

Mais que seleção: o papel do ambiente na origem e evolução da diversidade fenotípica



Leandro Lofeu¹, Tiana Kohlsdorf²

¹ Pós graduando do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo

² Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

Autor para correspondência: tiana@usp.br

A Teoria Evolutiva tradicionalmente aborda o ambiente apenas como agente *seletor* de variação fenotípica. Um acúmulo crescente de evidências sugere entretanto um papel adicional do ambiente no processo evolutivo: o de *induzir* variação fenotípica. A presença de plasticidade em vias de desenvolvimento expõe a variação genética existente que estaria “escondida” em outra condição ambiental. Nesse modelo de evolução adaptativa, a *plasticidade fenotípica* atua juntamente com a *variação genética* nos processos que originam novos fenótipos em uma população.

A Teoria da Evolução foi inicialmente sintetizada por Darwin em sua obra “*Origem das Espécies*”, publicada em 1859, e posteriormente expandida na Síntese Moderna (1930-1940) com a incorporação dos mecanismos de herança mendeliana e da genética de populações. Sob a ótica desta, a evolução biológica resulta do somatório de diversos processos, como mutação, deriva genética, migração e seleção natural, os quais em conjunto alteram as frequências alélicas dentro e entre as populações ao longo das gerações. Neste contexto, o ambiente foi tradicionalmente estabelecido como um agente *seletor*, que atua na evolução adaptativa eliminando ou fixando fenótipos (e seus alelos) e, consequentemente, moldando uma população segundo as pressões impostas pelas interações bióticas e abióticas entre os organismos e o meio. A ênfase na origem genética da variação fenotípica (ex: polimorfismos) e no papel *seletivo* do ambiente restringiu o espaço dedicado dentro da concepção teórica da Síntese Moderna para a apreciação do papel que o ambiente exerce durante os processos de desenvolvimento quando atua como um *indutor* de variação fenotípica.

Alguns autores, anteriores à síntese Moderna, já haviam advogado um papel para o ambiente que transcendia uma função restrita de agente seletor das variantes fenotípicas. Tais autores acreditavam que mudanças ambientais poderiam estar envolvidas na origem de novos fenótipos, estabelecidos ao longo do desenvolvimento do organismo. Nas últimas décadas, esta hipótese voltou a receber atenção devido ao crescente número de estudos sobre plasticidade fenotípica e às descobertas em biologia do desenvolvimento referentes aos processos regulatórios que orquestram o desenvolvimento e aos demais mecanismos epigenéticos envolvidos. Alguns desses autores argumentam que novas variantes fenotípicas poderiam surgir por meio de mudanças plásticas no desenvolvimento, quando uma população é exposta a um novo parâmetro ambiental. Ao se desenvolver dentro de uma nova janela do gradiente ambiental, a variação genética que já estaria presente, porém “escondida” na antiga janela do gradiente, seria exposta. Devido à plasticidade nas vias de desenvolvimento, um fenótipo variante poderia surgir. Sob essa óti-

ca, novos fenótipos poderiam surgir a partir da variação genética presente na população, sem que necessariamente um novo alelo com efeitos fenotípicos aparecesse, de modo que o ambiente em que um organismo se desenvolvesse passasse a figurar não apenas como agente seletor da variação existente, mas também como elemento indutor de variação fenotípica.

O presente texto aborda o duplo papel do ambiente na evolução fenotípica, o qual atua simultaneamente como agente *indutor* e *seletor* de novos fenótipos. Maior ênfase, entretanto, é dada ao papel *indutor* do ambiente, uma vez que é escassa a abordagem do assunto em livros didáticos e em livros de divulgação científica. Os conceitos trabalhados ao longo do texto objetivam esclarecer ‘por que’ e ‘como’ o ambiente pode gerar novos fenótipos. Para tal, são estudados os conceitos de *Entrenchment*, Plasticidade Fenotípica e Normas de Reação para analisar e discutir os efeitos de componentes ambientais sobre processos de desenvolvimento dos organismos, ilustrando como alterações em parâmetros ambientais podem resultar na presença de novos fenótipos em gerações subsequentes. Especificamente, a seção ‘O ambiente e o *Entrenchment*’ explica por que o ambiente atua como agente indutor de variação, enquanto a seção ‘Evolução do *Entrenchment*: Variação Genética, Plasticidade Fenotípica e Seleção Natural’ dedica-se a esclarecer como o ambiente pode induzir a expressão de novos fenótipos

