

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**“Como os conhecimentos de plasticidade fenotípica mudam nosso  
entendimento sobre o processo de especiação?”**

**Assyr de Carvalho Neto**

**Monografia apresentada ao Departamento de  
Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e  
Letras de Ribeirão Preto como requisito para  
obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas.**

**Ribeirão Preto – SP**

**2015**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**“Como os conhecimentos de plasticidade fenotípica mudam nosso  
entendimento sobre o processo de especiação?”**

**Assyr de Carvalho Neto**

**Monografia apresentada ao Departamento de  
Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e  
Letras de Ribeirão Preto como requisito para  
obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas.**

**Orientadora - Maura Helena Manfrin**

**Ribeirão Preto – SP**

**2015**

## **AGRADECIMENTOS**

À Profª Drª Maura Manfrin, por ter entendido a minha situação e mesmo assim me recebido de portas abertas para a confecção desta monografia, pela orientação atenciosa e paciente, e por toda ajuda que me ofereceu durante a realização deste trabalho.

Aos amigos da 48ª turma da Biologia da FFCL, pela companhia nas noites não-dormidas, seja qual o motivo, pelas diversas vezes que me responderam repetidamente as datas de provas e entregas de trabalho, e por todas os debates acalorados, sobre diversos temas, que tivemos durante esses anos de convivência constante.

Aos meus professores do Departamento de Biologia, que dedicaram seu tempo e trabalho para que pudessem formar não somente biólogos, mas cidadãos críticos e com senso de dever.

Aos meus amigos, desde os mais antigos até os que fiz em Ribeirão Preto, por terem sido companheiros nas horas de diversão e nas horas de trabalho, por terem me ensinado e mostrado muitas coisas que considero fundamentais para minha formação.

Aos meus familiares, especialmente meus pais, Assyr e Imara, e minha irmã, Luísa, pelo incentivo e apoio irrestritos que ofereceram durante toda minha vida, que foram essenciais para o meu desenvolvimento pessoal, acadêmico e profissional.

À minha namorada, Manuella, pelo apoio, ajuda, paciência (especialmente), carinho e por estar sempre ao meu lado, me escutando e me ensinado a ser uma pessoa melhor.

Aos meus vizinhos em Ribeirão Preto, Sr. Antônio e Srª Helena, que me ajudaram de todas as formas possíveis durante esses 4 anos, que sem eles minha estadia teria sido incrivelmente mais penosa!

E finalmente, à belíssima cidade de Ribeirão Preto, que apesar do calor insuportável, me recebeu muito bem e com certeza deixará saudades.

# SUMÁRIO

RESUMO .....	1
1.INTRODUÇÃO .....	2
2.DEFINIÇÕES E CONCEITOS.....	6
2.1.Espécie .....	6
2.2.Especiação.....	7
2.3.Plasticidade fenotípica .....	7
2.4. Outras definições .....	11
3.HIPÓTESE DA ESPECIAÇÃO POR PLASTICIDADE NO DESENVOLVIMENTO .....	12
4. PLASTICIDADE E DIVERGÊNCIA ECOLÓGICA.....	15
4.1. Plasticidade adaptativa .....	15
4.2. Plasticidade não-adaptativa .....	18
5.INFLUÊNCIA DA PLASTICIDADE NO ISOLAMENTO REPRODUTIVO.....	20
6.ASPECTOS MOLECULARES E GENÉTICOS DA PLASTICIDADE.....	23
6.1.Sistema endócrino.....	24
6.2.Epigenética .....	25
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	27
8. REFERÊNCIAS.....	30

## RESUMO

Especiação é o processo no qual surge o isolamento reprodutivo dentro de uma espécie ancestral, dando origem a duas ou mais espécies descendentes distintas. Embora seja um processo de extrema importância, ainda há muitas dúvidas e discussões a seu respeito. Por exemplo, temos a discussão sobre se o isolamento reprodutivo é o ponto inicial da especiação, ou se ele é um subproduto da divergência evolutiva. Trazendo novas evidências e conceitos para essas discussões, temos os estudos sobre a plasticidade fenotípica, que pode ser definida como a capacidade de um genótipo expressar diferentes valores ou estados fenótipos em resposta a sua interação com variantes ambientais. Neste contexto, este trabalho buscou revisar de que forma os últimos avanços no estudo da plasticidade vêm mudando a concepção da síntese moderna sobre o processo de especiação. Foram abordadas diversas definições e conceitos associados, como, por exemplo, acomodação genética e acomodação fenotípica, também foi abordado de que forma os diferentes tipos de plasticidade influenciam na origem da divergência e do isolamento reprodutivo. Finalmente, foi feita uma breve discussão sobre os aspectos genéticos e moleculares da plasticidade. Assim, podemos aceitar que a plasticidade fenotípica, ainda que pouco compreendida, é um fator relevante na origem da diversidade biológica. Entretanto, ainda não temos fundamentação teórica e empírica suficiente para avaliar a real importância da plasticidade no processo de especiação, muito trabalho ainda precisa ser feito. De qualquer forma, estamos incluindo mais um aspecto, ou mais uma camada, que deve ser considerada nas discussões sobre a evolução e a origem de linhagens filéticas independentes que chamamos de espécie.

## 1.INTRODUÇÃO

O advento da genética e sua união com o Darwinismo foram essenciais para a construção de um corpo de conhecimento amplo e sólido, que foi a base para a elaboração da Síntese Moderna da Teoria Evolutiva. Dentro deste arcabouço teórico, as discussões e o entendimento sobre como se dá o surgimento de novas espécies, avançou como nunca antes na história. Contudo, as discussões se focaram muito na questão geográfica da ocorrência da especiação e, entre as alternativas possíveis, a mais aceita e divulgada era a especiação alopátrica, ou seja, uma situação que supõe que os mecanismos de isolamento genético são estabelecidos sob condições de completo isolamento geográfico das populações. (WHITE, 1978).

No decorrer de quase todo o séc. XX, durante o auge da Síntese Moderna, as questões genéticas eram muito incipientes, as discussões giravam em torno basicamente de questões cromossômicas (WHITE, 1978) e do modelo de incompatibilidade alélica de Dobzhansky e Müller (ORR, 1996). Entretanto, com o avanço tecnológico e conseqüentemente com novas técnicas de análise, vários aspectos já reconhecidos, porém ignorados, passaram a fazer parte das discussões sobre origem da diversidade e especiação. Nesse contexto, a capacidade de reagir às condições ambientais internas e externas, a chamada plasticidade fenotípica, passou a figurar entre os diversos aspectos discutidos sobre especiação.

A plasticidade fenotípica é há muito tempo considerada uma propriedade universal dos seres vivos, porém sua significância para o processo evolutivo foi historicamente pouco ou nada aceita pela comunidade científica. De forma geral, os biólogos sempre estiveram inclinados a duvidar da importância evolutiva de caracteres induzidos pelo ambiente, isso porque a forma de como eles podem ser passados para as gerações seguintes, e assim modificar a estrutura das populações, não é óbvia. De fato, questionamentos sobre a relação da plasticidade com a evolução, existem desde o séc. XIX, antes mesmo da própria Síntese Moderna. Em 1896 por exemplo, Baldwin, Osborn e Morgan independentemente publicaram trabalhos com o objetivo de explicar como padrões comportamentais -que atualmente chamaríamos de plasticidade

fenotípica- influenciariam o processo evolutivo. Devido ao contexto histórico-científico da época, trabalhos como esses foram duramente criticados, sendo taxados como obras “lamarckistas”, o que de fato não eram. Foi somente no final da década de 1980 que as ideias como a de Baldwin voltaram a ser discutidas (e.g. HINTON; NOWLAN, 1987), e assim continuaram até os dias de hoje. Diversas subdisciplinas das ciências biológicas, tais como a fisiologia, endocrinologia, biologia celular, biologia molecular da expressão gênica, estudam os mecanismos por trás das respostas fenotípicas. Nos últimos anos, essa discussão viu um aquecimento vertiginoso, o número de publicações anuais sobre plasticidade foi de <10 em 1983 para quase 1300 em 2013 (FORSMAN, 2014) (Figura 1).

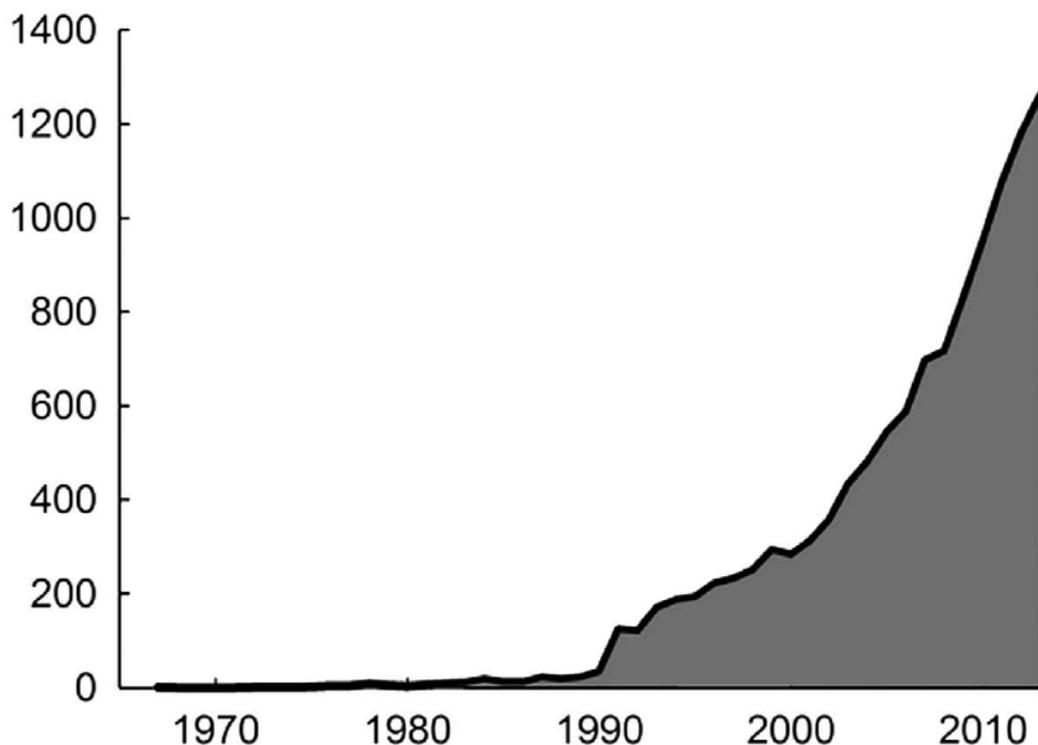


Figura 1 – Número de publicações por ano com os termos “plasticidade”, ou “plasticidade fenotípica”, ou “plasticidade do desenvolvimento”, ou “flexibilidade fenotípica”, ou “plasticidade comportamental”. Reúne dados desde 1967 até dezembro de 2013. Retirado de Forsman (2014).

