

GUSTAVO CAPONI

O RETORNO DA ONTOGENIA
A ARTICULAÇÃO DE UMA SEGUNDA SÍNTESE
NA BIOLOGIA EVOLUCIONÁRIA

PALESTRA MINISTRADA NO
11º SEMINÁRIO NACIONAL DE
HISTÓRIA DA CIÊNCIA E DA TECNOLOGIA
[NITEROI 2008]

ANAIS DO 11º SEMINÁRIO NACIONAL DE
HISTÓRIA DA CIÊNCIA E DA TECNOLOGIA.
RIO DE JANEIRO, 2008
[CD]

O Retorno da Ontogenia A Articulação de uma Segunda Síntese na Biologia Evolucionária

GUSTAVO CAPONI

Universidade Federal de Santa Catarina.

Apresentação

No meio século que vai de 1940 a 1990, o devir da *Biologia Evolucionária* esteve regido pela *Síntese Neodarwiniana*. Nesses cinqüenta anos, é verdade, essa *síntese* enfrentou e respondeu desafios importantes, como aquele colocado pelo surgimento da *Biologia Molecular*; e ela também se viu sacudida por importantes dissidências internas como as suscitadas pela consolidação da *Sistemática Filogenética* e pelas relações entre micro e macroevolução. Entretanto, esses desafios e essas polêmicas foram superados sem que nunca se questione o lugar da *Teoria da Seleção Natural*: esta nunca deixou de ser considerada como a chave articuladora de toda a *Biologia Evolucionária*. Nas duas últimas décadas, porem, essa situação começou a mudar: sem que seja questionada a importância da seleção natural como força evolutiva, o surgimento desse novo capítulo dos estudos evolucionários que é a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental* parece partir de uma premissa contrária a essa centralidade ou exclusividade da *Teoria da Seleção Natural* sempre pressuposta no *Neodarwinismo*.

Para explicar a evolução, dizem os teóricos deste novo domínio disciplinar, além de compreender as vicissitudes da *luta pela existência* e além de conhecer as contingências geológicas que podem modificar o teatro no qual essa luta acontece, também é necessário dar atenção aos fenômenos ontogenéticos e reconhecer que estes impõem restrições,

direcionamentos e seqüências aos fenômenos evolutivos: restrições, direcionamentos e seqüências que podem e devem ser entendidos com independência da própria *Teoria da Seleção Natural*. Para a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*, também conhecida como *Evo-Devo*, é fundamental aquilo que Ron Amundson (2005, p.176) chamou *Princípio de Completude Causal*: “Para produzir uma modificação na forma adulta, a evolução deve modificar o processo embriológico responsável por essa forma. Por isso, para compreender a evolução é necessário compreender o desenvolvimento”; e como um ciclo ontogenético não pode ser modificado de qualquer modo e em qualquer ordem, o conhecimento que se obtenha sobre a possibilidade e sobre as seqüências às que devem obedecer essas alterações, será crucial para entender a evolução.

Isto, é verdade, pode resultar muito óbvio; e até se poderia suspeitar que nada pode haver de muito novo e de problemático nesse interesse pelo desenvolvimento. De fato, os evolucionistas do século XIX já tinham tentado aplicar o critério embriológico para reconstruir a árvore da vida (Sterelny, 2000, S369). Darwin (1859, p.439 e ss.) assim o sugeriu; e sua proposta foi levada muito a sério por Fritz Müller e por Ernst Haeckel (cf. Hofeld & Olsson, 2003, pp.287-290; Papaverio, 2003, pp.39-43). Por outro lado, ao longo do século XX, nunca deixaram de levantar-se vozes, como as de Goldschmidt (1943), Waddington (1957) e Whyte (1965), que tentavam resgatar a importância que os processos ontogenéticos tinham para a *Biologia Evolucionária*.

Mas, por razões teóricas e históricas que aqui não cabe aprofundar, a embriologia foi deixada de lado nessa grande re-fundação do darwinismo que foi a *Nova Síntese* (Hamburger, 1980). A disciplina piloto desta síntese foi a *Genética de Populações*; e esta disciplina pode ser entendida como o resultado da convergência entre a *Teoria da Seleção Natural* e a *Genética morgamiana da Transmissão* (Sterelny, 2000, S370; Amundson, 2005, p.151). Um matrimônio feliz e profícuo no que respeita à produção de resultados empíricos e à clarificação de muitos problemas conceituais do darwinismo; mas que se apóia na mesma indiferença para com os fenômenos do desenvolvimento que caracterizava a genética de Morgan (Robert, 2002, pp.592-593; Amundson, 2005, pp. 139-140).

