



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENSINO,
FILOSOFIA E HISTÓRIA DAS CIÊNCIAS



TESE DE DOUTORADO
WELLINGTON BITTENCOURT DOS SANTOS
O USO DE REDES CONCEITUAIS EM UMA ANÁLISE DAS RELAÇÕES
ENTRE VISÕES INTERNALISTAS E EXTERNALISTAS NA EVO-DEVO.

Salvador – Bahia
Abril de 2017

Tese de doutorado
Wellington Bittencourt dos Santos

**O USO DE REDES CONCEITUAIS EM UMA ANÁLISE DAS RELAÇÕES
ENTRE VISÕES INTERNALISTAS E EXTERNALISTAS NA EVO-DEVO.**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ensino, História e Filosofia das Ciências da Universidade Federal da Bahia e da Universidade Estadual de Feira de Santana, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. Charbel El-hani;

Co-orientador: Prof. Dr. José Garcia Vivas Miranda

Salvador – Bahia
Abril de 2017

Termo de Aprovação

Tese de Doutorado

Wellington Bittencourt dos Santos

**O USO DE REDES CONCEITUAIS EM UMA ANÁLISE DAS RELAÇÕES
ENTRE VISÕES INTERNALISTAS E EXTERNALISTAS NA EVO-DEVO.**

COMISSÃO EXAMINADORA:

Prof. Dr. Charbel El-Hani – Orientador
Universidade Federal da Bahia

Prof. Dr. Garcia Vivas Miranda – Co-orientador
Universidade Federal da Bahia

Prof. Dr. Hilton Ferreira Japyassu
Universidade Federal da Bahia

Prof. Dr. Hernane Borges de Barros Pereira
Universidade Estadual da Bahia

Prof. Dr. Diogo Meyer
Universidade de São Paulo

Prof. Dra. Silvia Caldeira
Universidade Federal da Bahia

Salvador – Bahia
Abril de 2017

Agradecimentos

Gostaria de agradecer imensamente a minha família, irmã e irmãos, à memória do meu pai, a minha adorada mãe por toda a torcida e apoio incondicional, aos meus dois filhos, Elis e Théo, que sempre trouxeram muito encanto e pureza para minha vida, a minha esposa pelo companheirismo, carinho, amor e dedicação, aos meus sogros pelo afeto e credibilidade.

Muito importante também ressaltar a cumplicidade e apoio dos meus amigos, principalmente neste momento, aqueles que tanto contribuíram com a realização do presente trabalho.

Agradeço também todo o suporte fornecido pela UFBA e CAPES (que além de fornecer a minha bolsa regular de doutorado, também me contemplou com uma bolsa PDSE, que permitiu a realização do meu estágio de doutorado sanduíche na Sorbonne, Paris); ao Programa de Pós-graduação em Ensino, História e Filosofia das Ciências, pela excelência de ensino e fundamentação que pude usufruir durante o desenvolvimento da pesquisa que realizei.

Torna-se, contudo, mais que justo reverenciar o meu orientador, Charbel El-Hani, pela dedicação e competência com a qual conduziu os sucessos aqui alcançados – que me orientou desde a graduação e que nunca mediu esforços para frutificar o meu espírito científico e filosófico, atuando sempre de modo ético e responsável.

Também sou muitíssimo grato ao meu co-orientador José Garcia Vivas Miranda, pelo engajamento na minha pesquisa, por todo o suporte teórico-conceitual e; sobretudo, pela sua impressionante versatilidade para encontrar soluções metodológicas, um mago das redes complexas.

Ao auxílio e colaboração das amigas Salete Alves e Madaya Aguiar; e também, muito especial foram os diálogos com a professora Silvia Caldeira ao longo da pesquisa.

Aos professores Philippe Huneman e Jean Gayon, por terem me acolhido tão bem juntamente ao seu grupo de pesquisa (IHPST-Sorbonne), assim como pela colaboração e parceria.

E por fim, ao trabalho dos pesquisadores que utilizei como suporte para o desenvolvimento da minha pesquisa, os quais serão devidamente descritos nas referências bibliográficas.

Resumo

O uso de redes conceituais em uma análise das relações entre visões internalistas e externalistas na evo-devo.

O objetivo do estudo aqui relatado se refere a uma análise de conteúdo realizado através do tratamento de redes conceituais. Buscamos analisar a relação entre ideias internalistas e externalistas na evo-devo, tal qual exposto nos livros técnicos do campo. Ferramentas computacionais analíticas foram utilizadas para gerar e investigar as redes conceituais, como uma forma de explorar o arcabouço conceitual subjacente aos discursos dos livros. As redes conceituais foram construídas a partir das conectividades estabelecidas entre os conceitos-chave, previamente selecionados e validados por especialistas em biologia evolutiva, evo-devo e filosofia da biologia. Estes conceitos-chave foram utilizados como indicadores das abordagens internalista e externalista nos livros analisados. Utilizamos diversas métricas da teoria das redes complexas para entender o papel dos conceitos na estrutura da rede. Essas métricas nos permitiram avaliar a centralidade dos conceitos em relação às conectividades estabelecidas na rede. Também realizamos a partição de redes em comunidades conceituais, formadas por conceitos que estão mais fortemente conectados entre si. Posteriormente, buscamos compreender como essas comunidades estão relacionadas com a homofilia (estabelecimento de vínculos com membros de uma mesma comunidade) e heterofilia (estabelecimento de vínculos com membros das outras comunidades) entre os conceitos que compõem as redes. A estruturação de redes dos quadros conceituais na evo-devo nos permitiu: (i) investigar possíveis integrações atuais entre o pensamento externalista, que prevaleceu na síntese evolucionária moderna, e o pensamento internalista, que tem sido importante na história das ideias evolutivas e tem novamente recebido mais atenção desde o surgimento da biologia evolutiva do desenvolvimento; (ii) fornecer um quadro analítico útil do panorama atual da reestruturação teórica experimentada pela biologia evolutiva.

Palavras-chaves: Evo-devo; Filosofia da Biologia; Redes Conceituais; Internalismo e Externalismo.

Abstract

Conceptual networks analysis of the integration between internalist and externalist views in evo-devo

The objective of the study reported here is a content analysis performed by the treatment of conceptual networks. We seek to analyze a relationship between internal and external ideas in evo-devo, such as approaches in field technical books. Analytical computational tools used to generate and investigate as conceptual networks, as a form of exploration or conceptual framework underlying the discourses of books. The conceptual networks were constructed from selected key concepts that were validated by specialists in evolutionary biology, evo-devo and philosophy of biology. These key concepts were used as indicators of the internal and external approaches in the books analyzed. We use several metrics in complex network theory to understand the topologic structure of the conceptual network. These metrics are oriented towards the evaluation of a centrality of the concepts in relation to the connectivities established in the network. We also perform a network partition in conceptual communities, formed by concepts that are strongly connected to each other. Later, we looked at how these communities are related with the homophilia (heterogeneity of ties with members of the same community) and the heterophilia among the concepts that make up the networks. The structuration of conceptual frameworks in evo-devo makes it possible: (i) to investigate possible current integrations between externalist thinking, which prevailed in the modern evolutionary synthesis, and internalist thinking, which has been important in the history of evolutionary ideas and has gained more attention since the emergence of evolutionary developmental biology; (ii) to provide a useful analytical framework of the current panorama of theoretical restructuring experienced by evolutionary biology.