Um marco importante na discussão sobre a plasticidade fenotípica foi a publicação em 2003 do livro “Developmental Plasticity and Evolution”, de autoria da Dra. Mary West-Eberhard. Neste livro, foi introduzido o conceito de “acomodação genética”, termo muito utilizado hoje em dia e que gerou muito alarde já na época de sua publicação. Para sermos justos, é importante dizer que as ideias de West-Eberhard não foram concebidas de forma isolada, mas se relacionam com os trabalhos de vários acadêmicos mais antigos, como ela mesma fez questão de apontar em seus trabalhos. Entre esses acadêmicos pioneiros podemos destacar o próprio James Mac Baldwin (1896); Conrad Hal Waddington (1942); Ivan Ivanovich Schmalhausen (1987).

A acomodação genética, de forma simplificada, pode ser entendida como um processo que leva a fixação de um aspecto fenotípico, seja ele induzido pelo ambiente ou não, em uma população. Se um novo traço surge em uma população e é favorecido pela seleção, se espera que a acomodação genética facilite a reprodução desse traço, deixando o “gatilho” que leva a sua expressão mais sensível. Da mesma forma, um traço novo que é negativamente selecionado terá sua reprodutibilidade dificultada (WEST-EBERHARD, 2005b). Assim, a acomodação genética se mostra como um elo entre um caráter ambientalmente induzido e sua fixação genética na população, ou seja, um elo entre a plasticidade fenotípica e a seleção natural, e portanto com a evolução.

Com os avanços no estudo da plasticidade, várias outras maneiras de como ela interfere na evolução, além do mecanismo de acomodação genética, começaram a ser revelados. Richards *et al.* (2006), por exemplo, mostraram como a plasticidade poderia viabilizar o sucesso de uma espécie invasora. Segundo eles, ela permitiria que essa espécie estabelecesse sua população mesmo em níveis demográficos muito baixos, pois sustentaria sua sobrevivência até que os mecanismos genéticos clássicos pudessem adaptar a população ao novo ambiente. De forma semelhante Levin (2004) afirmou que “... a plasticidade compra tempo para as populações se adaptarem, assim podem persistir por gerações sem alterações genéticas...”. Além da ocupação de novos habitats, a plasticidade também possibilita a criação de novos caracteres sem que haja alterações genéticas, através apenas da reorganização da expressão de capacidades pré-existentes no organismo, um processo conhecido como

acomodação fenotípica (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010; WEST-EBERHARD, 2005a). Mais profundamente, Newman, Forgacs e Müller (2006) propuseram que a plasticidade aos estímulos físicos e químicos, alterando a expressão de propriedades celulares e histológicas, estaria no centro da origem da variedade de planos corpóreos dos animais.

Enfim, quanto mais estudos são publicados, mais evidente fica a influência da plasticidade fenotípica sobre o curso da evolução. Naturalmente, os avanços na área levam a novos desafios e perguntas. Essa monografia foi escrita com o intuito de reunir, organizar e sintetizar trabalhos que buscam desvendar o papel da plasticidade fenotípica no processo de especiação. Para tanto, foi necessário abordar um conjunto de questões sobre o tema. Forsman (2014), em uma revisão sobre o assunto, levantou algumas dessas questões fundamentais: Porque a plasticidade varia entre populações e indivíduos? Quais são as condições ecológicas que promovem e mantêm a plasticidade nas populações? Qual a contribuição da plasticidade da diferenciação de populações? Plasticidade por si só é adaptativa? Genes são “líderes” ou “seguidores” no processo evolutivo? E finalmente, a última pergunta, que é o questionamento central deste trabalho: a plasticidade promove ou dificulta o processo de especiação?

Os esforços em busca de responder a essas questões, somado a todo o corpo de conhecimento acumulado sobre o tema, vem alterando profundamente o nosso entendimento sobre o processo evolutivo. Muito trabalho ainda precisa ser feito, mas já juntamos peças o suficiente do quebra-cabeças, de forma que podemos visualizar a coalescência de um panorama teórico coerente que engloba todo o espectro das respostas fenotípicas plásticas, dos processos mecanísticos que os geram, à sua heritabilidade e ecologia evolutiva (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010).

## **2.DEFINIÇÕES E CONCEITOS**

Para entender a relação da plasticidade fenotípica com o processo de especiação é preciso ter em mente uma série de definições e conceitos. Assim, explico aqui algumas essenciais para o entendimento pleno do trabalho e que não apresentam conflitos entre si. As que estão agrupadas em “Outras Definições” são mais simples e por isso estão organizadas desta forma. Já para os termos de “espécie” e “especiação” escrevi uma breve discussão, pois ambos possuem mais de uma conceituação na literatura (DE QUEIROZ, 2007; RUNDLE; NOSIL, 2005). Finalmente, optei também por discutir um pouco mais o conceito de plasticidade fenotípica uma vez que trata-se de um conceito enganosamente simples (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010) e que é o centro da discussão neste trabalho.

### **2.1.Espécie**

Espécie é uma das unidades fundamentais da biologia, sendo comparável em importância aos genes, células e organismos (DE QUEIROZ, 2005; MAYR, 1982). Contudo, as espécies existem em um nível organizacional mais alto do que o dos humanos que as observam, geralmente sendo muito maiores e longevas. Além disso, as conexões entre suas partes (i.e., indivíduos) é efêmera. Dessa forma, fica mais ou menos impossível para os humanos perceberem as espécies, de forma completa, apenas olhando para elas, como fazem com células e organismos. Por esse motivo, biólogos ainda realizam simpósios para tentar definir o que é uma espécie (DE QUEIROZ, 2007).

O problema na delimitação do que é uma espécie, é reflexo da natureza intrincada das populações em seus ambientes naturais, que possuem relações hierárquicas entre si e, muitas vezes, estão em diferentes níveis de diferenciação. Criar um conceito abrangente para esse nível biológico não é tarefa fácil. Mayden (1997), por exemplo, listou 24 conceitos para espécie. Muitos desses conceitos e suas definições associadas são incompatíveis uns com os outros, no sentido de que levam a diferentes conclusões a respeito da delimitação das espécies e até mesmo do número delas, em uma determinada amostra ou universo amostral.

Assim, dentro das várias possibilidades e pelo seu amplo uso na literatura, nesse trabalho foi adotado o conceito biológico de espécie de Mayr (1942), "grupos de populações naturais que se reproduzem, ou que potencialmente se reproduziriam, os quais estão reprodutivamente isolados de outros grupos de mesma natureza " .

## **2.2.Especiação**

Especiação é o processo no qual uma espécie ancestral da origem a duas ou mais espécies descendentes distintas. Geralmente trata-se de um processo contínuo e gradual de divergência genética de populações, que resulta em um padrão descontínuo de variação. (FITZPATRICK, 2012). A dinâmica desse processo pode ser discutida em termos de seus aspectos geográficos (alopatria, parapatria e simpatria), genéticos e, mais recentemente, foi definida a 'especiação ecológica", baseada no "conceito biológico de espécie" de Mayr (ver 2.1.). A especiação ecológica é definida como o processo no qual evoluem barreiras ao fluxo genético entre populações, sendo resultado de uma seleção ecológica divergente. Chama-se de "seleção ecológica" a seleção que é consequência da interação dos organismos com seu ambiente, ou com outros organismos, durante a busca por recursos. Já "seleção divergente" é aquela que, como o nome diz, age levando à divergência entre as populações. Para fins práticos, a especiação ecológica pode ser dividida em três componentes fundamentais: uma fonte ecológica de seleção divergente, uma forma de isolamento reprodutivo, e um mecanismo genético que ligue os dois (RUNDLE; NOSIL, 2005).

## **2.3.Plasticidade fenotípica**

Utilizado pela primeira vez há pouco mais de 100 anos (WOLTERECK, 1909), o conceito de plasticidade fenotípica é enganosamente simples e já foi definido diversas vezes por vários autores diferentes (Quadro 1). É comum, tanto na literatura e quanto em discussões científicas, escutar biólogos formados cometendo gafes que denunciam a falta de real entendimento sobre seu significado. De longe o erro mais comum é confundir a plasticidade com o "componente ambiental do fenótipo" (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010). Com efeito, pode ser definida como a capacidade de um genótipo expressar diferentes

valores ou estados fenótipos em resposta a sua interação com variantes ambientais. Na natureza, a plasticidade pode ser observada na forma de polifenismos (quando indivíduos geneticamente idênticos, ou idênticos para determinado gene, apresentam fenótipos distintos (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010). Outro exemplo de plasticidade muito relevante, comum à maioria e talvez a todos os organismos multicelulares, é a pronunciada diferenciação fenotípica dos tipos celulares e de tecidos. Células sanguíneas, ósseas, musculares, neurônios, todas são extremamente diferentes apesar de, em um mesmo organismo, possuírem o mesmo material genético (FORSMAN, 2014).

A plasticidade fenotípica é uma propriedade do genótipo, podendo assim, para fins descritivos, ser representada como uma norma de reação, ou seja, uma função que relaciona a gama de ambientes os quais um organismo (*i.e.* genótipo) é exposto durante seu desenvolvimento, com a gama de respostas que ele pode expressar para cada uma dessas variedades ambientais (PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010). Contudo é importante destacar que, apesar de ser uma propriedade de um genótipo, uma norma de reação não é necessariamente uma função direta dos genes, podendo emergir como efeito da influência direta do ambiente sobre componentes fisiológicos do organismo (*e.g.* influência da temperatura na atividade enzimática).