Indiferença por outro lado bastante útil, porque ela permitia estudar os fenômenos evolutivos sem aguardar pela sempre adiada clarificação dos processos ontogenéticos. Estes

podiam ser deixados na mesma *caixa preta* na qual Morgan os tinha posto; e a evolução podia ser estudada considerando somente o *in-put* genético e o *out-put* fenotípico que entrava e saía dessa caixa misteriosa e ainda envolta em brumas vitalistas (Robert, 2002, p.592). Os benefícios dessa *decisão metodológica* foram muitos; mas também é verdade que, desse modo, uma parte importante da *Biologia Evolucionária* do século XIX foi marginada e até proscrita. E essa situação somente começou a se reverter nos últimos vinte anos com o surgimento de uma nova *Biologia do Desenvolvimento* equipada com os recursos conceituais e experimentais da *Biologia Molecular*. Esses instrumentos permitiram abrir e explorar a *caixa preta de Morgan*; e, ao mesmo tempo em que os processos do desenvolvimento começaram a ser melhor compreendidos e analisados, também começaram a surgir algumas descobertas relevantes para a própria *Biologia Evolucionária*.

No estudo da ontogênese se começaram a encontrar algumas chaves importantes para o estudo da filogênese. Nascia assim a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*; e, com ela, se recuperava uma parte importante da própria tradição darwiniana (Arthur, 2002, p.759). Mas esse *retorno da ontogenia* não podia deixar de ser, e não deixou de ser, problemático. Além de implicar um questionamento da centralidade da *Teoria da Seleção Natural*, e além de tirar a ontogenia de seu lugar de mero paciente da filogenia e erigi-la em um fator capaz de controlar a esta última, a emergência da *Evo-Devo* também supõe uma reformulação da agenda evolucionista; e esse tipo de inovações que, além de revisões teóricas, implicam também mudanças profundas nos *objetivos explanatorios* de um campo disciplinar, nunca são, nem facilmente compreensíveis, nem rapidamente assimiláveis. Contudo, para entender a natureza das mudanças conceituais em andamento, pode ser melhor que, antes de analisar as novas perguntas, tentemos compreender primeiro como é que a ontogenia veio a erigir-se em um fator causal relevante na hora de explicar os fenômenos evolutivos.

O controle da filogenia pela ontogenia

A seleção natural, não cabe dúvida, é uma força poderosa. Entretanto, ela não pode fazer *o que bem quiser* com as formas vivas: há fatores alheios a ela que limitam a margem das mudanças evolutivas. Muitos desses fatores têm a ver com restrições puramente físicas: o evolutivamente possível está sempre antes determinado pelo fisicamente possível. Outras são restrições de índole fisiológica que podem nos recordar às *leis de coexistência dos órgãos* postuladas por Cuvier (1805, p.58): até onde sabemos a evolução nunca poderia produzir um mamífero com respiração branquial. Mas essas restrições são puramente negativas: informam-nos somente sobre o que nunca haverá de ocorrer e nos dizem muito pouco sobre os caminhos possíveis da evolução. Não parece acontecer o mesmo, em troca, com essas *restrições desenvolvimentais* às que hoje tanto aludem os teóricos da *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*.

Nesse caso se trata de fatores cujo estudo poderia contribuir a explicar a direção e a seqüência das mudanças evolutivas (Hall, 1992, p.77; Wilkins, 2002, p.383). As *restrições desenvolvimentais* seriam *restrições positivas* e não meramente negativas ou limitantes: seriam genuínas *forças evolutivas* que, concomitantemente com outros fatores como a seleção natural, a deriva genética e as migrações, iriam pautando o percurso da evolução (Sterelny, 2000, S374; Gould, 2002, p.1028; Wilkins, 2002, p.384); e é por isso que Wallace Arthur, um dos teóricos mais importantes da *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*, prefere usar o termo *viés desenvolvimental* (Arthur: 2001, p.271; 2004a, p.11; 2004b, p.283). Este termo englobaria tanto as meras restrições, no sentido negativo da palavra, como os direcionamentos que o desenvolvimento imporia à evolução: as restrições no sentido positivo, *co-ativo*, da palavra.

