre a genética clássica (também conhecida como “genética da transmissão”) e a genética de populações. Na primeira grande obra, multiautoral, sobre as origens e o desenvolvimento da *Síntese Evolutiva*, o filósofo Dudley Shapere (1980) discute se, de fato, houve uma síntese, ou uma abordagem multiteórica. Outra crítica, na mesma obra, ressalta a não participação da embriologia (atualmente, biologia do desenvolvimento) na construção da *Síntese*, principalmente por duas razões: a de não tratar de populações e por ainda revelar indícios de lamarckismo por parte de alguns pesquisadores da área (HAMBURGER, 1980). Mais recentemente, Folguera e Araújo (2012) criticaram a preponderância e as limitações da genética de populações na *Síntese Evolutiva*, bem como enfatizaram análises hierárquicas da evolução. Esses autores retomam a crítica de Conrad Waddington, que, em livro da década de 50, menciona

as conquistas muito limitadas da genética de populações, por exemplo, no estudo da especiação.

Até o final do século XX, a *Síntese Evolutiva* recebeu vários acréscimos: a teoria da evolução molecular neutra, que enfatiza o papel do acaso na evolução; a teoria do equilíbrio pontuado, como visto anteriormente e, por último, a teoria evolutiva do desenvolvimento, conhecida como “evo-devo”. Todos esses acréscimos, hoje em dia, constam nos livros-texto de evolução. Mas foi, a partir dos anos 2000, que muitos artigos passam a propor uma nova teoria, como foi o caso do paleontólogo Robert Carroll (2000), que publicou um excelente artigo em que propõe que se leve em conta, como parte dos processos da evolução, a história geológica da Terra, ao lado das inovações descobertas na biologia evolutiva do desenvolvimento.

Dois livros muito importantes foram publicados em 2003, ambos com pouca repercussão naquele momento: *Niche construction: the neglected process in evolution*, de Odling-Smee e cols. e *Developmental plasticity and evolution*, da autoria de Mary Jane West-Eberhard. O primeiro, como ressalta o título, propõe novo processo evolutivo, a construção de nicho, até então visto como algo consequente da ação de genes. Todavia, como destaca o título, propõe um processo dinâmico, não mais coadjuvante, mas primário para a evolução. Um dos coautores, Marcus W. Feldman, é um conhecido teórico da biologia, o que garante capítulos do livro com muitos modelos matemáticos novos. O tema da construção de nicho será um dos principais processos evolutivos, a partir da reunião de Altenberg, na Áustria, em 2008, o que será tratado adiante. O segundo livro trata dos fenótipos em primeiro lugar e de como ambientes diferentes os modificam; isso também era um tema tratado pela *Síntese Evolutiva*, mas, como o anterior, apenas como um subproduto da atividade dos genes. O enfoque da autora, no entanto, foi muito diferente; como ela mesma salienta no Prefácio:

A capacidade de resposta ao ambiente, universal, dos organismos, ao lado dos genes, influencia o desenvolvimento individual [no sentido embriológico] e a evolução orgânica e isto nos impele a reexaminar os grandes temas da biologia evolutiva, sob uma nova luz (p. vii).

A autora, portanto, irá propor novos processos evolutivos, não contemplados ou apenas discutidos pela *Síntese Evolutiva* como secundários na evolução. É notório o desejo da autora de criticar a *Síntese*, como pode ser visto no título de seu primeiro capítulo: “Falhas

e Inconsistências no Pensamento Evolutivo Moderno”. Tanto esse livro como o anterior constituem obras de fôlego com propostas inovadoras.