Quadro 1 – Definições de Plasticidade fenotípica
<ul style="list-style-type: none"> <li>• A plasticidade é mostrada por um genótipo quando sua expressão pode ser alterada por influência ambiental... ela não possui implicações no que diz respeito ao valor adaptativo da mudança ocorrida... (Bradshaw 1965).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Uma mudança no fenótipo expresso de um genótipo como uma função do ambiente ou quando o fenótipo de um indivíduo é influenciado pelo seu ambiente (Scheiner 1993).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• A capacidade de um organismo de desenvolver uma quantidade de estados fenotípicos, dependendo do ambiente; geralmente se supõe que seja um estado adaptativo (Futuyama 1998).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• A habilidade de um organismo de expressar diferentes fenótipos dependendo do ambiente (Agrawal 2001).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• A propriedade de um dado genótipo de produzir diferentes fenótipos em resposta a condições ambientais distintas (Pigliucci 2001).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Qualquer mudança nas características de um organismo em resposta a um estímulo ambiental (Schlichting e Smith 2002).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Desenvolvimento sensível às condições ou a habilidade de um organismo de reagir a um estímulo ambiental com uma mudança na forma, estado, movimento, ou taxa de atividade (West-Eberhard 2003).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Expressão fenotípica dependente do ambiente ou a produção ambientalmente sensível de fenótipos por dados genótipos (Dewitt e Scheiner 2004).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• A expressão de diferentes fenótipos em um único genótipo quando sujeito a diferentes ambientes (Ananthakrishnan e Whitman 2005).</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Variação sob influência ambiental, no fenótipo associado a um genótipo (Freeman e Herron 2007)</li> </ul>
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Sensibilidade ambiental para uma característica (Vários autores)</li> </ul>

Nota: traduzido de (WHITMAN; AGRAWAL, 2009).

A plasticidade pode ser adaptativa ou não. *Plasticidade adaptativa* é a tendência de um genótipo em expressar um fenótipo que aumente seu valor adaptativo no ambiente em que ele foi expresso. Já a *plasticidade não-adaptativa* é qualquer resposta fenotípica induzida pelo ambiente que não causa um aumento do valor adaptativo (FITZPATRICK, 2012). É importante mencionar ainda outros dois conceitos dentro de plasticidade fenotípica, a “plasticidade do desenvolvimento” e a “flexibilidade fenotípica”. Apesar de poderem ser incluídos sob a alcunha de plasticidade, esses dois termos se referem a fenômenos bem específicos dentro dela, e para fins de melhor entender o assunto é conveniente que conheçamos suas definições. A plasticidade do desenvolvimento se refere a variações fenotípicas irreversíveis em caracteres de indivíduos (ou genótipos), que são resultado da indução, por parte do ambiente, de modificações no desenvolvimento e crescimento (FORSMAN, 2014). Um exemplo é a co-ocorrência em algumas espécies de insetos, de indivíduos capazes de voar, com asas totalmente desenvolvidas, e de outros incapazes, com asas sub desenvolvidas ou mesmo sem asas, uma característica que parece ser controlada pelos níveis de expressão de hormônio juvenil nas formas larvais (ROFF; FAIRBAIRN, 2007; SCHWANDER; LEIMAR, 2011; ZERA, 2003). A flexibilidade fenotípica por sua vez, refere-se a mudanças reversíveis nos caracteres de um indivíduo, normalmente se tratando de traços instáveis, dependentes do contexto fisiológico e morfológico desse indivíduo e também do seu comportamento (PIERSMA; DRENT, 2003). Exemplos dessa flexibilidade incluem “interruptores” hormonais, mudança relativa no tamanho de partes do corpo respondendo a necessidades reprodutivas e/ou metabólicas, mudanças em padrões de cor relativas a sazonalidade, mudanças nos períodos reprodutivos em resposta às condições ambientais, mudanças no tamanho e peso da prole em resposta a disponibilidade de alimentos, etc. Alterações em padrões comportamentais também são incluídas com flexibilidade fenotípica (DINGEMANSE et al., 2010; STAMPS; GROOTHUIS, 2010; TUOMAINEN; CANDOLIN, 2011).

## 2.4. Outras definições

**Acomodação fenotípica** é o ajuste amplo do fenótipo, sem alterações na base genética, em resposta a um novo estímulo (não usual) ao qual o organismo em desenvolvimento foi exposto. Pode envolver ajustes plásticos em todos os aspectos do fenótipo, incluindo não somente a morfologia, como a fisiologia e o comportamento. Através apenas da reorganização da expressão de capacidades pré-existentes no organismo, a acomodação fenotípica pode levar a mudanças drásticas no fenótipo, incluindo até mesmo o surgimento de novidades evolutivas. (WEST-EBERHARD, 2005b)

**Acomodação genética** é simplesmente a mudança genética quantitativa na frequência dos genes que afetam a regulação ou forma de uma nova característica. A sensibilidade de um sistema regulatório pode ser ajustada para um aumento ou diminuição da mesma. Se uma nova característica (novidade evolutiva) é selecionada positivamente, então espera-se que a acomodação genética acabe por aumentar a sensibilidade dessa regulação, de forma que a nova característica seja produzida mais facilmente ou que ela possa ser reproduzida com maior fidelidade. Da mesma forma, se uma característica nova é negativamente selecionada, espera-se que o nível do estímulo para obtê-la seja cada vez maior e que sua reprodutibilidade seja cada vez menor (WEST-EBERHARD, 2005a).

**Assimilação genética** é um tipo de acomodação genética no qual há a canalização de uma característica fenotípica que é ambientalmente induzida, diminuindo progressivamente a necessidade do estímulo ambiental. Uma vez que a acomodação genética é completada, o estímulo ambiental não é mais necessário para a indução dessa característica fenotípica (GRETHER, 2005; WEST-EBERHARD, 2003).

**Compensação genética** é o oposto de assimilação genética, podendo ser definida como um tipo de acomodação genética no qual “fenótipos ancestrais” são restaurados pela indução ambiental. Assim, diferentemente da assimilação, a compensação não envolve necessariamente a canalização de uma característica. (GRETHER, 2005).

**Canalização** é a redução da influência das condições experimentadas durante o desenvolvimento de um organismo na sua constituição (*i.e.* fenótipo) final (GREYER, 2005; WADDINGTON, 1942b).

**Genes da especiação** são genes que contribuem para a separação de duas linhagens, reduzindo a quantidade de fluxo gênico entre elas (RIESEBERG; BLACKMAN, 2010).

**Novidade evolutiva** é qualquer caráter recém surgido, estrutural ou de outra natureza, que difere mais do que quantitativamente do caráter que deu origem à ele (MAYR, 1959).

**Varição contra gradiente** ocorre quando, em um dado gradiente de condições ambientais, as influências genéticas sobre um caráter se opõem às influências ambientais, causando com isso a diminuição da variação fenotípica entre as populações que vivem em diferentes regiões desse gradiente. Dessa forma, os fenótipos observados no campo serão muito mais similares entre si do que se representantes dessas populações fossem criados nas mesmas condições (CONOVER; SCHULTZ, 1995a; GREYER, 2005).

### **3.HIPÓTESE DA ESPECIAÇÃO POR PLASTICIDADE NO DESENVOLVIMENTO**

Em 1986, a Dra. Mary Jane Wes-Eberhard começou sua publicação “Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (A Review)” com a seguinte frase: “O propósito desse artigo é sugerir uma mudança na maneira como os biólogos pensam sobre as origens da diversidade orgânica...”. Assim ela começou sua argumentação a favor da “hipótese da adaptação-alternativa”, que de certa forma sumariza o processo sobre o qual este trabalho trata. Atualmente, é reconhecida como “hipótese da especiação por plasticidade no desenvolvimento” (FITZPATRICK, 2012).

Classicamente, via-se o processo de especiação como tendo início na origem do isolamento reprodutivo, o que com o tempo levaria à divergência genética entre as populações devido ao acúmulo independente de mutações, e

finalmente emergiria a incompatibilidade reprodutiva entre as populações. Para a hipótese de West-Eberhard no entanto, novas características surgiriam primeiramente como adaptações (*i.e.* fenótipos), alternativas estáveis (daí o nome), antes do isolamento reprodutivo e da especiação. Para ela, quando a plasticidade fenotípica resultasse em associações fortes entre os fenótipos alternativos e o ambiente, o processo de especiação ocorreria rapidamente em três passos. Primeiro, os fenótipos diferentes seriam fixados, cada um em uma população, com nenhuma ou pouca alteração genética. Então, em um segundo passo, a seleção divergente levaria a acomodação genética dos fenótipos em suas respectivas populações. Por fim, o isolamento reprodutivo emergiria como um subproduto da divergência adaptativa. Assim, inovações evolutivas drásticas poderiam surgir de alterações no desenvolvimento ou comportamento, e não como o resultado de diferenças pós especiação, como sugerido em ramificações em árvores filogenéticas (WEST-EBERHARD, 1986).

Os fenótipos alternativos aos quais ela se refere, ocorrem no mesmo estágio de vida e em uma mesma população, mas não necessariamente são expressados simultaneamente em um mesmo indivíduo. Exemplos são bastante familiares, incluindo a diferenciação entre “operárias” e “rainhas” em himenópteras, machos e fêmeas de uma mesma espécie, e formas aquáticas pedomórficas contrastando com as terrestres metamorfoseadas da salamandra *Ambystoma tigrinum* (Figura 2; MATSUDA, 1982). O fenótipo particular expresso em um dado indivíduo ou em um dado momento depende do estado de mecanismos regulatórios (“interruptores”) do desenvolvimento, que podem ser sensíveis a estímulos ambientais ou ser puramente genéticos (GOULD, 1977).