Para entender essas *restrições*, ou esse *viés*, temos que lembrar o *princípio de completude causal*: toda inovação evolutiva possível, toda variação que possa ser oferecida ao escrutínio da seleção natural, tem que poder se concretizar antes em uma alteração ontogenética viável (Amundson, 2001, p.314; Schwenk & Wagner, 2003, p.59; Laubichler, 2007, p.343). Para que uma variante fenotípica surja e possa entrar em competição darwiniana com outras, algo no processo da ontogênese tem que ser atrofiado ou

hipertrofiado, acrescentado ou suprimido, transposto ou deformado, adiado ou antecipado; mas, seja qual for a índole dessa alteração, ela tem que cumprir com dois requisitos fundamentais: em primeiro lugar ela tem que ser *acessível* para o sistema em desenvolvimento (Maynard Smith *et al*, 1985, p.269; Raff, 2000, p.78); e, em segundo lugar, ela não tem que produzir a disrupção do ciclo de desenvolvimento no qual ela acontece. Quer dizer: em primeiro tem que tratar-se de uma alteração passível de ser gerada em e por esse mesmo processo ontogênético (cf. Arthur, 1997, p.48; Azkonobieta, 2005, p.118); e, em segundo lugar, ela tem que ser tal que, nem aborte esse processo, nem gere um monstro totalmente inviável (Amundson, 2001, p.320).

Além de física ou fisiologicamente possível, e antes de mostrar-se mais ou menos conveniente em termos ecológicos, uma mudança evolutiva tem que ser ontogeneticamente possível (cf. Amundson, 2005, p.231; Azkonobieta, 2005, p.118); e aí reside a relevância do desenvolvimento para a evolução. A ontogênese pode ou não recapitular a filogênese; mas com segurança a limita e a orienta (cf. Hall, 1992, p.11; Wilkins, 2002, p.384). A limita estabelecendo quais modificações são viáveis e quais não; mas ao fazer isso também a orienta: se um traço A pode mudar para a forma A' ou para a forma A'', mas a viabilidade de A' depende de que simultaneamente a ela se dê outra série complexa de mudanças em outros traços, e a viabilidade de A'' não depende dessa coincidência feliz; então esta, A'', será uma mudança mais provável que aquela. Para a evolução, para dizê-lo de algum modo, o estado A'' será mais acessível que o estado A'; e isto pode explicar que A'' se dê, e não A', mesmo que nós pudéssemos imaginar que este seria darwinianamente mais eficaz que aquele. Uma inovação pode ser muito útil mas se ela for muito difícil de ser incorporada ao processo de desenvolvimento; então é muito possível que ela nunca ocorra e que em seu lugar ocorra outra inovação, talvez um pouco menos eficaz em termos adaptativos, mas que exige uma reformulação menor e menos improvável da ontogênese.

A seleção natural, como sabemos, sempre opera sobre uma oferta prévia de alternativas viáveis: se elas não fossem viáveis não poderiam entrar em competição e não caberia falar de *seleção natural*; e o estudo das *constricções ontogenéticas* pode permitirmos explicar a composição dessa oferta (Amundson: 1998, p.108 e 2001, p.326). Uma *constricção desenvolvimental*, tal como já foi definida no *consensus paper* organizado por

Maynard Smith, Burian e Kauffman em 1985, seria justamente “um viés na produção de variantes fenotípicas ou uma limitação da variabilidade fenotípica, causada pela estrutura, caráter, composição, ou dinâmica do sistema desenvolvimental” (Maynard Smith *et al*, 1985, p.266); e esse viés, obviamente, definiria a margem de jogo da seleção natural.

De certo modo, isto parece ser o mesmo de sempre: a variação propõe e a seleção natural dispõe; mas esta só dispõe dentro de um leque restrito de alternativas que aquela insiste em propor, não obstante o grande que possa ser a população em evolução e malgrado o tempo que transcorra (cf. West-Eberhard, 2003, p.25; Arthur, 2004a, p.195). Dizer, então, que a seleção natural é a única força que, nesse caso, está guiando a evolução seria como acreditar que quando optamos entre um dos dois únicos caminhos possíveis para chegar a uma outra cidade, somos nós os que estamos traçando a rota. Ou pior: seria como acreditar que quando o *voto popular* consagra um entre dois candidatos a presidente, são os cidadãos os que estão pautando o destino da república. Não se trata, claro, de decretar que Brian Goodwin tenha razão e que a seleção natural não seja mais do que uma ilusão semelhante a navegar em um barquinho da Disneylandia (cf. Dennett, 2000, p.338); mas se trata de aceitar a possibilidade de que a evolução, à maneira dos navios do Mississippi de Mark Twain, deva restringir-se a certos canais fora dos quais a navegação, a evolução, se faz impossível. E, por isso é muito importante saber quais são os fatores que definem e redefinem esses canais.