O AMBIENTE E O ENTRENCHMENT

O ambiente pode exercer algum papel no surgimento inicial de novas variantes fenotípicas? Quão relevante seria esse papel no processo evolutivo? As respostas para tais questões dependem primariamente da relação que é postulada entre ambiente e fenótipo durante o desenvolvimento de um organismo. Em contrapartida, a uma visão estritamente ‘selecionista’, o ambiente aqui é retratado como um participante ubíquo do desenvolvimento, sendo as diversas fases ontogenéticas dos organismos influenciadas pelas condições ambientais em que esses se encontram. Antes de ser iniciada a discussão,

Ontogenia é o processo de desenvolvimento de um organismo considerando toda a sua existência.

é preciso definir o significado do termo ‘ambiente’ utilizado, especificamente, neste texto: ‘ambiente’ refere-se ao *contexto ecológico em que um organismo está inserido ao longo de toda sua ontogenia*. Este contexto inclui parâmetros bióticos e abióticos, como fatores maternos presentes no vitelo, interações intra e interespecíficas, disponibilidade de nutrientes, temperatura, luminosidade e pressão atmosférica. Embora tais interações ocorram durante toda a vida de um organismo, são enfatizadas, particularmente neste trabalho, aquelas que ocorrem durante os estágios de desenvolvimento *embrionário, larval e juvenil*: esses estágios específicos concentram a maior parcela das etapas de formação e crescimento da maioria dos organismos, constituindo uma fase em que a influência de fatores ecológicos na determinação do fenótipo parece mais acentuada.

Discussões acerca da plasticidade fenotípica são frequentemente permeadas por afirmações dos ‘efeitos’ ou ‘influências’ do ambiente na produção de um dado fenótipo,

em etapas específicas do desenvolvimento. Entretanto, elementos do ambiente, em determinado momento, podem passar a fazer parte das próprias vias de desenvolvimento de um organismo, da mesma forma que seus genes. Essa perspectiva foi amplamente explorada por West-Eberhard em seu livro intitulado “*Developmental Plasticity and Evolution*”, quando a autora resgata o conceito de ‘*Entrenchment*’ para ilustrar e nomear suas ideias. Segundo a mesma, o termo ‘*entrenchment*’ define o ‘*processo pelo qual elementos ambientais, bióticos e abióticos, são incorporados como componentes e/ou sinais essenciais ao desenvolvimento fenotípico dos organismos, em conjunto com seus genes*’. Esse processo pode ser observado no desenvolvimento de diversas espécies, podendo ser citado o exemplo de diversas vitaminas adquiridas na dieta que possuem papel fundamental para que o desenvolvimento ocorra e, havendo deficiência das mesmas, elas poderiam acarretar problemas que incluem a morte do embrião. O Ácido Retinóico, em particular, é um derivado da Vitamina A que se tornou essencial em diversas vias de desenvolvimento embrionário, regulando o crescimento e a diferenciação de uma miríade de tecidos e órgãos. Na ausência do Ácido Retinóico, o desenvolvimento humano e dos vertebrados, em geral, é inviabilizado. Outro exemplo é a relação entre temperatura e desenvolvimento observada em alguns répteis, como crocodilos e tartarugas. Esse parâmetro ambiental é fator decisivo na determinação sexual dessas espécies, embora não seja o único, pois a temperatura experimentada pelos ovos durante a incubação depende da escolha de sítios de nidificação pelas fêmeas. Tal processo também é notável em várias espécies de insetos sociais, como abelhas e formigas, nas quais o *entrenchment* da dieta tornou-se elemento essencial para o processo de determinação de castas: a produção de uma rainha ou de uma operária é dependente do tipo de alimento recebido durante o desenvolvimento larval. Igualmente, em algumas espécies de plantas, certos sinais ambientais, como atrito mecânico, exposição ao frio, e mesmo a passagem pelo trato intestinal de um animal, passaram a ser quase obrigatórios para a quebra do estágio de dormência e a adequada germinação da semente.