Keywords: Evo-devo; Philosophy of Biology; Semantics networks; Internalism and Externalism.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Padrões filogenéticos propostos pelo gradualismo filético e pelo equilíbrio pontuado.....	27
Figura 2: Fotografia de um fóssil do <i>Elaphas falconeri</i>	38
Figura 3: Exemplo 1 de mudanças evolutivas adaptativas produzidas por alterações nos padrões de regulações desenvolvimentais	45
Figura 4: Exemplo 2	45
Figura 5: Exemplo 3	45
Figura 6: Imagens das redes sinápticas de uma <i>Drosófila</i> obtida através do Flycircuit Spiking Model.	64
Figura 7: Esquematização de uma rede simples com matriz de adjacência correspondente ao lado.....	66
Figura 8: Representação esquemática da vizinhança de um vértice “v”.	66
Figura 9: Representação dos padrões de distribuição de graus em redes aleatórias e livres de escala	67
Figura 10: Representação de uma rede com o coeficiente de agrupamento 0 (zero) para o vértice destacado em vermelho, vértices de vizinhança em amarelo.	68
Figura 11: Representação do caminho mínimo médio entre dois vértices de uma rede	68
Figura 12: Representação do Caminho Mínimo Médio de uma Rede que atravessa oito vértices.....	69
Figura 13: Rede elaborada pela LinkedIn Corporation destacando os cinco vértices com mais altos valores de centralidade de proximidade (em vermelho).	71
Figura 14: Rede elaborada pela LinkedIn Corporation destacando cinco vértices com mais altos valores de centralidade de intermediação (em vermelho).	73
Figura 15: Representação gráfica da rede de comunidades extraída a partir de uma rede de telefonia móvel belga, por Blondel et al. (2008).	75
Figura 16: Representação esquemática do famoso enigma das sete pontes de Königsberg.	77
Figura 17: Diagrama ilustrativo do modelo de Watts demonstrado que as redes de mundo-pequeno ocorrem a meio caminho do processo de aleatorização de redes regulares.	81
Figura 18: Resultados obtidos para o Caminho mínimo médio em função de IFL em trabalhos de referência	91
Figura 19: Visão geral da interface do programa Gephi.....	93
Figura 20 Visualização dos passos do algoritmo de Multilevel de Blondel et. al, 2008.	94
Figura 21: Capa do livro de West-Eberhard, M. J. (2003).....	100
Figura 22: Rede-ego do termo “constraint” do livro de West-Eberhard (2003).....	102
Figura 23: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de West-Eberhard (2003).	103
Figura 24: Rede-ego do termo “selection” do livro de West-Eberhard (2003).	107
Figura 25: Rede-ego do termo “evolvability” do livro de West-Eberhard (2003).....	110
Figura 26: Rede-ego do termo “plasticity” do livro de West-Eberhard (2003).	111
Figura 27: Rede-ego do termo “modularity” do livro de West-Eberhard (2003).....	115
Figura 28: Rede-ego do termo “heterochrony” do livro de West-Eberhard (2003).	117
Figura 29: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de West-Eberhard (2003).....	119

Figura 30: Capa do livro de Arthur, W. (2011)	120
Figura 31: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de Arthur, W. (2011)	122
Figura 32: Rede-ego do termo “selection” do livro de Arthur, W. (2011)	124
Figura 33: Rede-ego do termo “constraint” do livro de Arthur, W. (2011).....	125
Figura 34: Rede-ego do termo “evo-devo” do livro de Arthur, W. (2011)	127
Figura 35: Rede-ego do termo “heterochrony” do livro de Arthur, W. (2011)	128
Figura 36: Rede-ego do termo “heterotopy” do livro de Arthur, W. (2011)	128
Figura 37: Rede-ego do termo “heterotypy” do livro de Arthur, W. (2011)	129
Figura 38: Rede-ego do termo “heterometry” do livro de Arthur, W. (2011)	129
Figura 39: Rede-ego do termo “re patterning” do livro de Arthur, W. (2011)	131
Figura 40: Rede-ego do termo “plasticity” do livro de Arthur, W. (2011).....	132
Figura 41: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Arthur, W. (2011).....	133
Figura 42: Capa do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)	134
Figura 43: Rede-ego do termo “gene” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)	136
Figura 44: Rede-ego do termo “plasticity” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009).....	138
Figura 45: Rede-ego do termo “pressure” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009).....	139
Figura 46: Rede-ego do termo “speciation” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009).....	140
Figura 47: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009).....	141
Figura 48: Capa do livro de Scott Robert, J. (2004)	142
Figura 49: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de Scott Robert, J. (2004).....	144
Figura 50: Rede-ego do termo “selection” do livro de Scott Robert, J. (2004)	145
Figura 51: Rede-ego do termo “evo-devo” do livro de Scott Robert, J. (2004).....	147
Figura 52: Rede-ego do termo “evolvability” do livro de Scott Robert, J. (2004)	149
Figura 53: Rede-ego do termo “fuction” do livro de Scott Robert, J. (2004)	150
Figura 54: Rede-ego do termo “gene” do livro de Scott Robert, J. (2004).....	151
Figura 55: Rede-ego do termo “homeobox” do livro de Scott Robert, J. (2004).....	152
Figura 56: Rede-ego do termo “modularity” do livro de Scott Robert, J. (2004)	153
Figura 57: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Scott Robert, J. (2004).....	154
Figura 58: Capa do livro de Arthur W. (2004)	155
Figura 59: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de Arthur W. (2004)	157
Figura 60: Rede-ego do termo “selection” do livro de Arthur W. (2004)	158
Figura 61: Rede-ego do termo “constraint” do livro de Arthur W. (2004).....	159
Figura 62: Rede-ego do termo “developmental-reprogramming” do livro de Arthur W. (2004).....	160
Figura 63: Rede-ego do termo “evo-devo” do livro de Arthur W. (2004).....	161
Figura 64: Rede-ego do termo “heterochrony” do livro de Arthur W. (2004)	162
Figura 65: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Arthur W. (2004).....	163
Figura 66: Capas dos livros de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); e Wilkins, A.S. (2002)	164

Figura 67: Rede-ego do termo “gene” do livro de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005)	166
Figura 68: Rede-máxima do termo “evo-devo”	174
Figura 69: Rede-máxima do termo “selection”	176
Figura 70: Rede-máxima do termo “adaptation”	177
Figura 71: Rede-máxima do termo “plasticity”	179
Figura 72: Rede-máxima do termo “bias” (“constraint” + “drive”)	181
Figura 73: Rede-máxima do termo “evolvability”	183

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de West-Eberhard (2003).....	100
Tabela 2: Dados parciais da rede-ego do termo “adaptation” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	104
Tabela 3: Dados parciais da rede-ego do termo “plasticity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	113
Tabela 4: Dados parciais da rede-ego do termo “modularity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	116
Tabela 5: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Arthur Wallace (2011).....	121
Tabela 6: Dados parciais da rede-ego do termo “plasticity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	132
Tabela 7: Dados parciais da rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	134
Tabela 8: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)	135
Tabela 9: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Scott Robert, J (2004).....	143
Tabela 10: Dados parciais da rede-ego do termo “selection” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.	146
Tabela 11: Dados parciais da rede-ego do termo “evo-devo” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus E-Index.....	148
Tabela 12: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Arthur Wallace (2004).....	156
Tabela 13: Quadro comparativo dos resultados das redes obtidas para os livros analisados.....	171

SUMÁRIO

Estrutura de organização da tese	13
Capítulo 1 - O Internalismo e o externalismo na evolução, contradição no passado e integração no futuro	14
Introdução	14
1.1 Algumas questões terminológicas	15
1.2 Fundamentos histórico-filosóficos do pensamento internalista	15
1.3 A perspectiva darwiniana populacional externalista e a moderna síntese evolutiva	18
1.4 A retomada dos estudos desenvolvimentais, a emergência da evo-devo e suas linhas fundamentais de pesquisa	20
1.4.1 A questão dos vieses desenvolvimentais	23
1.4.2 A questão da mudança nas taxas dos ritmos evolutivos	25
1.4.3 A questão do organismo enquanto unidade hierárquica relevante e as repadronizações e modularidades dos sistemas desenvolvimentais	28
1.4.4 A questão da variabilidade das formas em função das relações entre o meio ambiente e a plasticidade fenotípica desenvolvimental dos organismos e suas consequências evolutivas	32
1.4.5 A questão da evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais	39
1.4.6 A questão da herança não genética e a evo-devo.	41
1.5 Indicativos contemporâneos da possibilidade de conciliação entre concepções internalistas e externalistas.	44
Referências Bibliográficas Capítulo 1	47
Capítulo 2. Uma análise da integração entre visões externalistas e internalistas na evo-devo com base em redes conceituais	59
2.1 Introdução	59
2.2 Introdução às redes conceituais	59
2.3 As ciências de redes complexas e seus impactos sobre as redes de palavras e demais campos do conhecimento científico	61
2.4. Formalismos matemáticos da teoria de grafos em redes complexas	65
2.4.1 A Vizinhança dos Vértices	66
2.4.2 Grau de um Vértice, Grau Médio de um Grafo ($\langle k \rangle$) e a Distribuição de Graus	67
2.4.3 O coeficiente de agrupamento	67
2.4.4 Caminho, Caminho Mínimo Médio e Diâmetro	68
2.4.5 Medidas de Centralidade em redes complexas	69
2.4.6 Modularidade em redes complexa	73
2.4.7 As relações de Homofilia e Heterofilia entre membros das diferentes comunidades (módulos ou clusters) e a métrica do E-I index	76