A seleção natural, e as outras forças evolutivas clássicas como a deriva genética e a migração, operam sempre sobre um cardápio limitado de alternativas e do que se trata agora é de saber como se configura e se altera esse cardápio que, forçosamente, empurra à evolução em umas direções e não em outras. A variação possível da informação hereditária pode ser isotrópica como Alfred Russell Wallace (1891, p.158) queria; mas, de fato, a oferta de alternativas a serem selecionadas certamente não ocorre com a mesma frequência em todas as direções: ela está enviesada (Arthur: 1997, p.251 e 2004a, p.90). Entre a variação genética e o filtro da seleção natural parece estar operando um outro filtro: aquele que discrimina entre alterações viáveis e alterações não viáveis da ontogênese. Do que se trata é de compreender como é que esse filtro funciona (Arthur: 1997, p.218 e 2004a, p.122); e disso se estão ocupando os pesquisadores que trabalham em *Evo-Devo*.

Por outro lado, além de nos permitir explicar a oferta de variações que pode dar-se em uma determinada população, o estudo dos processos de desenvolvimento também pode nos permitir entender a seqüência das inovações evolutivas. A ontogênese é um processo necessariamente seqüencial: uma estrutura só surge quando existem outras estruturas prévias que lhe servem de base; e o estudo dessas etapas pode nos permitir determinar quais foram os passos efetivamente seguidos pela evolução. Se na ontogênese, um órgão A surge pela diferenciação das células que compõem o tecido de um órgão B já parcialmente conformado; então, podemos inferir que A é uma inovação evolutiva posterior ao B. A filogênese pode fazer muitas coisas com A e com B; mas se as células de A são uma especialização das células de B, ela necessariamente teve que produzir a B antes do que a A. A ontogênese, o vemos outra vez, pauta e ordena os passos da filogênese (Hall, 1992, p.11; Amundson, 2005, p.90); e, em certo sentido, a *Lei de Von Baer* segundo a qual “no desenvolvimento, as estruturas gerais aparecem antes do que as especializadas” (Sterelny & Griffiths, 1999, p.365) pode vir a transformar-se em uma *lei da evolução*.

De modo semelhante, se descobirmos que no desenvolvimento dos animais segmentados, o surgimento e a separação dos segmentos é anterior à sua diferenciação morfológica e funcional; poderemos concluir que primeiramente a evolução produziu seres modulares, fragmentando ou repetindo uma estrutura preexistente, e logo começou a *trabalhar* esses segmentos por separado. E será o próprio estudo do desenvolvimento o que nos permitirá saber se o que houve foi a fragmentação ou a repetição de uma estrutura preexistente. A seleção natural, claro, terá que ser sempre o tribunal que julgará a conveniência e a oportunidade de cada uma dessas inovações; mas ela não poderá alterar sua seqüência. E isto, insisto, é muito importante para entender e reconstruir o caminho efetivamente seguido pela evolução: a paleontologia pode nos informar sobre qual foi essa trajetória; mas é possível que só a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental* possa nos revelar a sua verdadeira *razão de ser*.

Em síntese: as *constricções ontogenéticas* se oferecem agora como uma nova força evolutiva; e seus defensores pretendem que elas sejam consideradas no mesmo plano que a seleção natural. Quer dizer: como um fator sem o qual não se pode compreender, nem a direção, nem a seqüência das mudanças evolutivas. E não faltam os *extremistas*

maximalistas que sugerem que a seleção natural teria que ser deixada em um segundo plano vista a importância deste controle da filogenia que é exercido pela ontogenia. Mas, além desta última questão, a meu entender só solucionável no plano empírico, e com o transcurso do tempo, o que também deve nos importar aqui é que esse retorno da ontogenia obedece à emergência de um novo questionário ou de uma nova agenda para a *Biologia Evolucionária* (Caponi, 2007, p.10). Agora já não se trata de simplesmente perguntar por que as frequências de certas variantes se alteraram ou se preservaram. Do que agora se trata é de saber por que as variantes eram as que eram e não outras; e sobre isto a *Teoria da Seleção Natural* não tem muito que dizer.

As novas perguntas

Segundo uma contraposição entre *Biologia do Desenvolvimento* e *Biologia Evolucionária* proposta por Richard Lewontin (2000a, pp.11-12), poderíamos pensar que, dadas duas espécies aparentadas dentro de um mesmo gênero, suponhamos duas *espécies irmãs*, o *biólogo do desenvolvimento* se ocuparia basicamente em desentranhar os mecanismos ontogenéticos envolvidos na conformação dos traços estruturais comuns a ambas e o *biólogo evolucionário* se interessaria primariamente nos processos seletivos que pudessem explicar as diferenças entre elas. Para este último, poderíamos também dizer seguindo a Lewontin (2000b, pp.17-18), o relevante, seria compreender *por que* as diferentes espécies de tentilhões que habitam as Galápagos apresentam essa notória variedade de bicos; e, para o *biólogo do desenvolvimento* o importante seria saber *como*, pela mediação de que processos embriológicos, o bico desses pássaros, e inclusive o bico de todas as aves, é gerado.