A presença de alguns elementos ambientais é tão genérica em organismos vivos que se esquece que, a princípio, sua incorporação ao fenótipo foi, por si só, uma novidade evolutiva como, por exemplo, o uso do oxigênio nas vias de metabolismo animal, a incorporação de dióxido de carbono e luz solar em vias metabólicas de plantas, a presença de ferro constituinte nos grupos heme das hemoglobinas, e a inclusão de cálcio durante o surgimento de tecidos mineralizados em diversos grupos animais. Em escala diferente, mitocôndrias e cloroplastos são exemplos famosos da incorporação de um organismo inteiro ao desenvolvimento de outros, assim como nos casos de simbiose ou mutualismo obrigatório, como associações bióticas essenciais para o desenvolvimento e sobrevivência de determinados organismos.

Todos os exemplos citados ilustram a diversidade e abrangência de *entrenchment* no mundo biológico. Esses exemplos permitem a enumeração de alguns pontos iniciais de reflexão acerca do papel exercido pelo ambiente no estabelecimento de fenótipos durante processos evolutivos:

- I) o ambiente participa do desenvolvimento fenotípico, fornecendo tanto os materiais para a sua construção quanto as condições ideais para que ele ocorra. Os elementos que fazem parte dos produtos gênicos são eles mesmos, importados do ambiente externo.
- II) nenhum dos fatores citados em nossos exemplos (vitaminas, dieta, temperatura, escolha da fêmea, estresse mecânico e químico) é codificado pelo genoma do zigoto. Tais fatores não estão incorporados no programa genético do organismo em desenvolvimento, pois são atributos de seu ambiente externo.
- III) apesar de não fazerem parte do repertório genético do organismo, esses fatores ambientais **foram incorporados** como constituintes essenciais ao desenvolvimento, atuando como sinais informativos para estágios ontogenéticos específicos, regulando e definindo o fenótipo, ou provendo matéria-prima para sua produção. Alguns fatores ambientais são necessários para início ou transição entre

estágios ontogenéticos, o que os torna tão imprescindíveis no desenvolvimento quanto os próprios genes. Essa afirmativa é reforçada pela identificação de desvios fenotípicos severos, comparáveis a mutações deletérias em genes de maior efeito, frequentemente desencadeados por alterações drásticas em parâmetros ambientais. Cabe ressaltar, entretanto, que essa incorporação de elementos não-genéticos às vias de desenvolvimento depende da presença na população de genótipos capazes de utilizar tais elementos, como explicado ao longo do texto (ver seção 'Evolução do *Entrenchment*: Variação Genética, Plasticidade Fenotípica e Seleção Natural').

Esses três pontos tornam evidentes o papel essencial do ambiente, ao lado dos genes, no desenvolvimento dos organismos desde estágios muito iniciais de formação. A participação de fatores ambientais no desenvolvimento, entretanto, não remete obrigatoriamente a cenários de surgimento de novos fenótipos ou inovação de vias de desenvolvimento. A discussão acima também não presume necessariamente que os possíveis desvios fenotípicos desencadeados por variações ambientais seriam mantidos ao longo da evolução: a relevância do *Entrenchment* em processos evolutivos envolvendo transformações fenotípicas será discutida a seguir.

EVOLUÇÃO DO ENTRENCHMENT: VARIAÇÃO GENÉTICA, PLASTICIDADE FENOTÍPICA E SELEÇÃO NATURAL

Como o '*Entrenchment*' evoluiu? Em outras palavras: como um organismo pode responder a elementos ambientais de modo que estes passem a se tornar parte de seu próprio desenvolvimento? A resposta está na *plasticidade fenotípica*, um fenômeno diretamente relacionado ao conceito de *normas de reação*.

Plasticidade fenotípica é a capacidade de um genótipo único exibir fenótipos distintos em resposta à variação no ambiente: um organismo, diante de um parâmetro ambiental específico, expressa um fenótipo diferente

do que seria expresso em outra condição ambiental. Esse conjunto de diferentes fenótipos expressos por um mesmo genótipo são a *norma de reação* desse genótipo. O fenótipo produzido pode ser um traço bioquímico, morfológico, fisiológico, comportamental ou, mais comumente, o produto da interação entre todas essas dimensões biológicas. A plasticidade fenotípica é uma propriedade universal da vida, e acredita-se que exerceu importante papel em sua origem e etapas iniciais de evolução. A plasticidade fenotípica tem base genética, o que permite que ela evolua.