2.5 Os fundamentos teóricos matemáticos das redes complexas e o seu tratamento em redes conceituais	76
2.5.1 A Não-aleatoriedade das Redes Conceituais	78
2.5.2 As Redes de Pequeno Mundo	79
2.6 Proposta metodológica de pesquisa sobre redes semânticas em livros de evo-devo (materiais e métodos).....	82
2.6.1 Corpus de análise	82
2.6.2 Seleção e validação dos termos usados como indicadores	83
2.6.3 O pré-tratamento dos livros	85
2.6.4 Filtragem Automática dos Textos	86
2.6.5 Incidência-Fidelidade como parâmetro de filtragem	88
2.6.6 Construção e Visualização das Redes	92
2.6.7 Os padrões metodológicos de redes utilizadas em nossa pesquisa.....	95
2.7 Parte I: Resultados e discussões das análises dos livros.....	97
2.7.1. Análise das redes do livro de West-Eberhard, M. J. (2003)	100
2.7.2 Análise das redes do livro de Arthur, W. (2011)	120
2.7.3 Análise das redes do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)	134
2.7.4 Análise das redes do livro de Scott Robert, J. (2004)	142
2.7.5 Análise das redes do livro de Arthur W. (2004)	155
2.7.6 Análise das redes dos livros de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); e Wilkins, A.S. (2002).....	164
2.8 Síntese dos resultados e análise comparativa dos livros.....	166
2.8.1 West-Eberhard, M. J. (2003)	166
2.8.2 Arthur, W. (2011)	167
2.8.3 Scott Robert, J. (2004).....	168
2.8.4 Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009).....	169
2.8.5 Arthur W. (2004)	170
2.8.6 Síntese dos Livros de Carroll, S; G. et. al, (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); Wilkins, A.S. (2002).....	170
2.8.7 Quadro comparativo dos resultados das redes dos livros analisados	170
2.9 – Considerações Finais Parte I	172
2.10 – Parte II: Hibridizações de redes-ego na composição de redes-máximas.....	173
2.10.1 Resultados e Discussões das redes máximas	174
2.11 Os sentidos de convergência na integração das pesquisas em evo-devo.....	183
2.12 Considerações Finais	185
Referências Bibliográficas do Capítulo II	186

Estrutura de organização da tese

Com o intuito de fornecer uma visão geral do trabalho de pesquisa aqui reportado, trazemos inicialmente um sucinto panorama da estrutura de organização da tese. Deste modo, do ponto de vista da estruturação do nosso corpus textual, a presente tese de doutorado foi subdividida em dois capítulos:

1) Um primeiro capítulo, essencialmente teórico-conceitual, busca situar epistemologicamente o debate entre: correntes externalistas e internalistas no atual contexto de reestruturação teórica do pensamento evolutivo. Sobretudo, destacar a perspectiva de integração entre as referidas correntes, historicamente opostas, através do avanço integrativo das pesquisas em evo-devo (biologia evolutiva do desenvolvimento).

De modo sequencial, este capítulo discutirá: i) os fundamentos históricos filosóficos de ambas as perspectivas de abordagem dos fenômenos evolutivos, externalista e internalista; ii) a emergência da evo-devo e suas principais linhas de pesquisas; e iii) as perspectivas de concílio e integração entre o internalismo e externalismo evolutivo, as quais emergem a partir do desenvolvimento das pesquisas na evo-devo.

2) Um segundo capítulo, que contempla as nossas análises das redes conceituais. Sendo que, o mesmo apresenta-se subdividido em duas partes:

- i) Uma primeira parte, que se refere à análise de conteúdo dos livros selecionados dentro do campo da evo-devo. Sendo que, o tratamento deste corpus de análise em nosso trabalho foi realizado através do uso de redes conceituais. Objetivamos através do tratamento de redes conceituais fornecer uma caracterização consistente dos livros analisados, tendo como foco investigativo as dimensões integrativas entre o internalismo e externalismo evolutivo.
- ii) A segunda parte, que se refere à análise de redes obtidas a partir da hibridização das redes geradas durante as análises dos livros. Diferente das análises realizadas durante a primeira parte deste capítulo, ao invés de realizar inferências relativas às abordagens individuais dos livros, iremos refletir a respeito da moldura teórica da disciplina, a evo-devo. Buscaremos a partir das análises interpretativas das redes híbridas que confeccionamos: a) compreender o papel integrativo dos conceitos-chaves dentro da moldura teórica da disciplina; b) descrever os elos efetivamente encontrados entre concepções externalistas e internalistas; bem como, c) identificar as descontinuidades e as possíveis rotas para uma integração destas concepções rumo a uma nova síntese evolutiva.

Capítulo 1 - O Internalismo e o externalismo na evolução, contradição no passado e integração no futuro

Introdução

Muitos biólogos evolutivos que se debruçaram para interpretar historicamente as transformações ocorridas no pensamento evolutivo identificaram uma forte dicotomia filosófica entre correntes externalistas e internalistas ao longo dos estudos sobre evolução (Ospovat, 1981; Gould, 2002; Bowler, 2003; Amundson, 2005). Estes dois modos de interpretação dos fenômenos evolutivos podem ser distinguidos em termos do conjunto de mecanismos causais do processo evolutivo que se propõem a descrever, o que implica também uma diferenciação em relação aos objetos de explicação por eles assumidos. Para autores como Amundson (2005), por exemplo, essas diferenças são decorrentes do fato de os externalistas (também tratados como funcionalistas) orientarem seu foco de pesquisa para explicações concernentes às relações do organismo com o seu entorno, numa análise das funções de caracteres que aumentam as chances de sobrevivência e reprodução bem sucedidas e, assim, afetam a seleção natural, enquanto os internalistas (também tratados como estruturalistas) enfocam o estudo das formas, ou seja, da organização dos sistemas vivos, das relações internas entre suas partes, da coordenação intrínseca das estruturas fisiológicas dos organismos, do desenvolvimento que leva à produção das formas orgânicas.

Importante ressaltar que a disputa travada entre estas correntes filosóficas foi caracteristicamente marcada por um desequilíbrio na credibilidade, que ora era mais fortemente depositada em uma ora noutra, a depender do momento histórico. No presente capítulo, buscaremos reconstruir, de modo sucinto, a trajetória histórico-filosófica do internalismo e do externalismo do pensamento evolutivo na ciência moderna. Tomaremos como ponto de partida a morfologia transcendental do século XIX e seus desdobramentos através do início do século XX. Em seguida, enfocaremos a perspectiva populacional que emergiu com a explicação darwiniana do processo evolutivo e as consequências da sua centralidade na elaboração da síntese evolutiva moderna. Subsequentemente, trataremos da retomada dos estudos sobre as implicações do desenvolvimento para a evolução, assim como sobre a evolução do desenvolvimento, nas décadas finais do século XX, o que levou à consolidação de um novo campo de pesquisa, a biologia evolutiva do desenvolvimento, também chamada de evo-devo. Por fim, discutiremos as possibilidades de conciliação entre os pensamentos internalista e externalista que parecem emergir das pesquisas teóricas e experimentais implementadas por pesquisadores no campo da evo-devo, e, sobretudo, refletir sobre as orientações que podem ser derivadas destas pesquisas para estruturação teórica de uma síntese estendida, no contexto atual.

1.1 Algumas questões terminológicas

No que se refere ao tratamento terminológico, encontraremos com frequência na literatura um uso alternado de termos que a depender da classificação adotada por um dado autor, teríamos de um lado da referida dicotomia, externalistas ou funcionalistas, e do outro internalistas ou estruturalistas; contudo, para referir-se às mesmas correntes de pensamento. Por exemplo, Dwyer (1984); A. J. Hughes and D. Lambert (1984); Denton (1985) e Breuker (2006) apresentam a dicotomia nos termos de estruturalismo e funcionalismo; já outros autores como Gould (2002); Moya e Latorre (2004); e Pigliucci (2007) empregam para o mesmo sentido de oposição os termos internalismo e externalismo; Do nosso ponto de vista, consideramos que o uso de uma dicotomia entre “externalistas” e “internalistas” confere maior robustez à distinção pretendida. Podemos explicar nossa adoção com base em alguns critérios. Em primeiro lugar, entendemos que o termo “funcionalismo”, por derivar diretamente de “função”, acaba por ser historicamente implicado em certos debates controversos sobre as atribuições/explicações funcionais na filosofia da biologia, no que se refere à validade da explicação teleológica ou da natureza teleológica ou não da atribuição de função a um item biológico, frequentemente, ainda que de modo que muitas vezes não é justificado, relacionando-se a problemas relativos ao escopo da intencionalidade e da consciência (Ferreira, 2003). Deste modo, se a discussão estiver focada na distinção internalismo/externalismo é possível evitar os ruídos implicados ao conceito de função, os quais poderiam trazer à tona problemas filosóficos acima referidos. Em segundo lugar, ainda que se possa assumir – como o fazemos – uma posição favorável à legitimidade de uma análise funcional de fenômenos biológicos, entendemos que, sob os mesmos parâmetros de legitimidade, as relações internas e coordenativas das unidades fisiológicas dos organismos poderiam também ser descritas em termos funcionais, o que torna problemático o uso do termo “funcionalismo” para designar exclusivamente uma posição focada em relações funcionais externas ao organismo. Assim, com base nos dois argumentos acima expostos, podemos concluir que a distinção entre explicações focadas em relações internas ou externas ao organismo, ou seja, entre internalismo e externalismo, além de mais precisa, é menos problemática por não evocar dificuldades epistemológicas associadas ao uso do conceito de função na biologia e por não vincular o discurso funcionalista somente a uma perspectiva externalista. Consequentemente, a partir desse ponto nos referiremos exclusivamente a uma distinção de correntes *internalistas* e *externalistas* na história e na contemporaneidade do pensamento evolutivo.