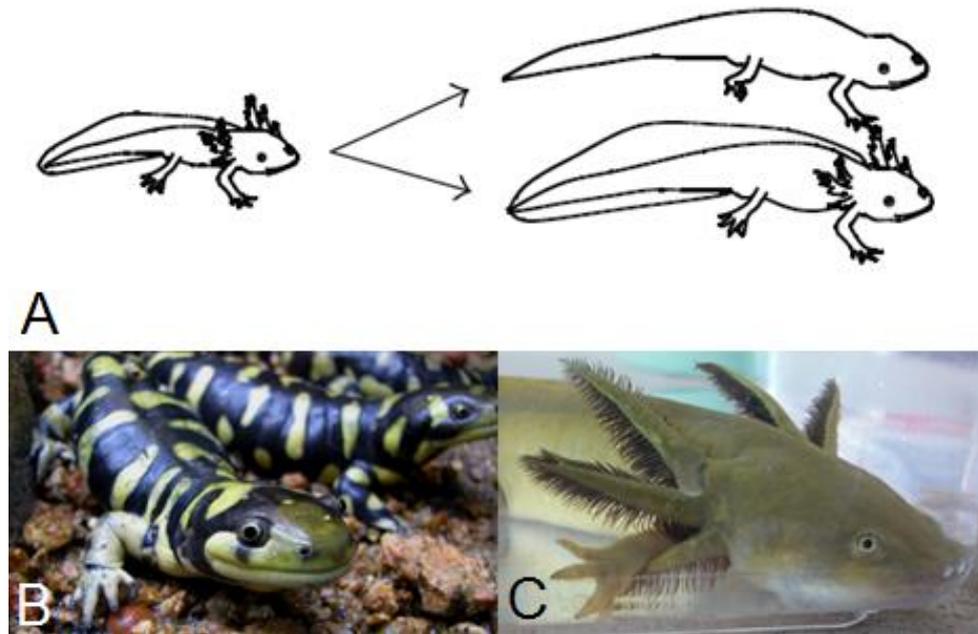


Figura 2 – (A) Esquema de possíveis fenótipos induzidos pelo ambiente em *Ambystoma tigrinum*. (B) Adulto metamorfoseado terrestre. (C) Adulto pedomórfico aquático. Fontes: (A) modificado de Fitzpatrick, 2012 ; (B) [https://en.wikipedia.org/wiki/Tiger\\_salamander](https://en.wikipedia.org/wiki/Tiger_salamander), acessado em 30/10; (C) <http://www.projectnoah.org/spottings/14519028>, acessado em 30/10.

A importância evolutiva desses interruptores regulatórios, no processo como um todo, é que eles definem quando e qual potencial fenótipo será expresso e, portanto, sujeito às pressões seletivas do meio ambiente. Contanto que cada fenótipo alternativo seja expresso independentemente, eles serão moldados individualmente pela seleção natural e, com exceção das formas mutualmente dependentes (como machos e fêmeas, operárias e rainhas), eles podem persistir independentemente no ambiente. Dessa forma, cada um desses fenótipos pode se caracterizar como linhagens evolutivas independentes (WEST-EBERHARD, 1986). As formas juvenis ou larvais de diversos organismos constituem um bom exemplo da importância dos interruptores e de seu papel na divergência das formas dos organismos. Em muitos casos elas são drasticamente diferentes das formas adultas da mesma espécie, não só na morfologia mas também no comportamento e nicho ecológico, sendo muitas vezes altamente especializadas a esse nicho diferente. Essa acentuada divergência de formas sem que haja qualquer tipo de isolamento reprodutivo (como se propunha dentro da Síntese Moderna) é possível justamente por causa

da evolução dos interruptores regulatórios, que permitem a expressão e portanto seleção independente dos fenótipos alternativos dentro de um mesmo genótipo (WEST-EBERHARD, 1986).

Outro argumento a favor da hipótese da especiação por plasticidade no desenvolvimento, está na dificuldade do surgimento de novidades evolutivas, no contexto da visão clássica (*i.e.* gradualista) sobre o processo de especiação, principalmente no que diz respeito ao surgimento de fenótipos inteiramente novos. Considerando a metáfora da paisagem adaptativa, introduzida por Sewall Wright (1932), a mudança entre uma forma ancestral adaptada, com um conjunto gênico coadaptado, para uma outra totalmente nova, outro conjunto gênico coadaptado, envolve a transição entre dois picos adaptativos, geralmente passando por uma depressão ou vale adaptativo. Um processo de divergência lento e gradual tem pouca probabilidade de acontecer, isso porque a chance de extinção das formas intermediárias é bastante alta (WEST-EBERHARD, 1986). Esse ponto figurou como um dilema na biologia evolutiva por mais de um século (GOULD, 1977).

A hipótese de West-Eberhard é claramente um tipo de especiação ecológica, uma vez que nela a plasticidade do desenvolvimento promove a especiação em resposta a seleção ecológica divergente (FITZPATRICK, 2012).

## **4. PLASTICIDADE E DIVERGÊNCIA ECOLÓGICA**

A hipótese da especiação por plasticidade no desenvolvimento se concentra em analisar, conceitualmente, como a plasticidade adaptativa pode levar a especiação. Contudo, a plasticidade não-adaptativa também tem influência nos processos evolutivos (GRETHER, 2005). A seguir, analisarei com mais detalhes como a plasticidade, tanto de natureza adaptativa quanto não-adaptativa, interfere no processo de divergência ecológica.

### **4.1. Plasticidade adaptativa**

A plasticidade adaptativa pode tanto causar a divergência ecológica, como também pode desacelerar ou até mesmo impedi-la de ocorrer, sendo que essa relação vai depender, dentre outros fatores, do quão plásticos são os

genótipos, e de quão otimizados aos ambientes disponíveis são os fenótipos que eles expressam. Em uma dada população, se os indivíduos tiverem a capacidade de expressar fenótipos quase ótimos para quaisquer ambientes que eles possam habitar, então existirá nenhuma ou quase nenhuma pressão seletiva sobre eles, e portanto, haverá também nenhuma ou quase nenhuma divergência (DEWITT; SCHEINER, 2004). Há muito tempo essa é uma das principais razões para a tomada da plasticidade fenotípica como um mero dificultador da evolução genética, e também pela ampla desconsideração do potencial evolutivo das variações induzidas pelo ambiente (WRIGHT, 1931). Contudo, a única situação na qual a indução ambiental acabaria completamente com a seleção divergente seria se o caráter médio expresso por um único *pool* gênico fosse ótimo para cada um dos ambientes com os quais ele entrasse em contato (GHALAMBOR et al., 2007). Entretanto, se a plasticidade adaptativa for menos que perfeita, então a seleção divergente pode acontecer (FITZPATRICK, 2012).

A relação da plasticidade adaptativa com o ambiente vai além da promoção ou não de divergência. Em uma população natural, a própria manutenção da plasticidade depende dos indivíduos terem chance de experimentar ambientes alternativos. Se cada uma das variantes fenotípicas de uma população ficar restrita somente ao ambiente responsável pela sua expressão, então a habilidade de expressar diferentes fenótipos dessa população provavelmente será perdida. Isso acontece devido a seleção por um desenvolvimento eficiente ou simplesmente pela perda de função (FITZPATRICK, 2012), uma vez que mutações tendem a se acumular em genes que não são expressos (ROMERO; GREEN, 2005).

Diversos modelos teóricos apoiam a hipótese de que a plasticidade adaptativa, muitas vezes, vai agir como uma dificultadora da divergência evolutiva, tomando o lugar da divergência genética (SULTAN; SPENCER, 2002; VIA; LANDE, 1985; ZHIVOTOVSKY; FELDMAN; BERGMAN, 1996). Contudo, em populações naturais é preciso levar em consideração também o fluxo gênico, pois na sua ausência total, quase qualquer intensidade de seleção divergente eventualmente levará à divergência evolutiva (FITZPATRICK, 2012). Quando há fluxo gênico entre as populações, o efeito da seleção divergente vai depender do balanço entre as forças da seleção e do fluxo gênico (GAVRILETS, 2003;

HALDANE, 1930; M. G. BULMER, 1972; RICE; HOSTERT, 1993; SLATKIN, 1987; WRIGHT, 1931), e também de fatores demográficos (GARANT; FORDE; HENDRY, 2007; HOLT, 2003; KAWECKI, 2008). Assim, o impacto da plasticidade adaptativa no potencial para divergência genética depende de como ela afeta a “tensão” entre a seleção divergente e o fluxo gênico (THIBERT-PLANTE; HENDRY, 2011; VIA, 1987; VIA et al., 1995).

Além dos fatores já mencionados, características dos organismos que são ecologicamente relevantes, como comportamento e ciclo de vida, também influenciam profundamente na relação da plasticidade com a divergência evolutiva. Por exemplo, em espécies que completam o seu desenvolvimento antes de se dispersar (e.g. animais com cuidado parental extensivo), a plasticidade no desenvolvimento pouco ou nada ajudará na acomodação desses organismos aos ambientes os quais eles se dispersarem, pois seus fenótipos já estarão ajustados ao ambiente no qual eles se desenvolveram. Nesse caso, fortes pressões seletivas entrariam em ação no novo ambiente, atrapalhando assim o estabelecimento dos indivíduos que se dispersaram. Sem poder ocupar um ambiente diferente e então expressar um outro fenótipo, a população não sofre qualquer tipo de divergência (THIBERT-PLANTE; HENDRY, 2011). Já organismos que se dispersam e estabelecem antes do término do desenvolvimento (e.g. sementes, esporos, formas larvais móveis), a responsividade plástica pode ajustar seus fenótipos adultos aos novos ambientes, facilitando assim a colonização de novos habitats e com isso possibilitando a seleção divergente. De fato, a relação causa-efeito entre a colonização de novos habitats e a divergência (levando à especiação), é discutida no modelo conceitual de West-Eberhard (tópico 3 deste trabalho) e também no modelo matemático de Thibert-Plante e Hendry (2011).

Finalmente, é preciso discutir os custos evolutivos da plasticidade. Diversos modelos confirmam a ideia de que a plasticidade tem menos chances de evoluir em um cenário onde a manutenção de múltiplas vias de desenvolvimento tem influência negativa sobre o valor adaptativo (THIBERT-PLANTE; HENDRY, 2011). Apesar da relativa falta de estudos empíricos sobre o custo da manutenção da plasticidade (STEINGER; ROY; STANTON, 2003), é plausível de se pensar que exista um *trade-off* entre a produção de “fenótipos

especialistas” eficientes e a plasticidade. Um genótipo plástico tem o potencial inerente de errar, uma vez que nem sempre serão tomadas as melhores “decisões” durante o desenvolvimento (DEWITT; SCHEINER, 2004; LANGERHANS; DEWITT, 2002). Se a plasticidade se mostra mais custosa do que vantajosa em termos do fitness, então alguns cenários podem se desenvolver: a evolução de um único fenótipo mas “generalista”, a evolução de um “interruptor” genético simples que permita a coexistência de fenótipos especialistas alternativos, ou a divergência evolutiva de populações especialistas (LENORMAND, 2002; SULTAN; SPENCER, 2002; VIA, 1994).