O conceito de *normas de reação* e sua relação com *plasticidade fenotípica* é ilustrado no gráfico hipotético apresentado na Figura 1.

O gráfico em questão é composto por 6 genótipos distintos, cada um representado por uma linha colorida. Pode-se imaginar, por exemplo, que cada uma dessas linhas coloridas representa uma linhagem de organismos equivalentes geneticamente, como clones, e o conjunto total de linhas coloridas formaria uma população de genótipos. A ordenada representa uma característica fenotípica (o tamanho ao nascimento) e a abscissa ilustra três condições distintas do parâmetro ambiental 'temperatura de incubação'.

O primeiro padrão a ser ressaltado na Figura 1 consiste na diferença entre as linhagens quanto a seu tamanho ao nascimento em função da temperatura experimental durante o desenvolvimento:

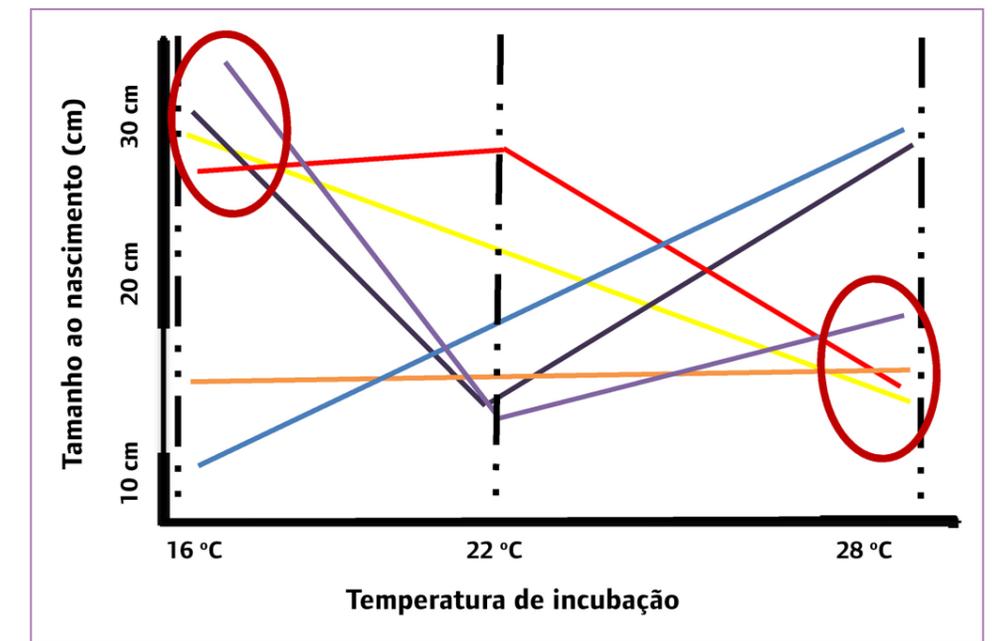


Figura 1. Exemplo hipotético de normas de reação: linhas coloridas representam diferentes linhagens, cada uma, um genótipo; a ordenada representa o fenótipo (tamanho ao nascimento), a abscissa representa o parâmetro ambiental (temperatura de incubação, em °C); os círculos vermelhos destacam os conjuntos de genótipos que se expressam como fenótipos semelhantes dentro de determinada amplitude térmica.

- a) enquanto o tamanho corpóreo diminui com o aumento da temperatura de incubação em algumas linhagens (genótipo amarelo), a mesma característica aumenta em outras linhagens (genótipo azul);
- b) existem ainda linhagens que exibem grande variação no tamanho entre os ambientes térmicos (genótipos vermelho e preto). A variação nas relações identificadas no gráfico ocorre porque o estabelecimento do fenótipo 'tamanho ao nascimento' depende do 'ambiente térmico' em que o organismo se desenvolve, de forma que diferenças nas temperaturas de incubação alteram as taxas de crescimento;
- c) outro padrão notável é que as linhagens no gráfico diferem também na magnitude da resposta fenotípica: enquanto algumas são muito sensíveis (como o genótipo roxo), outras parecem não responder à variação térmica (como o genótipo laranja). Essas diferenças indicam que a existência de uma resposta fenotípica, bem como sua forma e magnitude, depende do genótipo específico de cada linhagem.