1.2 Fundamentos histórico-filosóficos do pensamento internalista

Autores como Webster & Goodwin (1982), Goodwin (1982, 1989) e Smith (1992) sustentam que o internalismo teria vivido seu apogeu durante o forte impulso promovido pela morfologia transcendental do final do século XIII a

meados do século XIX. A morfologia transcendental foi praticada por grandes naturalistas desse período, como, para citar alguns exemplos, entre muitos: Richard Owen, na Inglaterra; Hans Driesch, Lorenz Oken, Friedrich Tiedemann, Karl Ernst Von Baer e Johann Friedrich Meckel, na Alemanha; e Geoffroy St. Hilaire, na França;. Esta representativa corrente de pesquisadores foi fortemente influenciada pela filosofia idealista alemã, a *Naturphilosophie*, baseada no pensamento de Goethe, Schelling e Kant.

As ideias trazidas por estes autores defendiam a possibilidade de classificar o mundo animal em alguns tipos básicos, entendidos como padrões abstratos que definiriam um arranjo de partes e relações topologicamente consistentes. Para muitos naturalistas da época, as relações de transformação entre estes tipos ideais constituíam o foco de explicação das mudanças evolutivas observáveis na natureza. A *Naturphilosophie* estabeleceu uma relação entre a morfologia transcendental e o formalismo das leis do crescimento (*"laws of growth"*) que determinava o padrão de desenvolvimento das estruturas morfológicas, (Wilkins, 1998). A partir dessa combinação de ideias, defendia-se a existência de profundas leis de mudança, que determinariam as características encontradas nos seres vivos. Graças às ideias da *"Naturphilosophie"*, surgiu a tendência em designar o termo "arquétipo", o qual se refere à imagem original de estruturas complexas concretas, como a pata, a asa, a folha, etc. (Thom, 1985, p. 167). A morfologia deste período buscou combinar a observação de certos tipos de estrutura, tratadas enquanto arquétipos ideais, com o conceito platônico de *"eidos"* (essência), admitindo uma perspectiva tipológica de espécie definida por apresentar propriedades comuns essenciais e postulando que os organismos representariam um número limitado de arquétipos possíveis, Mayr (1988). Os morfologistas desta época, em certo sentido, buscavam a essência verdadeira, o tipo ideal, ou, como chamavam os alemães, a *"Urform"*, a forma latente que se manifestaria de modo subjacente na grande variedade observável (Mayr, 2005, pp. 42, 189; Mayr, 1982, p. 458). Isso nos leva a compreender que de fato existia certa "ambiçãõ platônica" na pesquisa sistemática dos invariantes anatômicos; sendo através deste sentido de orientação que se consagraram os grandes naturalistas do século XIX (Monod, 1972, p. 119). Embora não se tratasse de um grupo homogêneo, poderíamos afirmar que os morfologistas transcendentalistas concordavam com a existência de um "sistema natural", que unificava formas distintas, e que os padrões estruturais, que podiam ser descobertos pela embriologia e morfologia comparadas, dariam os indícios da natureza própria dos processos evolutivos. Os tipos e subtipos eram características intrínsecas deste sistema, e não meramente conveniências de classificação (Amundson, 1998, p. 172). Segundo John Wilkins (1998), muitos destes referidos morfologistas buscavam afirmar a cientificidade dos seus trabalhos através da descoberta de leis matemáticas, as quais pudessem fornecer explicações das regularidades observáveis nas variantes encontradas na natureza. Na visão destes naturalistas, as espécies eram consideradas

divisões naturais, o resultado expresso de leis ocultas da natureza. Essas leis poderiam ser cientificamente descritas, contudo, jamais burladas ou negligenciadas por qualquer modelo explicativo coerente.

No século XX, houve um desdobramento desta perspectiva, comumente chamada de morfologia racional ou morfologia idealística. Jane Maienschein, em seu livro *A Conceptual History of Modern Embryology* (1994), enfatiza como grande marco internalista e anti-darwinista a embriologia experimental do início deste século, a conhecida *Entwicklungsmechanik*, tendo como maiores representantes os pesquisadores Wilhelm Roux (zoólogo e embriologista experimental alemão) e Wilhelm His (anatomista, médico, fisiologista e embriologista suíço). As pesquisas desses cientistas eram centradas prioritariamente nas causas imediatas de desenvolvimento e eles reagiram contra o modo historicista usado pela explicação darwiniana populacional. Os morfologistas deste período rejeitavam a centralidade da adaptação e consideravam as propriedades em comum das estruturas como as mais profundas indicações da realidade biológica (Amundson, 1998, pp. 154-155). Podemos também destacar, nesse cenário, os estudos morfológicos de D'Arcy Wentworth Thompson que, em sua obra *On Growth and Form* (1917), também rejeitava pelas mesmas razões a abordagem histórica na explicação dos processos evolutivos. Todos esses autores pretendiam desenvolver uma explicação da organização interna, na qual era relevado a complexidade coordenativa e co-evolutiva das partes que integram os seres vivos. Para muitos pesquisadores da época, a questão do desenvolvimento seria o problema mais central no estudo da vida e deveria ter prioridade explicativa em relação a outros fenômenos, incluindo a evolução (Bertalanffy 1933).

Paralelamente ao *Entwicklungsmechanik*, referido marco internalista e anti-darwinista, mais precisamente entre as décadas de 1890 e 1920, emergiram diversas outras teorias evolucionistas explicitamente anti-darwinistas, as quais negavam o papel da seleção natural no processo evolutivo, tendo sido bastante populares entre os cientistas da época. Nesse período, a aceitação da teoria darwinista reduziu-se substancialmente, ao ponto do historiador da biologia Peter Bowler adotar o termo "*eclipse do darwinismo*" (mas cf. Largent, 2009) para denotar o declínio na credibilidade em relação ao modelo explicativo proposta pela seleção natural, termo que foi originalmente utilizado por um dos construtores da síntese moderna, o biólogo londrino Julian Huxley, nos anos 1940, para descrever o período que antecedeu à moderna síntese evolutiva. Nessa fase, a seleção natural foi questionada no meio científico como principal mecanismo evolutivo, e teve até mesmo seu papel explicativo negado inteiramente, enquanto muitas outras explicações alternativas foram desenvolvidas, incluindo o neolamarckismo, a ortogênese e o mutacionismo – todas correntes que, em maior ou menor grau, assumiram pressupostos ontológicos internalistas para a explicação dos fenômenos evolutivos.