Entretanto, se pensarmos nos temas que hoje ocupam à *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*, veremos que essa contraposição já não se sustenta. Ela só vale se pensarmos à *Biologia Evolucionária* nos termos do *darwinismo ortodoxo* consagrado pela *Nova Síntese*. O renovado interesse pelos efeitos evolutivos dos processos ontogenéticos que caracteriza à *Evo-Devo* parece estar associado ao ressurgimento de um *interesse pelas*

semelhanças morfológicas entre os seres vivos que contrasta com esse *interesse pelas diferenças* ao que Lewontin se referia; e isso pode ajudar a explicar as resistências e as perplexidades que esses novos estudos suscitam entre aqueles que entendem à *Biologia Evolucionaria* a partir dos parâmetros *neodarwinianos* que durante o meio século, entre 1940 e 1990, regeram o destino desta disciplina.

O *darwinismo clássico*, em efeito, sempre nos levou perguntarmos pelo *por que* da divergência e da mudança morfológica e etológica (Caponi, 2004, p.21 e ss); mas também pode ser interessante que nos perguntemos por aquilo que estabelece e limita o espaço das divergências e das mudanças possíveis (cf. Amundson, 2001, p.317). Por alguma razão, e malgrado as diferenças que existem em seus modos de vida, os tentilhões mantêm em toda a linha um desenho comum; e descobrir as causas efetivas dessa permanência, nos dizem os cultores da *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*, pode ser muito importante para compreender o caminho efetivamente seguida pela evolução. Assim, em lugar de pensar que a *unidade de tipo* simplesmente se explica por *filiação comum*, e que ela é o resíduo momentaneamente intocado de uma história de mudanças cujo principal motor é a seleção natural, os teóricos da *Evo-Devo* trabalham com a hipótese de que essa *unidade de tipo* também poderia estar sendo preservada pela existência de mecanismos ontogenéticos subjacentes que possibilitam algumas mudanças mas impedem outras.

Assim, o que permanece não o faz por simples inércia, ou pelo simples fato de que a seleção natural não tenha encontrado ainda uma *boa razão* para mudá-lo; mas permanece porque, de fato, é mais resistente à mudança do que outras estruturas que se mostraram mais flexíveis, mais capazes de evoluir, e por isso se prestaram mais ao jogo da seleção natural. Nem tudo muda ao mesmo ritmo, nem todas as estruturas biológicas mostram a mesma capacidade de evoluir; e é nas constrições desenvolvimentais que a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental* procura a razão dessa diferença.

O darwinista clássico se surpreende pela variedade das formas; e a sua explicação ele consagra toda a *Teoria da Seleção Natural*. A *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*, em troca, nos chama a darmos atenção àquilo que, a cada etapa do processo evolutivo, parece restringir essa variedade. *Nem tudo é possível*, constata o teórico da *Evo-Devo*: há mudanças que parecem impossíveis ou muito difíceis; e o que ele quer é

que nos perguntemos *por que* (Sterelny & Griffiths, 1999, p.232). Por isso, neste sentido preciso e limitado, seu programa e seus objetivos guardam alguma analogia com os objetivos da *anatômica comparada* cuvieriana (Caponi, 2007, p.26).

Para Cuvier, o grande enigma da *História Natural* era o problema das morfologias proibidas (Caponi, 2004, pp.17-18): havia combinações de órgãos, suponhamos um carnívoro com chifres, que nunca se davam na natureza; e era necessário se perguntar *por que*. Aos teóricos da *Evo-Devo*, no entanto, interessa-lhes saber por que não há vertebrados exápodos (Raff,1996, p.295; Sterelny & Griffiths,1999, p.232; Arthur, 2004a, p.9); e se Cuvier queria explicar essas limitações apelando para às *leis da correlação dos órgãos* que definiriam o universo das organizações fisiológicas possíveis, os teóricos da *Evo-Devo* as querem explicar apelando para as restrições ontogenéticas que limitariam o universo das inovações evolutivas que podem ocorrer em um momento dado da história de um táxon.