#### **4.2. Plasticidade não-adaptativa**

Os estudos sobre os efeitos da plasticidade não-adaptativa receberam menos atenção se comparados com os estudos da sua contraparte adaptativa, ainda que da mesma forma que a segunda, a plasticidade não-adaptativa possa promover ou inibir a divergência genética (FITZPATRICK, 2012). Não obstante, todo e qualquer efeito ambiental sobre a expressão do fenótipo pode afetar a intensidade e direção da seleção (FORDYCE, 2006; GHALAMBOR et al., 2007; GREYER, 2005), o que não deveria causar surpresa em ninguém, uma vez que “aos olhos da seleção natural apenas o fenótipo existe”. Alguns tipos de indução ambiental não-adaptativos podem até afetar a probabilidade da ocorrência de especiação (FITZPATRICK, 2012). Em particular, a indução de fenótipos sub-ótimos e a “plasticidade de ruído” (VIA, 1994) podem, em ambientes estressantes, dificultar a adaptação por diminuir o fitness dos indivíduos nativos em relação aos imigrantes. Contudo, poderia ocorrer também um aumento na intensidade da seleção, potencialmente resultando em divergência adaptativa críptica (compensação genética levando à variação contra gradiente) (CONOVER; SCHULTZ, 1995b; GREYER, 2005).

Os exemplos da variação contra gradiente geralmente envolvem efeitos da altitude, latitude e/ou gradientes de temperatura, afetando taxas de crescimento e desenvolvimento (revisado em GREYER, 2005; ver também ARENDT; WILSON, 1999; ARNETT; GOTELLI, 1999; CONOVER; SCHULTZ, 1995b; LAUGEN et al., 2003; SKELLY, 2004). Exemplos clássicos são os heterotermos como peixes e moluscos (BULLOCK, 1955), moscas (LEVINS, 1969) e sapos (BERVEN; GILL; SMITH-GILL, 1979), que crescem em taxas

menores em climas frios, mas suas populações adaptadas a climas mais frios apresentam taxas de crescimento maiores quando crescem no mesmo ambiente que populações adaptadas a climas mais quentes. Assim, indivíduos de cada uma das populações apresentam más adaptações quando criados em um ambiente diferente do de sua origem. É importante ressaltar, porém, que apesar dos muitos exemplos, a más adaptações não são resultados obrigatórios nesses casos. A variação contra gradiente é, em última análise, um resultado do fenômeno de compensação genética agindo sobre populações distribuídas em um gradiente de condições ambientais (nos casos mencionados, um gradiente de temperatura) (FITZPATRICK, 2012).

Em situações onde há a existência da variação contra gradiente, é esperado que populações imigrantes apresentem menor valor adaptativo, quando comparadas às populações nativas. Isso acontece porque as populações imigrantes apresentarão super ou sub expressão dos caracteres que passaram pelo processo de compensação genética. Dessa forma, a existência de plasticidade não adaptativa interfere diretamente na capacidade de dispersão, afetando com isso o fluxo gênico entre as populações. Contudo, a evolução desse tipo de variação só acontece caso a seleção seja mais intensa que o fluxo genético e caso as normas de reação sejam delimitadas geneticamente (caso contrário seria esperado que a evolução adaptativa terminasse por achatar a norma de reação). Pelo menos nos estágios iniciais da colonização de um habitat inóspito, é possível que a plasticidade não adaptativa faça com que os indivíduos imigrantes, vindos de um habitat menos estressante e de maior qualidade, tenham maior fecundidade e viabilidade em relação aos nativos (GHALAMBOR et al., 2007), podendo até mesmo produzir uma prole mais numerosa. Essa potencial assimetria do valor adaptativo causada pela plasticidade poderia equilibrar os efeitos das mudanças genéticas adaptativas já existentes nas populações residente e imigrante. Cuidado parental e efeitos fisiológicos maternos poderiam ampliar ainda mais as vantagens promovidas pela plasticidade não adaptativa em uma população imigrante. Com isso, o cenário geral poderia ser uma tendência de “troca” de genótipos localmente adaptados por genótipos imigrantes (HOLT, 2003; KAWECKI, 2008; KIRKPATRICK; BARTON, 1997; LENORMAND, 2002).

## 5. INFLUÊNCIA DA PLASTICIDADE NO ISOLAMENTO REPRODUTIVO

O isolamento reprodutivo é uma das etapas fundamentais do processo de especiação, seja ele o causador da divergência ou um subproduto da mesma (WEST-EBERHARD, 1986). Assim, entender como a plasticidade fenotípica promove, dificulta ou simplesmente interfere no surgimento desse isolamento faz parte do arcabouço teórico necessário para o entendimento do processo de especiação. Exemplos de condições e estímulos ambientais afetando o comportamento reprodutivo (e.g. causando acasalamento preferencial) são relativamente abundantes na literatura (Revisado em FITZPATRICK, 2012). A seguir discuto as causas e consequências desses exemplos e também suas implicações teóricas.

A indução ambiental pode gerar diferenças na preferência, fenologia reprodutiva e/ou na expressão de caracteres sexuais secundários, podendo afetar diretamente a compatibilidade entre populações de ambientes diferentes. Mais ainda, a indução ambiental pode criar barreiras reprodutivas ao fluxo genético equivalentes a barreiras físicas (FITZPATRICK; FORDYCE; GAVRILETS, 2009). Um elemento fundamental para o modelo de especiação por plasticidade no desenvolvimento, é o estabelecimento de uma consistência entre os ambientes experimentados pelas gerações parentais e suas proles. É essencial que o ambiente forneça os mesmos estímulos, ou quase os mesmos, para as sucessivas gerações, garantindo assim não só a reprodutibilidade das características fenotípicas, mas também uma consistência seletiva e a redução do fluxo genético. A própria similaridade entre os ambientes da prole e da geração parental pode ser também uma consequência dos estímulos ambientais, que podem interferir na escolha do habitat, fenologia e outros comportamentos reprodutivos (FITZPATRICK, 2012).

Diferenças no período de floração são um ótimo exemplo da indução ambiental de barreiras ao fluxo genético. Frequentemente, plantas apresentam variações nesse período quando crescem em solos de diferentes qualidades (LEVIN, 2009), como é o caso de algumas gramíneas e plantas herbáceas do gênero *Mimulus*, quando crescem em solos contaminados nos arredores de

minas (ANTONOVICS, 2006; HALL; WILLIS, 2006). O isolamento reprodutivo gerado pelas diferenças no período de floração é tão marcante, que ele causa um aumento substancial na probabilidade e taxa de divergência (GAVRILETS; VOSE, 2007).

Efeitos similares ocorrem devido ao imprinting comportamental (BELTMAN; HACCOU, 2005; BELTMAN; METZ, 2005). Diversos animais, tais como aves, répteis e peixes apresentam o fenômeno de imprinting ambiental, ou seja, as fêmeas normalmente voltam ao local de nascimento para ter sua prole (BELTMAN; HACCOU, 2005). Com tal comportamento, as fêmeas garantem a consistência entre os ambientes da sua e da próxima geração, criando indiretamente com isso, uma barreira ao fluxo genético. Contudo, as fêmeas podem eventualmente ter sua prole em um ambiente diferente, fazendo com que a próxima geração seja “imprintada” com esse novo ambiente. Dessa forma, os indivíduos nascidos nesse novo ambiente provavelmente irão se reproduzir preferencialmente com a população local. A frequência desses eventos vai depender exatamente do quanto as fêmeas possuem predileção pelo seu local de nascimento, ou seja, do quão forte é o imprinting ambiental nessas espécies (BELTMAN; HACCOU, 2005). O imprinting comportamental também pode ocorrer independentemente de aspectos geográficos. Isso acontece quando há a predileção por um *tipo* de habitat, hospedeiro ou recurso, e não por um local geográfico específico. Alguns tipos de insetos fitófagos por exemplo, imprintam em sua prole a predileção pela reprodução em determinadas espécies vegetais, independentemente das regiões onde ocorram (BERNAYS; CHAPMAN, 2007). Pássaros da família Viduidae, que são parasitas de ninhadas, imprintam a predileção por ninhos de hospedeiros específicos. A escolha por parceiros nessas aves é baseada em comportamentos adquiridos com os “pais adotivos”, incluído padrões de canto e outras preferências. Nestes casos, a plasticidade fenotípica atuará facilitando a manutenção das condições ambientais entre pais e filhos. Da mesma forma que os caracteres determinados geneticamente, os caracteres plásticos diretamente ligados aos padrões de acasalamento e que levam à repetição dos ambientes entre as gerações muito provavelmente contribuem para a especiação ecológica (BELTMAN; HACCOU, 2005; FITZPATRICK, 2012).

A interferência ambiental sobre comportamentos sexuais é de fato bastante comum. A expressão de pigmentos, ferormônios e outros displays sexuais podem depender de características da dieta, condições ambientais diversas ou ainda do comportamento adquirido (KNÜTTEL; FIEDLER, 2001; PRICE, 2006). Por exemplo, o isolamento pré-zigótico é induzido por diferenciação nas plantas hospedeiras das larvas de *Drosophila mojavensis*, pois os hidrocarbonetos presentes em sua cutícula são fortemente influenciados pela dieta nessa fase da vida (ETGES et al., 2006; STENNETT; ETGES, 1997). A escolha de parceiros em *D. melanogaster* também é influenciada pela dieta, que interfere na composição das microbiotas intestinais dos indivíduos. Ao que tudo indica, a microbiota intestinal é fundamental na determinação da composição dos hidrocarbonetos da cutícula (SHARON et al., 2010). Contudo, a menos que esses comportamentos sejam passados para a prole, o acasalamento preferencial por sí só terá pouca ou nenhuma influência sobre o fluxo genético, e por tanto, dificilmente levará a divergência entre as populações. (FITZPATRICK, 2012).

Diferenças na escolha de habitats induzidas pelo ambiente irão reduzir o fluxo genético entre populações, isso quando os indivíduos apresentarem maior tendência de se acasalar com indivíduos do mesmo habitat, ou do mesmo tipo, e também quando a prole tiver tendência de se desenvolver em um habitat semelhante ao dos pais. Se a escolha do habitat for inteiramente dependente de indução ambiental, ou seja, a prole imigrantes desenvolve-se no novo habitat não voltando para o original, então o efeito genético será equivalente ao de uma barreira física (FITZPATRICK, 2012).