Um mesmo conjunto de genótipos pode manifestar fenótipos muito parecidos e constantes em um determinado ambiente, mas diferir consideravelmente nos fenótipos resultantes de sua expressão em outra condição ambiental. Essa ideia fica mais evidente quando se observa cada extremo da temperatura de incubação separadamente na Figura 1: três genótipos - amarelo, vermelho e roxo - resultam em fenótipos muito semelhantes quando as linhagens se desenvolvem dentro de cada extremo: - a 16°C, os três genótipos resultam em indivíduos que nascem com um tamanho maior (cerca de 30 cm) e a 28°C, os mesmos genótipos resultam em indivíduos menores (entre 10 e 15 cm). Em contrapartida, os fenótipos expressos em temperatura intermediária (22°C) não apresentam um padrão específico de variação. Com base nos dados apresentados acima e no gráfico, pode-se, agora, imaginar uma população hipotética que a princípio se desenvolve em um ambiente de incubação de 28°C, na qual os indivíduos apresentam tamanho médio de 15 cm. Se parte dessa população invade um novo ambiente de incubação, com temperatura a 16°C, os indivíduos produzidos têm tamanho médio de 30 cm. Em um cenário no qual a seleção no primeiro ambiente favorece indivíduos menores, mas no segundo ambiente favorece maiores, é provável que a divergência fenotípica entre as duas populações reflita a divergência na amplitude da norma de reação dos genótipos selecionados. Nesse contexto, o conjunto de genótipos inicialmente permaneceria o mesmo entre os dois ambientes, mas suas normas de reação resultariam em fenótipos distintos (tamanhos diferentes ao nascimento), e é sobre essa diferença na resposta fenotípica que a seleção natural atuaria.

O entendimento dos conceitos de *plasticidade fenotípica* e *normas de reação* permite a apreciação de sua relação com a evolução do *entrenchment*: uma característica plástica é sensível a parâmetros do ambiente em que o organismo se desenvolve, e variações nesses parâmetros influenciam a formação e a expressão final dessa característica. Por meio da plasticidade fenotípica, a variação ambiental passa, portanto, a ser um agente determinante de variação fenotípica, atuando em conjunto com a variação genética,

e diferentes ambientes podem restringir ou ampliar essa variação genética expressa nos caracteres fenotípicos. Adicionalmente, a base genética dessa sensibilidade ao ambiente permite que o fenótipo plástico evolua, de modo que novos elementos e sinais ambientais sejam incorporados ao seu próprio desenvolvimento pela seleção de genótipos capazes de explorar tais elementos e sinais.

Essas relações podem ser melhor visualizadas com um trabalho experimental realizado por Suzuki e Nijhout em 2006, que investigou a evolução de plasticidade fenotípica na lagarta da mariposa *Manduca sexta*, uma espécie muito próxima da *Manduca quinquemaculata*. A lagarta *M. quinquemaculata* apresenta um **polifenismo** de cores dependente da temperatura: na temperatura de 20°C, a lagarta eclode preta, enquanto lagartas que se desenvolveram a 28°C eclodem verdes. Esse polifenismo é mantido por seleção na natureza, e parece explicado pela necessidade de absorver luz do sol no inverno (a 20°C) e de escapar de predadores no verão (a 28°C). A lagarta *M. sexta*, porém, não apresenta esse polifenismo: indivíduos dessa espécie eclodem verdes a qualquer temperatura em que são incubados. Entretanto, populações de *M. sexta* apresentam um mutante natural com coloração preta. Os autores então expuseram esse mutante preto inicialmente a um choque térmico de 42°C em laboratório. Como resultado, obtiveram um conjunto de lagartas composto por fenótipos variando gradativamente, de totalmente pretas, a completamente verdes. A dinâmica evolutiva dessa resposta plástica induzida artificialmente sobre o mutante foi detalhada por meio de cruzamentos induzidos apenas entre indivíduos que sempre se tornavam completamente verdes após o choque térmico, de modo a selecionar favoravelmente a plasticidade.