Por outro lado, e do mesmo modo em que Cuvier estava interessado em mostrar que essas limitações também permitiam entender o tipo de organização das formas efetivamente presentes na natureza, aos teóricos da *Evo-Devo* lhes interessa mostrar como a árvore da vida pode gerar-se dentro desse conjunto de restrições que as restrições ontogenéticas impõem à filogenia. Daí deriva o interesse que para eles tem as grandes *invenções evolutivas*. O surgimento de novos e diferentes planos corporais, como o dos artrópodes ou aquele dos vertebrados, o surgimento de seres modulares ou segmentados, ou a aparição de vertebrados dotados de dois pares de membros, são coisas que surpreendem e pedem por explicação porque elas são projetadas sobre um conjunto de restrições que, se supõe, devem ser *dribladas*, mas nunca anuladas (cf. Love, 2003, p.311 e p.323). Neste caso, é verdade, a pergunta já não é *por que nem tudo é possível?*, mas sim *como foi que isto foi possível?* Todavia, esta segunda pergunta só é colocada porque já antes se assumiu que essas invenções surgem sobre um horizonte prévio de restrições e limitações que devem ser superadas (Caponi, 2007, pp.29-30).

Se algo acontece, se dirá, é porque é possível; e para compreender essa possibilidade terá que ser mostrado como é que ela se encaixa nesse universo de restrições e direcionamentos que, se supõe, limitam o universo do possível e pautam o caminho da evolução. Para tornar possível a violenta *reprogramação da ontogenia* exigida para passar

de um lagarto a um ave, a evolução tem que ter seguido certos passos: não qualquer caminho era igualmente possível, nem qualquer seqüência de reprogramações ontogenéticas intermediárias era igualmente viável e provável. Uma mudança teve que vir antes e outras depois: certas estruturas tiveram que surgir primeiro para possibilitar o surgimento de outras; e sem o conhecimento dessa seqüência, uma explicação que confie tudo às manipulações da seleção natural, sem considerar as dificuldades intrínsecas da mudança morfológica, pode não ser outra coisa do que uma pobre *fábula adaptacionista*.

“A novidade”, já o dizia Kim Sterelny (2000, S375), “é simplesmente o reverso da constrição”. Para que a possibilidade de algo se apresente como um fato problemático que requer explicação, essa possibilidade tem que ser considerada sob a presunção de que *nem tudo é possível*. Se o universo das formas possíveis não fosse percebido como limitado, perguntar pela possibilidade das invenções evolutivas não teria maior importância. Elas seriam percebidas e explicadas simplesmente à maneira do darwinismo ortodoxo; quer dizer: elas seriam explicadas como meros afastamentos do tipo ancestral exigidos pelas contingências da seleção natural. A pergunta não seria então *como foi essa mudança possível?*; mas simplesmente seria *por que é que essa mudança, esse afastamento da forma ancestral, foi ali oportuno ou conveniente?*

Mas, por sua vez, a idéia de que *nem tudo é possível* só tem sentido se o universo do atual, o repertório das formas realmente existentes, é pensado como um recorte de um universo mais vasto de alternativas concebíveis, algumas das quais são realizáveis e outras não. Quer dizer: essas restrições que fazem tão interessantes às grandes inovações evolutivas só podem entrar em consideração, só podem ser constatadas, na medida em que elas contradizem a presunção de um mundo pleno de formas. Sem esta presunção, as limitações do possível evolutivo não seriam percebidas como tais; e se elas não fossem percebidas, as grandes invenções evolutivas não apresentariam maior interesse. Estas só seriam consideradas como respostas a pressões seletivas; e nunca seríamos levados a nos perguntar por *como*, baixo que condições e conforme seqüência de reprogramações ontogenéticas, elas puderam ser desenvolvimentalmente possíveis.

É claro, além disso, que essas invenções também resultam interessantes porque nos ensinam algo sobre essas mesmas constrições às que elas devem ajustar-se. Do mesmo

modo em que para Cuvier cada espécie biológica particular constituía um teorema que confirmava e permitia entender as leis da anatomia comparada, para os teóricos da *Evo-Devo*, o modo e a seqüência em que se produzem as invenções evolutivas põe em evidência as restrições ontogenéticas que pautam o curso da evolução; e assim essas inovações também nos permitem explicar por que *nem tudo é possível*. Elas, para dizê-lo de outro modo, são como experimentos naturais que nos permitem entender por que a oferta de variações e de alternativas sobre a qual terá que trabalhar a seleção natural é menos ampla do que tivéssemos pensado.