## 6.ASPECTOS MOLECULARES E GENÉTICOS DA PLASTICIDADE

Muitos estudos recentes na área da plasticidade miram desvendar os mecanismos moleculares que fazem a interconexão entre a percepção do estímulo ambiental e a expressão de diferentes estados fenotípicos. Vários autores consideram que, pelo menos parte da plasticidade não-adaptativa, deve ser considerada uma característica intrínseca dos sistemas biológicos. Eles argumentam que diversos fatores ambientais, tais como temperatura, pH, concentração, etc, alteram a funcionalidade de biomoléculas como um simples resultado de propriedades e leis bioquímicas e físicas (NEWMAN; FORGACS; MULLER, 2006; NIJHOUT, 2003; revisado em PIGLIUCCI; MÜLLER, 2010). Em sua revisão, Schlichting e Wund (2013) propõem que esse tipo de influência ambiental pode ser o estágio mais primordial das respostas fenotípicas plásticas. Já as respostas mais elaboradas, tais como polifenismos e exemplos de plasticidade adaptativa, são geralmente resultado de alterações qualitativas, quantitativas e/ou temporais na expressão de diversas vias que regulam o desenvolvimento. Portanto, apesar de não envolver mudanças na sequência do DNA, em última análise a plasticidade do desenvolvimento é fixada geneticamente (BELDADE; MATEUS; KELLER, 2011).

Estudos na área da genética do desenvolvimento estão cheios de exemplos de mutantes com fenótipos dependentes das condições ambientais (GIBERT; PERONNET; SCHLÖTTERER, 2007). Mutações no gene *she-1* do nemátodo *Caenorhabditis briggsae*, por exemplo, levam a expressão, dependente de temperatura, de hermafroditismo. Indivíduos mutantes são capazes de se auto fertilizar em temperaturas próximas a 15°C, porém perdem essa capacidade a 25°C, quando passam a produzir apenas gametas femininos (GUO; LANG; ELLIS, 2009). Outro exemplo notável acontece com as asas de afídeos. Nesses insetos, o mesmo locus que determina polimorfismo das asas dos machos, é responsável pela expressão de polifenismo das asas das fêmeas. Nesse caso, o mesmo alelo que codifica a produção de machos alados, é responsável pela produção de fêmeas com ou sem asas, dependendo das condições do ambiente no qual elas se desenvolvem (BRAENDLE et al., 2006). Um exemplo mais geral de genes os quais a expressão é suscetível às condições ambientais, é o dos genes que codificam as *Hsp* (heat shock protein), uma

família de proteínas que é encontrada em virtualmente todos os seres vivos, e que tem como função tamponar perturbações que possam interferir no desenvolvimento. A expressão dessas proteínas é influenciada não somente pela temperatura, como sugere o nome, mas também por diversos outros tipos de estresse ambiental (TAKAHASHI et al., 2010). Com tantos casos documentados e toda sorte de evidência, fica claro que qualquer influência ambiental sobre desenvolvimento é resultado da modificação nos padrões de expressão gênica (BELDADE; MATEUS; KELLER, 2011). De fato, o desenvolvimento de técnicas mais avançadas, tais como o sequenciamento de RNAs e o microarranjo, permitiram que se começasse a estudar de forma mais precisa os perfis de expressão gênica, chegando ao ponto de ser possível até mesmo estudar o transcriptoma completo de indivíduos. Snell-Rood *et al.* (2010) reportam que em alguns casos a comparação desses perfis, obtidos de indivíduos de diferentes ambientes e/ou de diferentes fenótipos, mostra que até 50% do genoma pode apresentar variações na expressão.

Sabendo que grande parte da plasticidade fenotípica pode ser entendida como resultado direto de alterações nos padrões de expressão gênica, a próxima pergunta natural que surge é: como o ambiente regula esses padrões? São conhecidos diversos mecanismos que podem satisfazer esse questionamento, tais como microRNAs, a modificação de proteínas regulatórias pós-traducionais (WEAKE; WORKMAN, 2010) e também outros mecanismos de recepção e transdução de sinais (AUBIN-HORTH; RENN, 2009; FUSCO; MINELLI, 2010). Porém, neste trabalho serão discutidos apenas hormônios e epigenética que receberam e recebem mais atenção dos pesquisadores.

### **6.1.Sistema endócrino**

A sensibilidade a sinais ambientais, somada ao seu papel ubíquo como regulador do desenvolvimento pós-embrionário, faz com que os hormônios naturalmente desempenhem um papel muito importante na produção de plasticidade. Suas características os colocam como intermediários entre a informação externa vinda do ambiente e os interruptores do desenvolvimento (NIJHOUT, 1998). De fato, a regulação hormonal vem sendo colocada como

responsável por quase todos os casos bem descritos de plasticidade do desenvolvimento (GILBERT; EPEL, 2009; NIJHOUT, 2003).

A regulação da expressão gênica pelo sistema endócrino é de fácil compreensão. Como já foi dito, a dinâmica da produção hormonal é sensível aos estímulos ambientais, que podem afetar sua disponibilidade nos organismos. Os hormônios por sua vez podem promover ou inibir a expressão gênica de diversas formas: agindo diretamente (ou após sofrer algum tipo de processamento) como fatores de transcrição, afetando cascatas de sinalização intracelular em diversos níveis, induzindo alterações na permeabilidade da membrana, etc (RANDALL et al., 2002). Essa influência pode acontecer, por exemplo, via receptores nucleares que, quando ativados pelo sinal hormonal, mediam a atividade transcricional (BANIAHMAD; TSAI, 1993) ou ainda pela indução direta de modificações na cromatina (LU; MA; EISSENBERG, 1998).

## **6.2. Epigenética**

As modificações epigenéticas partilham com a plasticidade a habilidade de alterar a expressão gênica sem que haja mudanças na sequência do DNA. Muitas marcações epigenéticas são ambientalmente induzidas e a própria plasticidade pode ser mediada por modificações epigenéticas. Não obstante, a separação desses dois fenômenos está cada vez mais difícil (GRATIVOL; HEMERLY; FERREIRA, 2012). Metilação do DNA, acetilação de histonas, fosforilação e ubiquitinação, e diversas outras modificações no DNA e em proteínas da cromatina, são agrupadas sob o nome de “marcações epigenéticas”. De forma geral, as marcações epigenéticas alteram a expressão de genes ao afetar a acessibilidade da maquinaria celular transcricional ao DNA. Por exemplo, a metilação das ilhas CpG no DNA reduz a expressão gênica por prevenir a ligação de fatores de transcrição, já as modificações nas histonas nucleossomais, como acetilação ou metilação, podem afetar a estrutura da cromatina como um todo e assim afetar o estado transcricional daquela molécula de DNA (SIEGFRIED; SIMON, 2010). Apesar de serem modificações reversíveis, as marcações epigenéticas podem ser herdadas através das divisões celulares e/ou pela reprodução, como, por exemplo, no *imprinting* genômico. De fato, um exemplo bastante comum, e ainda assim não menos notável de marcações epigenéticas, é a diferenciação dos tipos celulares durante

o desenvolvimento, um processo que acontece em quase todos os organismos multicelulares. Cada linhagem celular carrega uma assinatura epigenética que é responsável pela própria determinação daquela linhagem celular, assim o organismo consegue produzir todos os seus tipos celulares a partir de um mesmo material genético (BELDADE; MATEUS; KELLER, 2011).

Grande parte dos estudos recentes, principalmente os que investigam o papel da metilação do DNA na origem da plasticidade, continuam sendo majoritariamente correlacionais. Apenas eventualmente se descobre os loci cuja a metilação poderia explicar as alterações fenotípicas (SCHLICHTING; WUND, 2014). Recentemente, Scoville et al., (2011) descobriram que a metilação do gene *MYB MIXTA-like 8*, em plantas do gênero *Mimulus*, está associada com a produção de tricomas. Mais ainda, eles encontraram evidências de que essas marcações epigenéticas são passadas para a progênie. A produção de tricomas por essas plantas, anteriormente, já havia sido associada com a defesa contra herbivoria (HOLESKI, 2007). Mesmo com um número relativamente pequeno de evidências, estudos como esse vêm demonstrando de forma bastante sólida, que de fato, a metilação do DNA e em menor escala outras marcações epigenéticas, desempenham um papel central na mediação de diversos casos de variação fenotípica induzida pelo ambiente (ANGERS; CASTONGUAY; MASSICOTTE, 2010).

## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A plasticidade fenotípica é fenômeno biológico reconhecido desde o século passado (WOLTERECK, 1909), sendo que uma grande quantidade de definições e conceitos foram elaborados para ela desde então (WHITMAN; AGRAWAL, 2009). Nos últimos 25 anos, vimos um aumento exponencial de publicações sobre plasticidade (FORSMAN, 2014), e nesse contexto, muito se discute sobre a influência da plasticidade na evolução. A elaboração de modelos teóricos (WEST-EBERHARD, 2003) e matemáticos (THIBERT-PLANTE; HENDRY, 2011), assim como as investigações empíricas, vêm jogando luz sobre como a plasticidade evolui e como ela interage com a evolução. Parte dos resultados advindos do estudo da plasticidade, vêm na forma de um conjunto muito interessante de novos conceitos e definições associadas (item 2.4, Outras definições). Tais conceitos, por serem jovens, são passíveis de críticas e nuances teóricas que por vezes dificultam suas compreensões, mas inevitavelmente eles colocam as questões sobre especiação, e evolutivas em geral, sob uma nova ótica que altera as relações de causa e efeito entre os seus diversos componentes.

Quando se discute especiação, uma questão chave, e para a qual também o conhecimento é incipiente, é a origem do isolamento reprodutivo. Por exemplo, uma linha de questões é se o isolamento surge como subproduto da diferenciação adaptativa de populações, ou se ele é a causa da diferenciação. Recentemente, pesquisas vêm sendo realizadas analisando a associação de genes específicos na origem de isolamento reprodutivo, tanto pré-zigóticos, como pós-zigóticos. Alguns dos genes mostram uma relação entre sua estrutura primária ou padrão de expressão com algum aspecto do isolamento reprodutivo, sendo denominados de genes da especiação (RIESEBERG; BLACKMAN, 2010).