Ao longo da primeira década do século XXI, muitos artigos foram publicados chamando a atenção para uma revisão da *Síntese Evolutiva* e mesmo uma extensão de seus princípios. Essa situação ficou evidente na organização de um evento no *Konrad Lorenz Institute*, na cidade austríaca de Altenberg, ocorrido entre os dias 10 e 13 de julho de 2008. Lá se reuniram 16 pesquisadores, a maioria biólogos evolucionistas. O fato de terem sido 16 foi contingente, pois um número maior foi convidado e que, por diferentes motivos, não puderam comparecer (Massimo Pigliucci, comunicação pessoal). Como resultado da reunião, foi publicado, em 2010, o livro *Evolution: the extended synthesis*, editado por Massimo Pigliucci e Gerd Müller, dois dos participantes. Cada participante é autor de um capítulo do livro, cuja proposta principal é a de uma reformulação da *Síntese Evolutiva* do século XX; manteve-se, talvez, a título de cautela, o nome *Síntese*, com o acréscimo *Estendida*.<sup>7</sup> De lá para cá, inúmeras publicações foram feitas, aprimorando e expondo didaticamente os princípios, os pressupostos e as previsões da *Síntese Estendida*; uma pequena lista inclui, por exemplo, o livro editado por Gisis e Jablonka (2011), com o sugestivo título de *Transformations of Lamarckism*, o artigo de Noble e cols. (2014), a edição revisada do excelente livro de Jablonka e Lamb (2014), os artigos básicos de Kevin Laland e outros (2015), Laland e cols. (2016), o de Uller e cols. (2018) e o excelente artigo de Baedke e outros (2020), o qual, além de elaborar critérios para avaliar o poder explicativo de teorias, discute o problema do poder explicativo da *Síntese Estendida*. O detalhamento desses textos não cabe no momento; o leitor interessado poderá consultar as referências deste capítulo.

## 4 Conclusão

A contribuição de Darwin para a compreensão dos fenômenos evolutivos foi imensa, não apenas através da sua obra mais conhecida, *A origem das espécies*, mas também por vários outros livros de sua autoria. Destaca-se, dentre esses: *A origem do homem e a seleção sexual* (1871, 2002 tradução brasileira), uma exposição muito clara sobre

<sup>7</sup> Dois artigos recentes fazem crítica a essa denominação: o de Lamas (2019) e o de Reis e Araújo (2020).

como abordar o tema da evolução humana, difícil para a época; além disso, mais da metade do livro trata do processo de seleção sexual, que fora apenas resumido em *A origem*. É importante destacar que, se, atualmente, estamos em um período de transição para uma nova teoria evolutiva, abrangente, pluralista quanto aos processos evolutivos, a *Síntese Evolutiva Estendida*, um exame detalhado da obra de Darwin mostra que ele não se restringiu ao processo de seleção natural para explicar o fenômeno *evolução*. Uma leitura atenta de seus livros revela um pensador profundo, para quem a evolução teria múltiplas causas.

A teoria que foi hegemônica durante mais de 60 anos, a *Síntese Evolutiva*, está sendo substituída por outra, nova, muito mais abrangente e robusta. Mas, mesmo assim, uma parte considerável da comunidade de evolucionistas ainda não aceita a nova proposta, defendendo que os novos processos estão implícitos nas discussões da teoria tradicional; é o que discutem Kevin Laland mais sete autores, a favor da nova proposta, contra Gregory Wray mais seis evolucionistas que se posicionam contra (LALAND *et al.*, 2014).

## Referências

- ARAÚJO, A. M. A influência de Theodosius Dobzhansky no desenvolvimento da genética no Brasil. *Episteme*, Porto Alegre, v. 3, n. 7, p. 43-54, 1998.
- ARAÚJO, A. M. O salto qualitativo em Theodosius Dobzhansky: unindo as tradições naturalista e experimentalista. *História, Ciências, Saúde*. Rio de Janeiro, v. 8, n. 3, p. 713-726, 2001.
- ARAÚJO, A. M. Spreading the evolutionary synthesis: Theodosius Dobzhansky and genetics in Brazil. *Genetics and Molecular Biology*, São Paulo, v. 27, n. 3, p. 467-475, 2004.
- ARAÚJO, A. M. Síntese evolutiva, constrição ou redução: há espaço para outros enfoques? *Filosofia e História da Biologia*, São Paulo, n. 1, p. 5-19, 2006a.
- ARAÚJO, A. M. Estará em curso o desenvolvimento de um novo paradigma teórico para a evolução biológica? In: MARTINS, L. A. C.; REGNER, A. C. K.; LORENZANO, P. (ed.). *Ciências da vida: estudos filosóficos e históricos*. Campinas: AFHIC, 2006b. p. 1-27.
- ARAÚJO, A. M. Vladimir A. Kostitzin, teórico, ignorado pelos arquitetos da Síntese Evolutiva. *Filosofia e História da Biologia*, São Paulo, n. 2, p. 5-22, 2007.