Os teóricos da *Evo-Devo*, em soma, estão mais interessados na *unidade de tipo* do que na variedade das formas (Amundson, 2005, pp.229-230; Azkonobieta, 2005, pp.130-132). Porém, do mesmo modo em que essa variedade forma só se torna interessante se o esperável era a preservação da forma ancestral, a *unidade de tipo* só pode nos surpreender na medida em que ela contradiz ou defrauda a expectativa de um mundo pleno de formas alternativas. Por isso é que pode se dizer que a *Evo-Devo* parte de um estado de *força zero* diferente daquele que guia as indagações do darwinismo ortodoxo. Este presume a permanência da forma ancestral como sendo aquilo que não precisa explicação; e quer explicar os desvios e afastamentos dela que a evolução produz. A *Evo-Devo*, em troca, presume a variedade das formas como aquilo que não precisa explicação. Afinal das contas, parecem pensar os *evodevoistas*, se algo é possível por que a evolução não o produziria? De fato, as condições nas que os seres vivos desenvolvem suas duras existências e as exigências às que eles estão submetidos são tão variadas e peremptórias, que nada tem de espantoso que a vida propenda a esgotar todas as possibilidades que contribuam a enfrentar esses desafios.

Desde essa perspectiva, o surpreendente, o que requer explicação, é o fato de que, malgrado a pluralidade e o impiedoso dessas exigências, essa variedade de formas continue a ser uma variedade restrita (Azkonobieta, 2005, p.153). A necessidade, se diz, tem cara de herege; e, estando governada pelo imperativo da escassez, a evolução parece ter ensaiado todas as heresias morfológicas que poderiam servir para enfrentar essa escassez. Mas, por atrás dessa variedade de formas que tanto espanta ao darwinismo ortodoxo, os teóricos da *Evo-Devo* gostam de apontar e ressaltar certas constantes e redundâncias: as heresias

morfológicas parecem respeitar certas regras, temas ou padrões fundamentais; e há alternativas de mudança que nunca são ensaiadas ou exploradas. Além disso, os planos corporais, os grandes *bauplanes*, tendem a permanecer: suas grandes alterações são poucas e, por sua vez, muito estáveis (Hall, 1992, pp.75-81; Arthur, 1997, pp.48-50). Esses, dirão os teóricos da *Evo-Devo*, são os verdadeiros enigmas da evolução (Azkonobieta, 2005, p.153); e para respondê-los teremos que reconhecer esse controle da ontogenia sobre a filogenia que o neodarwinismo sempre negligenciou.

Conclusão

É óbvio, entretanto, que essa divergência de agendas, e esse renovado interesse pela ontogenia, não implicam uma contradição entre a *Teoria da Seleção Natural* e essa teoria complementar, mas não subalterna a esta, que está sendo construída na *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*. Segundo a feliz imagem que Wallace Arthur (2004a, p.72) propôs em *Biased Embryos and Evolution*, os resultados deste novo domínio disciplinar estariam chamados a completar, a tornar mais sólida e não há socavar, a estrutura seriamente desequilibrada [*lop-sided*] da *Biologia Evolucionária* edificada sob a hegemonia *Neodarwiniana*. Ao considerar à seleção natural como único motor, ou como a principal guia, dos fenômenos evolutivos, os teóricos do *darwinismo neosintético* teriam descuidado, ou ignorado por completo esse “viés desenvolvimental” que os processos ontogenéticos podem impor aos fenômenos evolutivos.

O que a *Biologia Evolucionária Desenvolvimental* deveria fazer seria simplesmente nos mostrar e nos explicar a natureza, e os efeitos, desse conjunto de forças ou coerções ontogenéticas que, concomitantemente com *fatores evolutivos clássicos* como *pressões seletivas, migrações, isolamento e deriva genética*, também pautam e definem os caminhos da evolução. Para Arthur (2004a, p.72), com efeito, a principal tarefa da *Biologia Evolucionária* do Século XXI pode ser representada como o acabamento de um grande arco, cujo primeiro pilar teria sido edificado pelos arquitetos da *Nova Síntese*, e cujo segundo pilar, ainda que entrevisto por Darwin (1859, p.143), só teria começado a ser

construído nas últimas décadas do século passado quando, autores como Stephen Jay Gould (1977), Brian Hall (1992), Rudolf Raff (1996), e o próprio Wallace Arthur (1997), entre outros, cimentaram as bases da *Biologia Evolucionária Desenvolvimental*. Mas acredito que isso já não é nenhuma proposta, nem tampouco é um prognóstico. Trata-se, eu penso, de um simples diagnóstico do que de fato já está acontecendo: uma segunda síntese está em vias de constituição (cf. Müller, 2007); e isto, acredito, é o mais importante que está ocorrendo no domínio dessa ciência que Darwin e Wallace fundaram faz 150 anos.