No caso da plasticidade fenotípica, diversos estudos, em sua maioria empíricos, apontam que sua influência sobre o isolamento reprodutivo pode acontecer de algumas formas. Modificações no comportamento reprodutivo, como acasalamento preferencial, escolha do habitat e fenologia, e também modificações morfológicas, como na expressão de caracteres sexuais secundários, agem diretamente sobre o fluxo genético entre as populações,

podendo, em determinadas condições, criar barreiras reprodutivas tão efetivas quanto barreiras geográficas (FITZPATRICK; FORDYCE; GAVRILETS, 2009). As condições nas quais a plasticidade interfere no fluxo genético, e também as condições nas quais ela não interfere, estão descritas e suportadas por uma quantidade relativamente grande trabalhos (e.g. ANTONOVICS, 2006; BELTMAN; HACCOU, 2005; BERNAYS; CHAPMAN, 2007; ETGES et al., 2006; GAVRILETS; VOSE, 2007; HALL; WILLIS, 2006; LEVIN, 2009; SHARON et al., 2010; STENNETT; ETGES, 1997). A incorporação desses dados ao modelo clássico de especiação ecológica, certamente jogará luz sobre várias questões, incluindo a antiga discussão sobre os modelos de especiação no contexto geográfico (*i.e.* especiação alopátrica, simpátrica e/ou parapátrica). De qualquer forma, a plasticidade pode sim ser considerada um caráter que favoreça a divergência e o processo de especiação, uma vez que em determinadas condições ela promove a redução do fluxo genético e em outras o isolamento reprodutivo completo.

Há muitos anos se considera que a evolução se dá por mudanças na composição genética de populações, sendo baseada em genes ou, de modo geral, informações explicitamente codificadas nas moléculas de DNA. Considerar plasticidade com uma forma de gerar variação que pode levar a evolução (no senso de mudança genética) é difícil, especialmente pelo fato de que, na maioria dos casos, envolve expressão diferencial de genes durante o desenvolvimento e sabermos praticamente nada sobre sua herança. No caso do sistema endócrino, os hormônios naturalmente desempenham, por suas características, um importante papel na interligação dos estímulos ambientais com as respostas genéticas (NIJHOUT, 1998). Já os mecanismos epigenéticos possuem a característica de controlar a expressão gênica sem alterar a sequência do DNA, uma propriedade que compartilham com o próprio conceito de plasticidade fenotípica. Assim, em muitas situações fica difícil separar esses dois conceitos (GRATIVOL; HEMERLY; FERREIRA, 2012). De qualquer forma, apesar de todo o conhecimento acumulado desde o advento da genética, ainda se conhece muito pouco sobre como a informação contida no DNA dá origem às diversas formas biológicas. Nesse contexto, a busca por desvendar os mecanismos por trás da plasticidade fenotípica traz mais uma camada para essa

discussão, e com isso nos ajuda a entender a real dimensão da complexidade da diversidade.

Baseado em tudo que foi levantado nesta monografia, podemos aceitar que a plasticidade fenotípica, ainda que pouco compreendida em termos de como surge e se estabelece nas populações e espécies, é um fator relevante na origem da diversidade biológica, seja como uma facilitadora ou como um dificultadora de seu surgimento. Em todo caso, certamente constitui uma força direcionadora na evolução. Embora não tenhamos um consenso sobre se a plasticidade pode ou não levar a especiação, temos diversos estudos de caso, que em conjunto com a Hipótese da Especiação por Plasticidade do Desenvolvimento, nos dá um panorama teórico plausível de como ela pode levar a especiação. No presente, não podemos afirmar se os casos em que a plasticidade parece ser responsável pela diversidade são apenas casos isolados, ou se são a regra. O fato é que os fundamentos teóricos, em termos genéticos e geográficos do estudo da especiação, são muito sólidos, de forma que muito trabalho ainda precisa ser feito antes de que se possa chegar a alguma conclusão a esse respeito. Assim, estamos incluindo mais um aspecto que deve ser considerado nas discussões de um evento importante na origem da diversidade biológica, que é a origem de linhagens filéticas independentes que chamamos de espécie.

## 8. REFERÊNCIAS

- ANGERS, B.; CASTONGUAY, E.; MASSICOTTE, R. Environmentally induced phenotypes and DNA methylation: How to deal with unpredictable conditions until the next generation and after. **Molecular Ecology**, v. 19, n. 7, p. 1283–1295, 2010.
- ANTONOVICS, J. Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. **Heredity**, v. 97, n. 1, p. 33–37, 2006.
- ARENDET, J. D.; WILSON, D. S. Countergradient selection for rapid growth in pumpkinseed sunfish: Disentangling ecological and evolutionary effects. **Ecology**, v. 80, n. 8, p. 2793–2798, 1999.
- ARNETT, A. E.; GOTELLI, N. J. Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: Evolutionary implications of Bergmann's rule. **Evolution**, v. 53, n. 4, p. 1180–1188, 1999.
- AUBIN-HORTH, N.; RENN, S. C. P. Genomic reaction norms: Using integrative biology to understand molecular mechanisms of phenotypic plasticity. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 18, p. 3763–3780, 2009.
- BALDWIN, J. M. A New Factor in Evolution. **Science (New York, N.Y.)**, v. 4, n. 83, p. 139, 1896.
- BANIAHMAD, A.; TSAI, M. J. Mechanisms of transcriptional activation by steroid hormone receptors. **Journal of cellular biochemistry**, v. 51, n. 2, p. 151–6, 1993.
- BELDADE, P.; MATEUS, A. R. A.; KELLER, R. A. Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 7, p. 1347–1363, 2011.
- BELTMAN, J. B.; HACCOU, P. Speciation through the learning of habitat features. **Theoretical Population Biology**, v. 67, n. 3, p. 189–202, 2005.
- BELTMAN, J. B.; METZ, J. A. J. Speciation: more likely through a genetic or through a learned habitat preference? **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 272, n. 1571, p. 1455–1463, 2005.
- BERNAYS, E. A.; CHAPMAN, R. F. **Host-Plant Selection by Phytophagous Insects**. New York: Springer Science & Business Media, 2007.
- BERVEN, K. A.; GILL, D. E.; SMITH-GILL, S. J. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. **Evolution**, v. 33, n. 2, p. 609–623, 1979.
- BRAENDLE, C. et al. Wing dimorphism in aphids. **Heredity**, v. 97, n. 3, p. 192–199, 2006.

BULLOCK, T. H. Compensation for Temperature in the Metabolism and Activity of Poikilotherms. **Biological Reviews**, v. 30, n. 3, p. 311–342, 1955.

CONOVER, D. O.; SCHULTZ, E. T. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 6, p. 248–252, 1995a.

CONOVER, D. O.; SCHULTZ, E. T. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 6, p. 248–52, 1995b.

DE QUEIROZ, K. Ernst Mayr and the modern concept of species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102 Suppl , p. 6600–6607, 2005.

DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, n. 6, p. 879–86, 2007.

DEWITT, T. J.; SCHEINER, S. M. Phenotypic variation from single genotypes. A primer. In: **Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches**. [s.l.: s.n.]. p. 1–9.

DINGEMANSE, N. J. et al. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 2, p. 81–89, 2010.

ETGES, W. J. et al. Premating isolation is determined by larval rearing substrates in cactophilic *Drosophila mojavensis*. VII. Effects of larval dietary fatty acids on adult epicuticular hydrocarbons. **Journal of chemical ecology**, v. 32, n. 12, p. 2629–46, 2006.

FITZPATRICK, B. M. Underappreciated Consequences of Phenotypic Plasticity for Ecological Speciation. **International Journal of Ecology**, v. 2012, p. 1–12, 2012.

FITZPATRICK, B. M.; FORDYCE, J. A.; GAVRILETS, S. Pattern, process and geographic modes of speciation. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 11, p. 2342–2347, 2009.

FORDYCE, J. A. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. **The Journal of experimental biology**, v. 209, n. Pt 12, p. 2377–2383, 2006.

FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. **Heredity**, n. August, p. 1–9, 2014.

FUSCO, G.; MINELLI, A. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. Introduction. **Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences**, v. 365, n. 1540, p. 547–

556, 2010.

GARANT, D.; FORDE, S. E.; HENDRY, A. P. The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. **Functional Ecology**, v. 21, n. 3, p. 434–443, 2007.

GAVRILETS, S. Perspective: models of speciation: what have we learned in 40 years? **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 57, n. 10, p. 2197–2215, 2003.

GAVRILETS, S.; VOSE, A. Case studies and mathematical models of ecological speciation. 2. Palms on an oceanic island. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 14, p. 2910–2921, 2007.

GHALAMBOR, C. K. et al. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. **Functional Ecology**, v. 21, n. 3, p. 394–407, 2007.

GIBERT, J. M.; PERONNET, F.; SCHLÖTTERER, C. Phenotypic plasticity in *Drosophila* pigmentation caused by temperature sensitivity of a chromatin regulator network. **PLoS Genetics**, v. 3, n. 2, p. 0266–0280, 2007.

GILBERT, S. F.; EPEL, D. Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine and Evolution. **Integrative and Comparative Biology**, v. 49, n. 6, p. 727–729, 2009.

GOULD, S. J. **Ontogeny and Phylogeny**. [s.l.: s.n.]. v. 28

GRATIVOL, C.; HEMERLY, A. S.; FERREIRA, P. C. G. Genetic and epigenetic regulation of stress responses in natural plant populations. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Regulatory Mechanisms**, v. 1819, n. 2, p. 176–185, 2012.

GRETHER, G. F. Environmental change, phenotypic plasticity, and genetic compensation. **The American naturalist**, v. 166, n. 4, p. E115–E123, 2005.

GUO, Y.; LANG, S.; ELLIS, R. E. Independent Recruitment of F Box Genes to Regulate Hermaphrodite Development during Nematode Evolution. **Current Biology**, v. 19, n. 21, p. 1853–1860, 2009.

HALDANE, J. B. S. A mathematical theory of natural and artificial selection. (Part VI, Isolation.). **Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society**, v. 26, n. 02, p. 220, 1930.

HALL, M. C.; WILLIS, J. H. Divergent Selection on Flowering Time Contributes to Local Adaptation in *Mimulus guttatus* Populations. **Evolution**, v. 60, n. 12, p. 2466–2477, 2006.