1.3 A perspectiva darwiniana populacional externalista e a moderna síntese evolutiva

Ainda no final do século XIX, o biólogo evolucionista alemão August Weismann, desempenhou um papel importante no que se refere à elaboração do pensamento evolucionista moderno externalista do século XX. Ernst Mayr chegou a classificá-lo como o segundo teórico evolucionista mais notável do século XIX, sendo precedido apenas pelo próprio Charles Darwin. Contudo, embora não devamos desprezar as contribuições advindas dos seus trabalhos, algumas das teorias desenvolvidas por Weismann trouxeram algumas consequências problemáticas para a integração de diferentes áreas envolvidas na pesquisa sobre o desenvolvimento. Segundo sua teoria do germoplasma, um organismo se desenvolve a partir do zigoto dando origem a duas linhagens celulares distintas: uma linhagem de células que constituirão os tecidos somáticos e outra que formará os tecidos germinativos. Nas células germinativas que são provenientes da divisão celular da linhagem germinativa dos seus ancestrais e que compõem o "germoplasma" são encontrados os determinantes hereditários. Os critérios estabelecidos de diferenciação e isolamento no desenvolvimento entre as células somáticas e germinativas tornaram implausível que qualquer componente somático interferisse na qualidade do germoplasma. Ou seja, as alterações somáticas ou variações durante o desenvolvimento que não são transmitidas aos descendentes deixam de possuir qualquer valor para um modelo explicativo externalista populacional. Segundo o que Weismann estabeleceu em sua teoria, a variação genética deveria ser compreendida enquanto um produto exclusivo de alterações na estrutura molecular dos determinantes contidos no germoplasma, modificações entendidas enquanto erros efetivados durante os processos de divisão celular e, sobretudo, através de um processo totalmente independente das interferências que exerce o meio ambiente sobre as células que compõem o somatoplasma. Durante o desenvolvimento da genética, ao longo do século XX, as ideias de isolamento e independência entre germoplasma e somatoplasma propostas por Weismann foram mantidas e se tornaram um dos alicerces do pensamento evolutivo moderno. Descrito posteriormente em termos de uma genética moderna e aliado ao pensamento populacional darwiniano este fundamento incorporado pela síntese moderna ajudou a rechaçar o pensamento internalista dos embriologistas contemporâneos.

Após um “apogeu estruturalista” que se estendeu desde do final do século XIII até início do século XX, podemos identificar um grande ponto de virada com a consolidação do darwinismo moderno. Após a síntese evolutiva moderna, uma supremacia do pensamento externalista se instaurou e manteve o pensamento estruturalista obliterado por quase todo o restante do século. Como afirma Caponi (2006), a perspectiva populacional que emergiu com a explicação darwiniana dos processos evolutivos, ainda em meados do século XIX e que fora

consagrada em meados do século XX com a moderna síntese evolutiva, promoveu uma ruptura com o pensamento biológico estruturalista precedente e, assim, com todo um campo das ciências da vida desde Aristóteles até Cuvier, referenciada numa perspectiva fisiológica. Entre as décadas de 1930 e 1950, como resultado de uma elaboração coletiva que contou com a participação de grandes nomes da ciência da época, como Ronald Fisher, J.B.S. Haldane, Sewall Wright, Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, Ernst Mayr, George Gaylord Simpson, G. Ledyard Stebbins, entre outros, foi construída a moderna síntese evolutiva. Esta foi uma síntese entre o darwinismo e a genética (mendeliana e de populações), que foram incorporados numa teoria mais inclusiva, na qual as complementações advindas destes campos iriam projetar as dimensões de um pensamento adaptacionista, o qual se fixou e se estendeu de forma dominante por quase todo o restante do século XX. O modo adaptacionista de pensar que se sobrepôs às tendências internalistas e admitiu com total exclusividade a produção direta de adaptações através da seleção natural como sendo a causa primária da maioria das características biológicas relevantes.

É importante ressaltar que a embriologia teve uma participação limitada durante a síntese moderna, o que representou um afastamento das questões relativas ao desenvolvimento. Segundo Hamburger (1980), a exclusão do desenvolvimento da síntese moderna estaria também associada com a rejeição dos "embriologistas" em relação ao método de pesquisa filogenética que se apropriasse do seu domínio de pesquisa, ao fornecer uma explicação evolutiva de cunho historicista em detrimento à consideração das relações internas desenvolvimentais como processo de estruturação morfológica. O adaptacionismo incorporado pela nova síntese admite que seja sempre possível, através do entendimento da seleção natural, fornecer todas as explicações que justifiquem o porquê de uma característica específica existir em uma determinada linhagem de organismos. Assim, a evolução de uma característica poderia ser explicada em termos das relações adaptativas que ela estabelece com o seu entorno. Os valores adaptativos das estruturas como ferramentas de superação dos fatores limitantes presentes no ambiente ecológico se tornaram o cerne explicativo dos processos evolutivos e, conseqüentemente, a preocupação central da biologia evolutiva a partir do advento da nova síntese.

Deste modo, as mudanças evolutivas deveriam ser compreendidas com base em uma análise nas propriedades adaptativas das estruturas, ou seja, quando justificamos a sua existência de uma adaptação em relação a um dado regime seletivo procuramos responder questões do tipo: como possuir tal característica influencia na performance de um organismo em relação a uma maior chance de sucesso de sobrevivência e reprodução? Quais vantagens lhe são conferidas frente aos demais competidores? Que papel um determinado caráter desempenha que promove o aumento na taxa reprodutiva do indivíduo

que o possui? Ou seja, a interpretação das relações adaptativas do organismo com o seu meio ambiente externo se torna um componente intrínseco das explicações evolutivas fundadas no raciocínio proposto pela teoria da seleção natural. Podemos então endossar que, com o estabelecimento da síntese moderna, o estudo da funcionalidade das estruturas no contexto das necessidades ambientais passa a ser o objeto básico de explicação para o entendimento das mudanças evolutivas – o que constitui o eixo de orientação primordial para a corrente filosófica dos externalistas na biologia evolutiva. O externalismo expresso pela teoria sintética da evolução subjugava os padrões de desenvolvimento realizados durante a organização estrutural dos organismos, visto que se entendia que tais padrões estariam operacionalmente subordinados aos efeitos da seleção, independentemente das suas origens ontogenéticas. Para os externalistas, compreender o desenvolvimento dos padrões internos era desnecessário, visto que poderiam ser meramente tratados como subprodutos selecionados por meio de relações externas ao próprio organismo.

Em perspectiva diametralmente oposta, ainda que bastante enfraquecido, o pensamento internalista sustentava a ideia de que as inovações morfológicas que resultam nas mudanças adaptativas da forma dos organismos eram produtos de processos desenvolvimentais. Propunha-se, assim, que o surgimento de novas espécies estaria associado a mudanças no desenvolvimento dos organismos. Por conseguinte, o estudo da evolução biológica demandaria elucidar questões relativas às mudanças no desenvolvimento embrionário. Para os internalistas, explicar como novas formas aparecem é o único caminho possível para se explicar o fenômeno evolutivo. Contudo, o apelo dos internalistas se manteve silenciado pela força do externalismo consagrado pela moderna síntese evolutiva, sendo os estudos da embriologia desenvolvimental em sua perspectiva evolutiva deixado de lado.

1.4 A retomada dos estudos desenvolvimentais, a emergência da evo-devo e suas linhas fundamentais de pesquisa

Foi somente a partir do final da década de 1970 que emergiram novas questões, capazes de ultrapassar o pensamento puramente adaptacionista e levar a uma maior compreensão dos limites do papel da seleção natural na explicação evolutiva. Ainda que muitas das ideias básicas do pensamento funcionalista darwinista tenham sido mantidas, desempenhando um papel central para o pensamento evolutivo, muitos avanços importantes tiveram lugar desde então, merecendo destaque no contexto contemporâneo. Os estudos desenvolvidos pela biologia evolutiva do desenvolvimento (evo-devo) têm sido responsáveis por uma parte relevante destes avanços relativos aos limites explicativos da teoria sintética da evolução, principalmente no que se refere à elucidação dos processos de morfogênese e produção de inovações morfológicas em organismos multicelulares.

Como discutem El-Hani e Almeida (2010), a publicação de *Ontogeny and Phylogeny* por Stephen Jay Gould (1977) foi um dos principais fatores que levaram um aumento considerável de estudos sobre evolução do desenvolvimento e o papel do desenvolvimento na evolução que culminou na emergência da evo-devo nos anos 1980. Nesse trabalho seminal, Gould discutiu de uma perspectiva histórica e teórica as relações entre ontogenia e filogenia e, em particular, o papel da heterocronia (mudanças evolutivas causadas por alterações no ritmo do desenvolvimento) no surgimento de novas formas orgânicas. Subsequentemente, ainda nos anos 1980, outro grande impulso se deu após as descobertas associadas à regulação do desenvolvimento, que mostraram haver um conjunto bem conservado de genes envolvidos em tal regulação nos animais bilaterais. Em particular, foi observado que genes Hox¹ tinham papel fundamental na regulação do desenvolvimento do eixo anteroposterior em animais de parentesco distante, como moscas e ratos, Carroll; Grenier; e Weatherbee, (2005); Carroll (2006); Raff (1996). Desde então, temos testemunhado uma avalanche incessante de trabalhos empenhados em estabelecer relações entre o desenvolvimento e a evolução dos animais e, mais recentemente, de organismos de outros reinos, como as plantas. Podemos também destacar que em 1995 o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina foi concedido a Ed Lewis, Christiane Nüsslein-Volhard e Eric Wieschaus, em reconhecimento por suas pesquisas sobre controle genético do desenvolvimento embrionário. Paralelamente, ainda nas décadas finais do século passado, os estudos desenvolvimentais também receberam significativa influência da perspectiva internalista decorrente de novas teorias de auto-organização em diferentes tipos de sistemas, com diferentes níveis de estruturação biológica, Prigogine e Stengers (1979 e 1984), Bak (1995) e Kauffman (1993).