Ainda para o experimento, o mesmo foi realizado com indivíduos que continuavam totalmente pretos mesmo após o choque térmico, um cenário que desfavorecia a plasticidade. Esse experimento de seleção produziu resultados interessantes: uma linhagem apresentando polifenismo de cor evoluiu no laboratório em apenas 13 gerações sob seleção. A maioria dos indivíduos selecionados

Polifenismo - fenótipos alternativos e descontínuos que são induzidos por variáveis ambientais.



favoravelmente para o polifenismo passou a gerar indivíduos verdes quando expostos acima de 28,5°C, um regime térmico equivalente ao que produz esse fenótipo em *Manduca quinquemaculata*. Após apenas 7 gerações, as linhagens selecionadas para a cor preta não respondiam mais ao choque térmico, e todos os indivíduos eram pretos independentemente da temperatura de incubação, resultando em uma linhagem cuja pigmentação é insensível à variação da temperatura de incubação.

Das muitas inferências relevantes que resultam desse estudo, duas são ressaltadas devido à sua relação com a presente discussão:

I. *Os regimes artificiais de seleção - aplicados a genótipos com determinada norma de reação (sensibilidade à temperatura na produção do fenótipo de pigmentação) - fixaram uma população que incorporou de forma genérica um novo limiar térmico como sinal durante seu desenvolvimento.*

II. *O trabalho descrito ilustra como uma combinação de variação genética, plasticidade fenotípica e seleção, favorecendo uma resposta plástica, pode resultar em entrenchment.*

Existem outros estudos corroborando a possibilidade de *entrenchment* resultante da seleção sobre a plasticidade fenotípica. Por exemplo, utilizando diferentes substratos disponíveis, algumas proteínas são capazes de catalisar diferentes reações enzimáticas simplesmente por meio de alterações plásticas em sua conformação. Esse é o caso da quimotripsina, da anidrase carbônica bovina, e de membros da família de citocromo P450. Tal "promiscuidade catalítica" (WAGNER, 2011) ilustra o papel da plasticidade inerente à estrutura proteica na exploração de novos recursos e aquisição de novas vias metabólicas durante a evolução. Um ambiente estressante, porém constante, também pode resultar na evolução de *entrenchment*, como

evidenciado na espécie de violeta, *Viola calaminaria*, continuamente exposta a concentrações excessivas de zinco. Altas concentrações deste elemento no solo são geralmente tóxicas para a maioria das plantas, mas alguns táxons evoluíram tolerância ao zinco. A espécie *Viola calaminaria*, entretanto, é considerada metalífera o que significa que ocorre restritamente em solos ricos deste elemento. Nesta espécie, as altas concentrações de zinco presentes no solo, antes danosas, tornaram-se um constituinte essencial ao seu desenvolvimento.

Um cenário semelhante é observado em animais que produzem substâncias tóxicas como resultado do metabolismo e excreção de compostos ingeridos a partir da dieta, como alguns insetos e anuros, nos quais esses metabólitos passaram a atuar como mecanismos de defesa contra predadores. Segundo West-Eberhard, a incorporação de elementos ambientais ao desenvolvimento (*Entrenchment*) deve ser entendida como 'a evolução de uma dependência entre desenvolvimento fenotípico e elementos ambientais originalmente presentes, porém não essenciais ou utilizados até que a seleção natural tenha favorecido genótipos capazes de explorá-los'.

AMBIENTE INDUTOR E SELETOR: UM MODELO DO DUPLO PAPEL NA EVOLUÇÃO ADAPTATIVA

A universalidade da plasticidade fenotípica entre os organismos e sua relação com o *entrenchment* fazem do ambiente muito mais do que apenas um agente seletivo que fixa ou elimina fenótipos (e alelos): eles o estabelecem diretamente como um fator ativo e importante na origem de novos fenótipos. É plausível, portanto, que mudanças ambientais anteriores tenham desencadeado o início de eventos de diversificação fenotípica e radiação adaptativa.

Muitos autores têm proposto um modelo de evolução adaptativa que é dirigido por plasticidade e, portanto, iniciado por mudanças no ambiente. Este modelo não é uma alternativa ao modelo tradicional de evolução adaptativa proposto pela Síntese Moderna, mas é uma extensão deste último, adicionando uma

peça a mais no quebra-cabeça da compreensão da evolução darwiniana. Segue abaixo um resumo do modelo de evolução adaptativa "tradicional", que toma a plasticidade fenotípica como um ruído e, o ambiente, como um agente seletivo apenas, e um modelo que considera a plasticidade e o ambiente, ao lado da variação genética, como fatores fundamentais na origem de novos fenótipos.