Bibliografía

Amundson, R. “Two concepts of *constraint*: adaptationism and the challenge from developmental biology”. In: Hull, D. & Ruse, M. (eds.). *The Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, 1998. p.93-116.

Amundson, R. “Adaptation and Development: on the lack of a common ground”. In: Orzack, S. & Sober, E. (eds.). *Adaptationism and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p.303-334.

Amundson, R. *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

Arthur, W. (1997), *The origin of animal body plans*, Cambridge: Cambridge University Press. Arthur, W. “The emerging conceptual framework of Evolutionary Developmental Biology”. *Nature* 415, p. 757-764, 2002.

Arthur, W. *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
Arthur, W. “The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-century consensus”. *Evolution & Development* 6 (4), p.282-288, 2004b.

Azkonobieta, T. *Evolución, desarrollo y (auto)organización. Un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo*. San Sebastián: Universidad del País Vasco [Tesis Doctoral], 2005.

Caponi, G. “La navaja de Darwin”. *Ludus Vitalis* 12 (22), p.9-38, 2004

Caponi, G. “El retorno de la ontogenia: un conflicto de ideales de orden natural en la biología evolucionaria actual”. *Scientiae Studia* 5 (1), p.9-34, 2007.

Cuvier, G. *Leçons d'anatomie comparée*. Paris: Baudouin, 1805.

Darwin, C. *On the origin of species*. London: Murray, 1859.

Dennett, D. “With a little help form my friends”; In: D. Ross // A. Brook // D. Thompson (eds.). *Dennett’s Philosophy*. Cambridge: MIT Press, 2000. p. 327-388.

Goldschmitt, R. *La base material de la evolución*. Buenos Aires, Espasa-Calpe.

Gould, S. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press, 1977.

Gould, S. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press, 2002.

Hall, B. *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall, 1992.

Hamburger, V. “Embryology and the Modern Synthesis in Evolutionary Theory”. In: Mayr, E. & Provine, W. (eds.). *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, 1980. p.97-111.

Hoßfeld, U. & Olsson, L. “The road from Haeckel: the Jena Tradition in Evolutionary Morphology and the Origins of Evo-Devo”. *Biology & Philosophy* 18 (2), p.285-307, 2003.

Laubichler, M. “Evolutionary Developmental Biology”. In: Hull, D. & Ruse, M. (eds). *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007, p.342-360.

Lewontin, R. *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*. Cambridge: Harvard University Press, 2000a.

Lewontin, R. *Genes, Organismos, y Ambiente: las relaciones de causa y efecto en biología*. Barcelona: Gedisa, 2000b.

Love, A. “Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary developmental Biology”. *Biology & Philosophy* 18 (2), p.309-345, 2003.

Maynard Smith, J. // Burian, R. // Kauffman, S.// Alberch, P. // Campbell, B. // Goodwin, B. // Lande, R. // Raup, D. // Wolpert, L. “Developmental Constraints and Evolution”. *The Quarterly Review of Biology* 60 (3), p.265-287, 1985.

Müller, G. “Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis”. *Nature reviews, Genetics* 8, p.943-949, 2007.

Papavero, N. “Fritz Müller e a Comprovação da Teoria de Darwin”. In: Domingues, H.// Romero Sá, M.// Glick, T. (eds.). *A Recepção do Darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: FIOCRUZ, 2003. p.29-44.

Raff, R. *The shape of life: genes, development and the evolution of animal form*. Chicago: The University of Chicago Press, 1996.

Raff, R. “Evo-devo: the evolution of a new discipline”. *Nature Reviews Genetics* 1, p.74-9, 2000.

Robert, J. “How *developmental* is Evolutionary Developmental Biology”. *Biology & Philosophy* 17 (5), p.591-611, 2002.

Schwenk, K. & Wagner, G. “Constraint”; In: Hall, B. & Olson, W. (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard University Press, 2003. p.52-60.

Sterelny, K. "Development, Evolution, and Adaptation". *Philosophy of Science* 67 (Proceedings, Part II), pp. S369-S387, 2000.

Sterelny, K. & Griffiths, P. *Sex and Death*. Chicago: The Chicago University Press, 1999.

Waddington, C. *Strategy of genes*. London: Allen & Unwin, 1957.

Wallace, A. R. "Creation by law". In: Wallace, A. *Natural Selection and Tropical Nature*. London: Macmillan, 1891. p.141-166

West-Eberhard, M. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2003.

Whyte, L. *Internal factors in evolution*. New York: Braziller, 1965.

Wilkins, A. *The evolution of developmental pathway*. Sunderland: Sinauer, 2002.