Ao examinarmos referências históricas fundacionais da evo-devo, como as indicadas por Hall (1992, 2012) e Caponi (2012), somos direcionados a raízes extensas de um percurso cronológico que se conecta através de alguns trabalhos seminais, que levaram à gradual estruturação desse novo campo de pesquisas, como, por exemplo: Gould (1977); Bonner (1982); Arthur (1988); Hall (1992); Raff (1996); Arthur (1997); Laubichler e Maienschein (2007); e Olsson et al. (2009). Segundo Hall (2012), a expressão "evolutionary developmental biology" foi utilizada pela primeira vez em texto impresso em 1983, por Peter Calow, um zoologista inglês, que em seu livro *Evolutionary Principles*, para referir-se a um emergente campo de pesquisas que ele considerava bastante promissor, mas que, por ser ainda muito recente e complexo, não havia sido ainda tratado de modo preciso na literatura. Nos anos seguintes, contudo, esse novo campo de pesquisas se estruturou de maneira sólida, sendo representado

¹ Os genes Hox são um subconjunto de genes homeóticos que regulam o trabalho metabólico de outros genes ao longo do desenvolvimento do organismo, sendo um grupo de genes relacionados entre si que são responsáveis por orquestrar as transformações do plano corporal dos embriões ao longo do eixo crânio-caudal.

em sociedades profissionais, jornais científicos especializados, programas acadêmicos, posições de pesquisa e docência, bolsas de pós-doutorado, editais de fomento à pesquisa, workshops, livros didáticos, disciplinas de graduação curricularmente integradas, além de um número sempre crescente de congressos e simpósios (nacionais e internacionais) amplamente difundidos.

Uma questão ainda controversa, sobre a qual é relevante discorrer, diz respeito à extensão em que a biologia evolutiva do desenvolvimento seria distinta da moderna síntese que a precedeu. Para alguns autores contemporâneos, a biologia evolutiva do desenvolvimento poderia ser entendida como um avanço continuado ou uma simples progressão de concepções já previamente colocadas pela moderna síntese evolutiva. Todavia, para outros autores, a biologia evolutiva do desenvolvimento representa a emergência de uma nova disciplina, com uma metodologia própria e objetos de estudo particulares. Desta última perspectiva, ela é entendida como um campo fértil de pesquisas que vem cumprindo papel importante na transformação do modo como compreendemos as modificações das espécies ao longo do tempo. Utilizaremos esta controvérsia como estratégia para auxiliar a situar epistemologicamente os estudos da evo-devo no atual cenário de construção de uma nova teoria evolutiva, a chamada síntese evolutiva estendida, Arthur (1997); Niklas (2004); Müller (2007; 2010; 2013; Pigliucci; Müller, 2010).

Possivelmente, uma das dificuldades para o reconhecimento das novidades constitutivas deste novo campo teórico decorre da sua compatibilidade com o modelo populacional proposto pelo escopo teórico da moderna síntese evolutiva. Contudo, ser compatível, conciliável não implica ser o mesmo ou mesmo uma parte do mesmo, tampouco que seja redutível aos conceitos fundamentais previamente estabelecidos pela moderna síntese evolutiva. Através de uma perspectiva demarcatória, buscaremos reconhecer as características próprias da evo-devo tendo como base os limites observacionais e interpretativos da teoria sintética da evolução. Dessa forma, talvez se torne mais fácil significar o que a evo-devo está construindo para além destes limites. Ou seja, para avançar no debate sobre a significância da evo-devo em relação ao que já fora proposto pela moderna síntese, devemos responder à seguinte questão: Quais novas compreensões sobre evolução e sua relação com o desenvolvimento têm emergido a partir dos estudos desenvolvidos pela evo-devo e, mais do que isso, não poderiam ser alcançadas exclusivamente dentro da estrutura teórica fornecida pela síntese moderna?

Para dar conta dessa questão, precisaremos subdividi-la, de modo a dar conta de suas múltiplas dimensões. Além disso, precisamos, ao mesmo tempo, considerar e discutir alguns conceitos estruturantes, que derivaram das pesquisas sobre o desenvolvimento, e que sucederam à emergência da evo-devo, como: “repadronização desenvolvimental” (*developmental repatterning*); “restrições desenvolvimentais” (*developmental constraints*) e “impulsos

desenvolvimentais (*developmental drives*); herança desenvolvimental (epigenética); modularidade; plasticidade fenotípica e acomodação; e evolvabilidade.

1.4.1 A questão dos vieses desenvolvimentais

O instrumental teórico fornecido pela síntese moderna nos habilita a investigar as relações adaptativas em relação à variabilidade das formas das estruturas dos organismos em exigência às suas necessidades de sobrevivência ecológica-ambiental. Ele também nos permite fazer inferências, através de uma perspectiva populacional, a respeito das mudanças nas frequências genéticas ao longo do curso das gerações. Além disso, torna possível entender como populações descendentes, através de dinâmicas de isolamento das suas populações ancestrais, podem dar origem a novos grupos de espécies. Contudo, o que pode ser explicado nessa estrutura teórica em relação aos vieses ontogenéticos desenvolvimentais notadamente presente nas diferentes linhagens de seres vivos? Qual o mecanismo evolutivo descrito pela síntese moderna que poderia explicar um universo de formas orgânicas adaptativamente possíveis que nunca são evolutivamente realizadas? Por que teríamos um mundo de possibilidades evolutivas sempre irregularmente preenchido e tendenciosamente orientado?

As questões acima colocam em evidência parte do que não se sobrepõe entre as linhas de pesquisas orientadas pela síntese moderna e as que se desenvolvem no recente campo da evo-devo. Ou seja, enquanto novo campo de pesquisa, a evo-devo se propõe a responder um conjunto de questões que não eram alvos das pesquisas feitas à luz da estrutura teórica da moderna síntese evolutiva. O importante para evo-devo, em detrimento ao objetivado na elaboração da síntese moderna, não é descrever os mecanismos pelos quais as variantes encontradas em um dado regime seletivo são triadas e disseminadas ao longo do curso evolutivo das populações, mas o porquê das mudanças desenvolvimentais ocorridas ao longo das gerações terem configurado aquele conjunto específico de variantes, e não outro conjunto qualquer de diferentes variantes possíveis. A evo-devo tem procurado compreender como operam os mecanismos desenvolvimentais que configuram o delineamento de vieses ontogenéticos, os quais desequilibram uma manifestação isotrópica das variantes submetidas aos regimes seletivos. Nos termos tratados por Caponi (2012, p. 51), *“fatores que independentemente de seleção natural nos explicam uma ocupação tendenciosa do morfoespaço de que testemunhou a filogenia”*.

A evo-devo nos tem trazido o entendimento de que os vieses ontogenéticos inerentes aos processos desenvolvimentais, são decorrentes da condição de que, num dado sistema desenvolvimental, com seus processos particulares de regulação gênica, migração celular, adesão celular, morte celular etc., algumas trajetórias de desenvolvimento podem ser mais facilmente alcançadas do que outras. Sobretudo, estes vieses estão sendo explicados

através da compreensão de que os processos desenvolvimentais são subordinados a necessidades coordenativas organizacionais intrínsecas aos sistemas desenvolvimentais presentes nas diferentes linhagens filogenéticas; ou seja, os organismos ao longo do seu desenvolvimento remontariam filogeneticamente à herança desenvolvimental dos seus ancestrais.

Torna-se importante compreender que os organismos recebem também um legado desenvolvimental por meio da herança, não somente genética, mas também epigenética, como discutido por Jablonka e Lamb (2005). Dessa maneira, reproduzem tendências incorporadas pelos padrões desenvolvimentais das diferentes linhagens filogenéticas. Por conseguinte, é esta herança dos padrões desenvolvimentais que determina os limites e as possibilidades das inovações morfológicas das futuras gerações. Agora sim estamos, de fato, nos referindo a algo que só pode ser compreendido levando em consideração mecanismos desenvolvimentais que não foram evidenciados pela síntese moderna. Como afirma Caponi (2012) *“ao considerar a seleção natural como o guia principal para os fenômenos evolutivos, os teóricos do darwinismo “neosintético” teriam se descuidado, ou ignorado por completo o conjunto de restrições e de direcionamentos que os processos ontogenéticos impõem aos fenômenos evolutivos”*.