Modelo de evolução adaptativa Neodarwinista

- I. Variantes fenotípicas presentes na população em uma determinada frequência (geralmente baixa) resultam do surgimento de novos alelos (ex: polimorfismos).
- II. Em contato com um novo ambiente ou diante de mudanças no ambiente atual, os fenótipos variantes previamente presentes nessa população, podem ser selecionados favoravelmente (fixação) ou negativamente (eliminação), dependendo de seus efeitos na sobrevivência e reprodução dos indivíduos na nova situação ambiental. Dessa forma, a frequência dos fenótipos (e alelos) altera-se ao longo das gerações na população.
- III. Quando um (ou alguns) dos fenótipos variantes (e seus genótipos) é mais vantajoso nas novas condições ambientais, sua frequência aumenta e a variante é fixada na população, caracterizando uma adaptação ao novo ambiente.



Modelo de evolução adaptativa que considera plasticidade fenotípica, Entrenchment e normas de reação

- I. Quando uma população é exposta a uma nova condição ambiental, novos fenótipos podem ser expressos como reflexo das normas de reação dos genótipos previamente presentes nesta.
- II. Ao contrário das variáveis fenotípicas resultantes de mutações genéticas, que inicialmente afetam um ou poucos indivíduos em uma população, os novos fenótipos resultantes da indução ambiental podem representar uma proporção considerável de genótipos da população (muitos convergindo em suas normas de reação), uma vez que mudanças no ambiente atingem a população como um todo.
- III. A indução do novo fenótipo ao longo das gerações pode ser tão persistente quanto forem as variáveis ambientais que o induziram inicialmente.
- IV. Mudanças plásticas podem resultar em fenótipos muito distintos (como no caso dos polifenismos), assim, uma população exposta a um novo ambiente pode mudar abruptamente por plasticidade de uma geração para outra. Havendo forte seleção sobre o novo fenótipo, a fixação pode ocorrer rapidamente.
- V. A seleção pode fixar ou eliminar os fenótipos induzidos no novo ambiente,

alterando as frequências alélicas na população e, conseqüentemente, as normas de reação representadas. A seleção ainda figura como mecanismo essencial em processos de evolução adaptativa, mas a existência de variação fenotípica, sobre a qual a seleção atua, resulta tanto de polimorfismos decorrentes de mutações quanto da expressão diferencial de normas de reação induzidas por variação ambiental.

A incorporação na Teoria Evolutiva dos conceitos de *Entrenchment*, plasticidade fenotípica e normas de reação ressalta a influência de variáveis ambientais no estabelecimento do fenótipo durante sua ontogenia, fundamentando a discussão acerca do papel do ambiente como indutor de variação fenotípica. Sob essa perspectiva, é essencial a incorporação à Teoria de modelos que considerem o ambiente também como agente indutor da variação fenotípica, em conjunto com os genes. Tais modelos podem contribuir para a Síntese Moderna por ampliar seu escopo explicativo e viabilizar maior apreciação da complexidade que resulta dos diversos níveis em interação nos organismos.

REFERÊNCIAS

GILBERT, S. F.; EPEL, D. *Ecological Developmental Biology*. Sinauer Associates Inc, 2009.

LALAND, K.; ULLER, T.; FELDMAN, M.; STERENLY, K.; MULLER, G. B.; MOCZEK, A.; JABLONKA, E.; ODLING-SMEE, J.; WRAY, G.A.; HOEKSTRA, H. E.; FUTUYMA, D. J.; LENSKI, R. E.; MACKAY, T. F. C.; SCHLUTER, D.; STRASSMANN, J. E. Does Evolutionary theory need a rethink? *Nature* 514:161-164, 2014.

SUZUKI, Y.; NIJHOUT, H. F. Evolution of a Polyphenism by genetic assimilation. *Science* 311: 650-652, 2006.

WAGNER, A. - Phenotypic plasticity and innovation. In: WAGNER, A. *The Origins of Evolutionary Innovations*. Oxford University Press, 2011, p 172- 185.

WEST- EBERHARD, M. J. - Environmental Modifications. In: WEST- EBERHARD, M. J. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, 2003, p 498- 525.