- BAEDKE, J.; FÁBREGAS-TEJEDA, A.; VERGARA-SILVA, F. Does the Extended Evolutionary Synthesis entail extended explanatory power? *Biology and Philosophy*, 35(20) <https://doi.org/10.1007/s10539-020-9736-5>
- BARLOW, N. *The autobiography of Charles Darwin – 1809-1882*. New York: W.W. Norton & Company, 1969.
- BOWLER, P. J. *The Eclipse of Darwinism-Anti-Darwinian Theories in the Decades Around 1900*. Baltimore; Johns Hopkins University Press, 1983.
- BURHARDT, F. *As cartas de Charles Darwin: uma seleta, 1825-1859*. São Paulo: Edunesp, 1998.
- CARROLL, R. L. Towards a new evolutionary synthesis. *Trends in ecology and evolution*, v. 15, n. 1, p. 27-32, 2000.
- CROW, J. F. Hardy, Weinberg, and language impediments. *Genetics*, n. 152, p. 821-825, 1999.
- DARWIN, C. *A origem das espécies*. Trad. brasileira da 1. ed., 1859. Belo Horizonte: Villa Rica Editoras Limitadas, 1990.
- DELAGE, Y. e GOLDSMITH, M. *Les théories de l'évolution*. Paris: Flammarion, 1924.
- DOBZHANSKY, Th. *Genetics and the origin of species*. The Columbia Classics in Evolution Series. New York: Columbia University Press, 1937.
- DOBZHANSKY, Th. Oral history memoir. [Entrevista concedida à] Barbara Land. New York: Columbia University Press; Oral History Research Office, 1962.
- ELDREDGE, N.; GOULD, S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T. M. (ed.). *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper & Co., 1972. p. 82-115.
- ELDREDGE, N. *et al.* The dynamics of evolutionary stasis. *Paleobiology*, v. 31, n. 2, p. 133-145, 2005.
- ESTES, S.; ARNOLD, S. J. Resolving the paradox of stasis: models with stabilizing selection explain evolutionary divergence on all timescales. *The American Naturalist*, v. 2, n. 169, p. 227-244, 2007.
- FISHER, R. A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, n. 52, p. 399-433, 1918.
- FOLGUERA, G.; ARAÚJO, A. M. Análisis histórico y filosófico del predominio de la genética dentro de la síntesis biológica. In: SILVA, C. C.; SALVATICO, L. (ed.). *Filosofia e história da ciência no Cone Sul*. Sétimo Encontro AFHIC, Buenos Aires, 2012. p. 129-137.

- GISSIS, S. B.; JABLONKA, E. (ed.). *Transformations of Lamarckism: from subtle fluids to molecular biology*. Cambridge Mass: Massachusetts Institute of Technology Press, 2011.
- GOULD, S. J. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, v. 6, n. 1, p. 119-130, 1980.
- GOULD, S. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory. *Science*, n. 216 (4544): p. 380-387, 1982.
- GOULD, S. J. *The Structure of Evolutionary Biology*. Cambridge Mass: The Belknap Press, 2002.
- GOULD, S. J.; ELDRIDGE, N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, v. 3, n. 2, p. 115-151, 1977.
- HAHN, H.; NEURATH, O.; CARNAP, R. The scientific conception of the world: the Vienna Circle. In: NEURATH, O. *Empiricism and sociology*. Dordrecht: D. Reidel Publishing Company, 1973. p. 299-318.
- HAMBURGER, V. Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory. In: MAYR, E.; PROVINE, W. B. (org.). *The Evolutionary Synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge Mass: Harvard University Press, 1980. p. 97-112.
- HARDY, G. H. Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, n. XXVIII, p. 49-50, 1908.
- HODGE, J. Knowing about evolution: Darwin and his theory of natural selection. In: CREATH, R.; MAIENSCHEIN, J. (ed.). *Biology and epistemology*. Cambridge, UK: Cambridge Studies in Philosophy and Biology; Cambridge University Press, 2000. p. 27-47.
- HUXLEY, J. *Evolution: the modern synthesis*. Londres: George Allen & Unwin, 1942.
- HUXLEY, J. *Evolution: the Modern Synthesis*. 3. ed. rev. e ampl. George Allen & Unwin. Londres. 1974.
- JABLONKA, E.; AMB, M. *Evolution in Four Dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the Hhistory of life*. Cambridge, Mass: a Bradford Book; MIT Press, 2014.
- LALAND, K. *et al.* Does the evolutionary theory need a rethink? Point and Counterpoint. *Nature*, Londres, p. 161-164, 2014.
- LALAND, K. *et al.* The Extended Evolutionary Synthesis: its structure, assumptions, and predictions. *Proceedings of the Royal Society B*, Londres, 282 (1813) <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015>.