O avanço dos estudos desenvolvimentais na evo-devo nos tem permitido compreender importantes relações concernentes aos limites plásticos da expressão fenotípica e da conservação dos padrões corporais dos animais. Trata-se de uma compreensão de que, ao mesmo passo em que o desenvolvimento é o processo que produz inovações morfológicas, ele também restringe as possibilidades de modificações que podem ser originadas. Ou seja, o desenvolvimento impõe limites para as possibilidades de variação das características que uma população pode expressar, na medida em que não é infinitamente plástico. Emerge, por conseguinte, todo um conhecimento sistematizado com base no entendimento de que os organismos ao longo do desenvolvimento estão submetidos a restrições. Desse modo, podemos entender que a seleção natural atua sobre um repertório limitado de variantes estabelecidas por restrições decorrentes dos processos desenvolvimentais, que determinam quais as possibilidades de expressão variante das características dos organismos.

Devido ao caráter conservativo e da limitada variabilidade dos padrões evidenciados nas pesquisas desenvolvimentais aplicadas aos diferentes grupos filogenéticos, podemos notar que se estabeleceu mais rapidamente entre os pesquisadores da evo-devo um consenso em relação ao papel negativo dos vieses desenvolvimentais, o sentido restritivo de coerção e inibição, a ênfase na interdição da produção de certas variantes. Como representação do referido consenso restritivo do papel das vieses desenvolvimentais, podemos referenciar a definição de restrição de Maynard Smith et al. (1985), amplamente adotada

(ver, p. ex., Charlesworth et al., 1982; Wagner, 1988; Antonovics e Van Tienderen, 1991; Schwenk, 1995; Fusco, 2001): “as *restrições desenvolvimentais promovem um enviesamento na produção das variantes fenotípicas, ao mesmo passo em que limitam a variabilidade fenotípica em função da estrutura, natureza, composição ou dinâmica do sistema desenvolvimental*”. As evidências empíricas do papel negativo dos vieses desenvolvimentais são bastante expressivas, como mostram vários trabalhos de morfologia comparada (p. ex., Wake, 1982; Bell, 1987; Vogl e Rienesel, 1991; Caldwell, 1994), embriologia comparada e experimental (Alberch e Gale, 1983, 1985; Müller, 1989; Webb, 1987; Streicher e Müller, 1992), morfologia comparada de plantas (Donoghue e Ree, 2000) e genética quantitativa (Cheverud, 1984; Rasmussen, 1987; Wagner, 1988).

Contudo, precisamos estar atentos também ao papel positivo dos vieses desenvolvimentais, uma vez que a interdição de certas variantes pelos vieses desenvolvimento pode implicar um sentido facilitado na produção de outras variantes. Como aponta Arthur (2001), este papel positivo demanda um termo que o designe de modo preciso. Ele propôs, então, marcar a distinção conceitual dos papéis negativos e positivos dos vieses desenvolvimentais através dos termos “restrições” (*constraints*) e “impulsos” (*drives*) desenvolvimentais, respectivamente. Nesse trabalho, utilizamos os termos “vieses”, “restrições” e “impulsos” desenvolvimentais como sugerido por Arthur (2001).

Trata-se, em suma, de distinguir claramente o papel dos vieses como restrições, ou seja, de interditar a realização de certas trajetórias ontogenéticas e, assim, a geração de certos fenótipos variantes, e o papel dos vieses como impulsos, ou seja, de facilitar certas trajetórias ontogenéticas e, assim, a produção de certos fenótipos variantes. Consequentemente, estudos relativos tanto às restrições quanto aos impulsos desenvolvimentais são fundamentais para a elucidação dos processos de origem e transformação das estruturas morfológicas, ao longo da história filogenética. Temos aí mais uma diferença importante entre a síntese evolutiva moderna e o programa de pesquisa da evo-devo.

1.4.2 A questão da mudança nas taxas dos ritmos evolutivos

Uma implicação importantíssima em relação às propriedades desenvolvimentais descritas é que sendo estes vieses inerentes ao desenvolvimento, possivelmente, provocam retardos e/ou acelerações nos ritmos em que se estabelecem as mudanças evolutivas ao longo do tempo. Podemos agora destacar mais uma questão que a evo-devo pretende responder: como os ritmos evolutivos podem ser alterados em decorrência das relações entre os direcionamentos intrínsecos do desenvolvimento e os sentidos de orientação que se estabelecem em relação às pressões seletivas? Se os processos desenvolvimentais podem originar certos fenótipos com mais facilidade que outros, a probabilidade de que mudanças adaptativas sejam

concebidas depende do grau de congruência entre o sentido de direcionamento intrínseco ao desenvolvimento do organismo e o sentido de orientação das pressões seletivas impostas pela seleção natural. Conveniente salientar o caráter integralista destes cenários evolutivos desenvolvimentais que emergem nas pesquisas contemporâneas, cuja interpretação é interdependente de uma articulação combinada de fatores internos desenvolvimentais e fatores externos adaptativos.

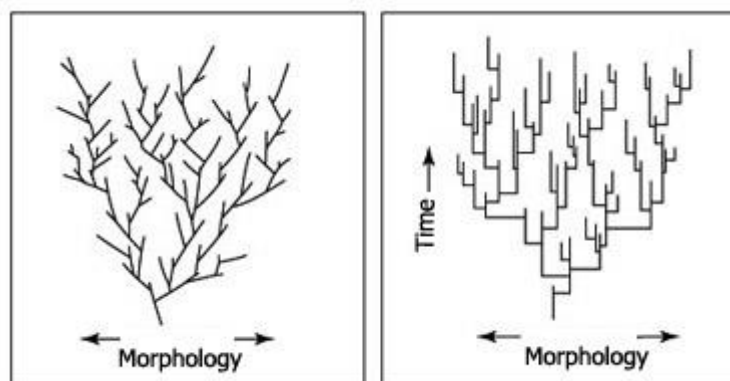
A evo-devo também tem explicado como alterações nos padrões de expressão gênica, decorrentes de mudanças nas sequências regulatórias de genes desenvolvimentais, podem conduzir a mudanças radicais na morfologia, influenciando o surgimento de novidades evolutivas (Wagner, 2007). Essas mudanças no desenvolvimento podem rapidamente dar origem a indivíduos muito diferentes das médias morfológicas das populações às quais pertencem, sendo que este salto na morfologia, inclusive, pode se dar de uma geração para outra. A evo-devo, neste sentido, tem desempenhado um papel importante na reestruturação do pensamento evolutivo, porque nos confere a possibilidade de realizar uma interpretação diferenciada em relação às taxas nas mudanças dos padrões evolutivos. Estamos nos referindo aqui a uma interpretação diferenciada porque segundo o modelo do gradualismo filético, que é admitido pela teoria sintética da evolução, as taxas nas mudanças dos padrões evolutivos ocorrem sempre de modo lento e gradual, acumulando pequenas alterações ao longo de grandes escalas temporais. Tal convicção é justificada pela teoria sintética com base no entendimento de que a seleção natural não fornece explicações para os rápidos saltos evolutivos e como esta admite a seleção natural como mecanismo exclusivo, a evolução deveria, por conseguinte, ocorrer de modo gradualista. A concepção externalista populacional expressa pela moderna síntese considera que qualquer população de seres vivos, com suas propriedades inerentes de multiplicação, hereditariedade e variação evolui inexoravelmente por seleção natural adaptando-se de modo mais adequado às necessidades do seu ambiente; e dado tempo suficiente, qualquer grau de complexidade adaptativa poderia ser gerado e explicado exclusivamente através dos processos de seleção natural aos quais foram submetidos.

Como já anteriormente discutido em trabalhos anteriores Bittencourt, W. (2011), essa controvérsia em relação às velocidades das taxas de mudança evolutiva deu origem a importantes polêmicas em outro momento histórico da biologia evolutiva, no início na década de 1970, quando foi proposto o modelo de equilíbrio pontuado, por Niles Eldredge e Stephen Jay Gould (1972). Este modelo foi desenvolvido de modo a se ajustar a padrões evolutivos frequentemente encontrados nos registros paleoecológicos, que incluem longos períodos de estabilidade, durante os quais as espécies permaneceriam praticamente inalteradas (momentos de estase); estes, por sua vez, seriam intercalados por períodos comparativamente mais curtos nos quais ocorrem

rápidas mudanças morfológicas nos organismos, correspondendo aos períodos em que novas espécies têm origem (momentos de pontuação).