HINTON, G. E.; NOWLAN, S. J. How Learning Can Guide Evolution. **Complex**

**Systems**, v. 1, p. 495–502, 1987.

HOLESKI, L. M. Within and between generation phenotypic plasticity in trichome density of *Mimulus guttatus*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, n. 6, p. 2092–2100, 2007.

HOLT, R. D. On the evolutionary ecology of species' ranges. **Evol. Ecol. Res.**, v. 5, n. 2, p. 159–178, 2003.

KAWECKI, T. J. Adaptation to Marginal Habitats. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, n. 1, p. 321–342, 2008.

KIRKPATRICK, M.; BARTON, N. H. Evolution of a species range. **American Naturalist**, v. 150, n. 1, p. 1–23, 1997.

KNÜTTEL, H.; FIEDLER, K. Host-plant-derived variation in ultraviolet wing patterns influences mate selection by male butterflies. **The Journal of experimental biology**, v. 204, n. Pt 14, p. 2447–2459, 2001.

LANGERHANS, R. B.; DEWITT, T. J. Plasticity constrained: Over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. **Evolutionary Ecology Research**, v. 4, n. 6, p. 857–870, 2002.

LAUGEN, A. T. et al. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates - evidence for local adaptation. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 16, n. 5, p. 996–1005, 2003.

LENORMAND, T. Gene flow and the limits to natural selection. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 4, p. 183–189, 2002.

LEVIN, D. A. Ecological Speciation: Crossing the Divide. **Systematic Botany**, v. 29, p. 807–816, 2004.

LEVIN, D. A. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. **New Phytologist**, v. 183, n. 3, p. 661–666, 2009.

LEVINS, R. Thermal Acclimation and Heat Resistance in *Drosophila* Species. **The American Naturalist**, v. 103, n. 933, p. 483–499, 1969.

LU, B. Y.; MA, J.; EISSENBERG, J. C. Developmental regulation of heterochromatin-mediated gene silencing in *Drosophila*. **Development (Cambridge, England)**, v. 125, p. 2223–2234, 1998.

M. G. BULMER. Multiple Niche Polymorphism. **The American naturalist**, v. 106, n. 948, p. 254–257, 1972.

MATSUDA, R. The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of “genetic assimilation” and some other evolutionary concepts. **Canadian Journal of Zoology**, v. 60, n. 5, p. 733–749, 1982.

- MAYDEN, R. L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. **Species. The units of biodiversity.**, p. 381–423, 1997.
- MAYR, E. **Systematics and the origin of Species: from the Viewpoint of a Zoologist.** [s.l.] Columbia University Press, 1942.
- MAYR, E. The emergence of evolutionary novelties. In: **The Evolution of Life: Evolution after Darwin.** 1st. ed. Chicago: University of Chicago Press, 1959. p. 349–380.
- MAYR, E. **The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance.** [s.l.] Harvard University Press, 1982.
- NEWMAN, S. A.; FORGACS, G.; MULLER, G. B. Before programs: The physical origination of multicellular forms. **The International Journal of Developmental Biology**, v. 50, n. 2-3, p. 289–299, 2006.
- NIJHOUT, H. F. **Insect Hormones.** [s.l.] Princeton University Press, 1998.
- NIJHOUT, H. F. Development and evolution of adaptive polyphenisms. **Evolution & Development**, v. 5, n. 1, p. 9–18, 2003.
- ORR, H. A. **Dobzhansky, Bateson, and the genetics of speciation** *Genetics*, 1996.
- PIERSMA, T.; DRENT, J. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 5, p. 228–233, 2003.
- PIGLIUCCI, M.; MÜLLER, G. B. Evolution - the Extended Synthesis. **MIT Press**, n. June, p. 504, 2010.
- PRICE, T. D. Phenotypic plasticity, sexual selection and the evolution of colour patterns. **The Journal of experimental biology**, v. 209, n. Pt 12, p. 2368–2376, 2006.
- RANDALL, D. J. et al. **Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations.** [s.l: s.n.]. v. 5
- RICE, W.; HOSTERT, E. E. Laboratory Experiments on Speciation - What Have We Learned in 40 Years. **Evolution in Health and Disease**, v. 47, n. 6, p. 1637–1653, 1993.
- RICHARDS, C. L. et al. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. **Ecology Letters**, v. 9, n. 8, p. 981–993, 2006.
- RIESEBERG, L. H.; BLACKMAN, B. K. Speciation genes in plants. **Annals of Botany**, v. 106, n. 3, p. 439–455, 2010.
- ROFF, D. A.; FAIRBAIRN, D. J. The Evolution and Genetics of Migration in Insects. **BioScience**, v. 57, n. 2, p. 155, 2007.

- ROMERO, A.; GREEN, S. M. The end of regressive evolution: Examining and interpreting the evidence from cave fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 67, n. 1, p. 3–32, 2005.
- RUNDLE, H. D.; NOSIL, P. Ecological speciation. **Ecology Letters**, v. 8, n. 3, p. 336–352, 2005.
- SCHLICHTING, C. D.; WUND, M. A. Phenotypic plasticity and epigenetic marking: an assessment of evidence for genetic accommodation. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 68, n. 3, p. 656–72, 2014.
- SCHMALHAUSEN, I. I. **Factors of evolution: the theory of stabilizing selection**. Chicago: University of Chicago Press, 1987.
- SCHWANDER, T.; LEIMAR, O. Genes as leaders and followers in evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 3, p. 143–151, 2011.
- SCOVILLE, A. G. et al. Differential regulation of a MYB transcription factor is correlated with transgenerational epigenetic inheritance of trichome density in *Mimulus guttatus*. **The New phytologist**, v. 191, n. 1, p. 251–63, 2011.
- SHARON, G. et al. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 46, p. 20051–20056, 2010.
- SIEGFRIED, Z.; SIMON, I. DNA methylation and gene expression. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Systems Biology and Medicine**, v. 2, n. 3, p. 362–371, 2010.
- SKELLY, D. K. Microgeographic countergradient variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 58, p. 160–165, 2004.
- SLATKIN, M. Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. **Science**, v. 236, n. 4803, p. 787–792, 1987.
- SNELL-ROOD, E. C. et al. Toward a population genetic framework of developmental evolution: the costs, limits, and consequences of phenotypic plasticity. **BioEssays: news and reviews in molecular, cellular and developmental biology**, v. 32, n. 1, p. 71–81, 2010.
- STAMPS, J.; GROOTHUIS, T. G. G. The development of animal personality: Relevance, concepts and perspectives. **Biological Reviews**, v. 85, n. 2, p. 301–325, 2010.
- STEINGER, T.; ROY, B. A.; STANTON, M. L. Evolution in stressful environments II: Adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 16, p. 313–323, 2003.

STENNETT, M. D.; ETGES, W. J. Premating Isolation Is Determined by Larval Rearing Substrates in Cactophilic *Drosophila mojavensis*. III. Epicuticular Hydrocarbon Variation Is Determined by Use of Different Host Plants in *Drosophila mojavensis* and *Drosophila arizonae*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 23, n. 12, p. 2803–2824, 1997.

SULTAN, S. E.; SPENCER, H. G. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. **The American naturalist**, v. 160, n. 2, p. 271–283, 2002.

TAKAHASHI, K. H. et al. Effects of small Hsp genes on developmental stability and microenvironmental canalization. **BMC evolutionary biology**, v. 10, p. 284, 2010.

THIBERT-PLANTE, X.; HENDRY, A. P. The consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 24, n. 2, p. 326–342, 2011.

TUOMAINEN, U.; CANDOLIN, U. Behavioural responses to human-induced environmental change. **Biological Reviews**, v. 86, n. 3, p. 640–657, 2011.

VIA, S. Genetic Constraints on the Evolution of Phenotypic Plasticity. In: **Genetic Constraints on Adaptive Evolution**. [s.l: s.n.]. p. 47–71.

VIA, S. The evolution phenotypic plasticity: what do we really know? In: L.A. REAL (Ed.). **Ecological Genetics**. Princeton NJ: Princeton University Press, 1994. p. 35–57.

VIA, S. et al. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. **Trends in ecology & evolution (Personal edition)**, v. 10, n. 5, p. 212–217, 1995.

VIA, S.; LANDE, R. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. **Evolution**, v. 39, n. 3, p. 505–522, 1985.

WADDINGTON, C. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. **Nature**, 1942a.

WADDINGTON, C. H. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. **Nature**, v. 150, n. 3811, p. 563–565, 1942b.

WEAKE, V. M.; WORKMAN, J. L. **Inducible gene expression: diverse regulatory mechanisms**. **Nature reviews. Genetics**, 2010.

WEST-EBERHARD, M. J. Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (A Review). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 83, n. March, p. 1388–1392, 1986.

WEST-EBERHARD, M. J. **Developmental plasticity and evolution**. [s.l: s.n.]. v. 424

WEST-EBERHARD, M. J. Developmental plasticity and the origin of species

differences. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 6543–6549, 2005a.

WEST-EBERHARD, M. J. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. **Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution**, v. 304, n. 6, p. 610–618, 2005b.

WHITE, M. J. D. **Modes of Speciation**. 1st. ed. [s.l.] W.H.Freeman & Co Ltd, 1978.

WHITMAN, D. W.; AGRAWAL, A. A. What is Phenotypic Plasticity and Why is it. **Africa**, v. 581, p. 1–63, 2009.

WOLTERECK, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.“ (“Further investigations of type variation, specifically concerning the nature of quantitative differences between varieties of. **Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft**, v. 32, n. 819, p. 344, 1909.

WRIGHT, S. Evolution in Mendelian populations. **Genetics**, v. 16, p. 97–159, 1931.

WRIGHT, S. **The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution** Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics. **Anais...1932** Disponível em: <<http://www.esp.org/books/6th-congress/facsimile/contents/6th-cong-p356-wright.pdf>\npapers2://publication/uuid/954BDAFD-CC57-4225-B8AE-EA5660E6C2F0>

ZERA, A. J. The endocrine regulation of wing polymorphism in insects: state of the art, recent surprises, and future directions. **Integrative and comparative biology**, v. 43, n. 5, p. 607–616, 2003.

ZHIVOTOVSKY, L. A.; FELDMAN, M. W.; BERGMAN, A. On the evolution of phenotypic plasticity in a spatially heterogeneous environment. **Evolution**, v. 50, n. 2, p. 547–558, 1996.