- LALAND, K.; ODLING-SMEE, J.; ENDLER, J. Niche construction, source of selection and trait coevolution. *Interface Focus*, Londres, v. 7. 20160147. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0147>
- LAMAS, S. G. El ideal de unificación en biología: el caso de la síntesis evolutiva extendida. *Revista de Humanidades de Valparaíso*, Chile, n. 14, p. 275-286, 2019.
- LARGENT, M. A. The so-called eclipse of darwinism. In: CAIN, J.; RUSE, M. (ed.). *Descended From Darwin: Insights into the evolutionary studies, 1900-1970*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 3-21.
- LEVINE, L. (ed.). *Genetics of Natural Populations: the continuing importance of theodosius Dobzhansky*. New York: Columbia University Press, 1995.
- MARTINS, L. A. C. P. Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas. *Filosofia Unisinos*, São Leopoldo, RS, v. 8, n. 2, p. 170-190, 2007.
- SMITH, J. M. The genetics of stasis and punctuation. *Annual Review of Genetics*, n. 11, p. 17-25, 1983.
- MAYO, O. A century of Hardy-Weinberg equilibrium. *Twin Research and Human Genetics*, v. 11, n. 3, p. 249-256, 2008.
- MAYR, E. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Mass: The Belknap Press, 1966.
- MAYR, E. Darwin's five theories of evolution. In: KOHN, D. (ed.). *The darwinian heritage*. New Jersey: Princeton University Press, 1985. p. 755-772.
- MENDEL, G. Experiments on plant hybridization. In: BLUMBERG, M. Rev. da trad. de William Bateson 1901. *Mendel web project*. Electronic Scholarly Publishing Project (<http://www.esp.org>), 1996. p. 1-39.
- NOBLE, D. *et al.* Evolution evolves: physiology returns to centre stage. *Journal of Physiology*, v. 592, n. 11, p. 2.237-2.244, 2014.
- ODLING-SMEE, J.; LALAND, K. E.; FELDMAN, M. W. *Niche Construction – The Neglected Process in Evolution*. Monographs in Population Biology. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 2003.
- OLBY, R. *Origins of mendelism*. 2. ed. Chicago: The University of Chicago Press, 1985.
- PAVAN, C.; BRITO DA CUNHA, A. Theodosius Dobzhansky and the development of Genetics in Brazil. *Genetics and molecular biology*, São Paulo, v. 26, n. 3, p. 387-395, 2003.



- PIGLIUCCI, M.; MÜLLER, G. B. *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, Mass: Massachusetts Institute of Technology Press, 2010.
- PROVINE, W. B. *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1971.
- REIS, C. R. M.; ARAÚJO, L. A. L. Extended Evolutionary Synthesis: neither synthesis nor extension. *Biological Theory*. Publicado Online 16 April 2020. (<https://doi.org/10.1007/s13752-020-00347-6>)
- RICHARDS, R. J. The epistemology of historical interpretation: progressivity and recapitulation in Darwin. In: CREATH, R.; MAIENSCHNEIN, J. (ed.). *Biology and Epistemology*. Cambridge, UK: Cambridge Studies in Philosophy and Biology. Cambridge University Press, 2000. p. 64-88.
- RUSE, M. Darwin and the philosophers: epistemological factors in the development and reception of the theory of The Origin of Species. In: CREATH, R.; MAIENSCHNEIN, J. (ed.). *Biology and Epistemology*. Cambridge, UK: Cambridge Studies in Philosophy and Biology; Cambridge University Press, 2000. p. 3-26.
- SARKAR, S. Evolutionary theory in the 1920s: the nature of the synthesis. *Philosophy of Science*. 71: p. 1.215-1.226, 2004.
- SHAPER, D. The meaning of the evolutionary synthesis. In: MAYR, E.; PROVINE, W. B. (org.). *Evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Cambridge, Mass: Harvard University Press, 1980. p. 388-398.
- SMOCOVIDIS, V. B. *Unifying Biology: the evolutionary synthesis and evolutionary biology*. Princeton: Princeton University Press, 1996.
- ULLER, T. *et al.* Developmental bias and evolution: a regulatory network perspective. *Genetics*, n. 289, p. 949-966, 2018.
- WEINBERG, W. On the demonstration of inheritance in Man. In: JAMESON, D. L. (org.). *Evolutionary genetics*. Trad. do original alemão de Roy A. Jameson. Pennsylvania: Benchmark Papers in Genetics. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1977. p. 115-125.
- WEST-EBERHARD, M. J. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford Univ. Press, 2003.

**Submetido em 5 de julho de 2020.**

**Aprovado em 18 de outubro de 2020.**