Na *Figura 1*, podemos observar uma contraposição entre os padrões filogenéticos propostos pelo gradualismo filético, característico da teoria sintética, e pela teoria do equilíbrio pontuado. *Figura 1* Padrões filogenéticos propostos pelo gradualismo filético (a esquerda) e pelo equilíbrio pontuado (a direita). Nota-se que, no gradualismo filético, a diversificação morfológica das espécies, que explica os padrões macroevolutivos, se origina por divergência gradual de características ao longo do tempo, em linhagens separadas por processos de especiação, enquanto, no padrão do equilíbrio pontuado, a divergência morfológica ocorre no momento mesmo da especiação, sendo as características das espécies mantidas após sua diversificação, provavelmente com o surgimento de adaptações, via seleção natural, por ajuste mais fino das morfologias aos regimes seletivos.

Figura 1: Padrões filogenéticos propostos pelo gradualismo filético e pelo equilíbrio pontuado.



A esquerda gradualismo filético e a direita equilíbrio pontuado. Fonte: Ridley, 2005.

Gould e Eldredge buscaram explicar os momentos de pontuação com base na teoria do efeito fundador, proposta por Ernst Mayr (1942). De acordo com esta teoria, novas espécies surgem frequentemente quando pequenos conjuntos de indivíduos são isolados do restante de uma população. Estes pequenos grupos carregariam consigo combinações de genes diferentes da população original, de modo que estas, devido a tal característica, poderiam se diferenciar rapidamente, enquanto as populações maiores permaneceriam estabilizadas por conta do fluxo gênico entre os indivíduos que as manteria geneticamente coesas. Contudo, além de estudos genéticos comprovarem que a maior parte das diferenças encontradas entre indivíduos de espécies distintas é muito semelhante à diferença encontrada entre indivíduos de uma mesma espécie, ainda que ocorram em número maior; também a ideia de que apenas este mecanismo seria suficiente para explicar a imensa diversidade de formas vivas, em contraposição à ideia de origem das diferenças entre espécies por

lento acúmulo de características por seleção natural, não se sustentou perante as muitas críticas da comunidade científica à credibilidade das explicações fornecidas para o modelo.

Não obstante os processos propostos por Gould e Eldredge não terem sido aceitos, o padrão do equilíbrio pontuado é largamente aceito, sendo, exatamente por isso, necessário explicá-lo de modo mais consistente. Hoje, passadas algumas décadas e em decorrência dos progressos alcançados na biologia evolutiva, inclusive na evo-devo, talvez seja possível fornecer explicações mais plausíveis em relação à questão de como, ao longo da história da vida, se dão as rápidas mudanças nos padrões evolutivos que correspondem às pontuações. Estas explicações têm sido marcadas por uma tendência mais pluralista, envolvendo a contribuição coletiva de múltiplos mecanismos, tendo em vista que as mudanças observadas durante as pontuações evolutivas são demasiadamente rápidas para que possam ser explicadas apenas do ponto de vista da seleção natural. O entendimento das rápidas mudanças morfológicas decorrentes de alterações dos processos de regulação gênica durante o desenvolvimento pode contribuir, decerto, para explicar em parte como ocorrem as explosivas diversificações características dos momentos de pontuação evolutiva.

1.4.3 A questão do organismo enquanto unidade hierárquica relevante e as repadronizações e modularidades dos sistemas desenvolvimentais.

A evolução e o desenvolvimento se influenciam mutuamente, embora representem processos distintos e atuem em escalas temporais diferentes: o desenvolvimento ao longo da vida do organismo, de uma maneira transformacional; e a evolução ao longo das gerações, de uma maneira variacional. O desenvolvimento, assim como as demais características dos indivíduos em uma população, também é alvo da seleção natural e se modifica no decorrer do processo evolutivo, canalizando os caminhos possíveis de serem percorridos pela evolução, ao passo que influencia as tendências evolutivas. Ou seja, o desenvolvimento é um processo inerentemente dinâmico com propriedades hereditárias e que orienta as trajetórias possíveis através de um morfoespaço multidimensional de caracteres. De modo integrado a ação efetiva da seleção natural, juntamente com os processos mutacionais e desenvolvimentais em suas mútuas interações são determinantes fundamentais para compreender como se dão os rumos evolutivos das formas dos organismos.

Todavia, o entendimento relativo ao papel do desenvolvimento durante as dinâmicas evolutivas dos organismos nem sempre foi levado em consideração. Um grave problema incorporado pela moderna síntese, em sua modelagem genética das populações, se refere ao fato de que: enquanto unidade hierárquica fundamental o próprio organismo tem sido completamente ignorado; e, sobretudo, a produção do organismo e todos os seus caracteres fenotípicos através dos processos desenvolvimentais (embrionários e pós-embrionários).

Ou seja, a evolução estava sendo retratada exclusivamente como a ação da seleção natural (um processo em nível populacional) sobre a variação genética introduzida por mutação (processo em nível genético). Consequentemente, podemos afirmar que o externalismo instaurado pela moderna síntese buscou compreender a evolução como um produto histórico de processos adaptativos passíveis de serem interpretados através das mudanças nas frequências genéticas das populações em função das pressões seletivas externas aos organismos; nos termos de Gayon: *o espaço evolutivo passa a ser definido como um campo de frequências dos genes* (Gayon, 1992, p. 335).

O que gostaríamos de apontar é o caráter de simplificação e incompletude que está embutida numa modelagem em dois níveis. Uma modelagem que é incapaz de apreender a variabilidade de efeitos causais que são relativos às interações entre os múltiplos níveis hierárquicos que perpassam os processos desenvolvimentais. Afinal, a mutação por si só apenas introduz novos genes, enquanto que a seleção natural, apenas posteriormente, irá agir sobre os fenótipos que emergem da imbricada dinâmica de ontogêneses inteiras. *A síntese moderna tem focado demais na destruição e no ambiente externo e não o suficiente sobre a criação e a co-adaptação interna* (Arthur 2004 p. 37). O elo de integração entre os processos genéticos e populacionais, o qual nos permitiria amplificar nossa competência em modelar os processos evolutivos, pode ser efetivado através dos estudos relativos aos processos de reprogramação desenvolvimental, “developmental repattern” como apresentado por (Arthur 2000), um processo ao nível do organismo. O termo se refere ao conjunto de alterações decorrentes de mutações associadas aos genes desenvolvimentais que podem provocar mudanças nos cursos ontogenéticos, por conseguinte, resultando na emergência de indivíduos variantes. *A reprogramação desenvolvimental é um processo mais complexo do que a mutação, porque é uma mudança em algo que é, em si, por definição, uma mudança de estado. O desenvolvimento é uma trajetória através de um hiperespaço de multicaracteres; a reprogramação do desenvolvimento é uma mudança mutacionalmente induzida nessa trajetória* (Arthur 2004; pag. 195).

O reconhecimento dos processos de reprogramação desenvolvimental que se dão no nível orgânico de mudança evolutiva é extremamente fundamental, pois ainda que os processos genéticos de mutação subjacentes sejam aleatórios, possibilitam realizar o estudo das direcionalidades ontogenéticas inerentes ao desenvolvimento de novas variantes. Torna-se necessário integrar uma modelagem dos processos evolutivos que abarque os múltiplos mecanismos nos diferentes níveis hierárquicos relevantes; e deste modo amplificado, compatibilizar: (1) o estudo da emergência da novidade em nível molecular, o qual se dá através de processos mutacionais; (2) o estudo da emergência da novidade no nível populacional, o qual se dá através dos processos de seleção natural; e (3) o estudo da emergência da novidade no nível

orgânico; o qual se dá através dos processos de reprogramação desenvolvimental. Anunciaremos aqui mais uma questão a ser respondida dentro deste novo campo de pesquisas: qual a natureza dinâmica dos processos de reprogramações desenvolvimentais que podem orientar a emergência de novidades no nível orgânico?

Para que se torne possível explicar a origem de inovações morfológicas é essencial compreender como o padrão ancestral de desenvolvimento de uma determinada característica morfológica pode ser modificado em um novo padrão de desenvolvimento que promova o surgimento de uma morfologia diferente. Corroborando com a perspectiva de uma pesquisa sistematizada destes processos, Arthur (2004) apresenta uma categorização para os tipos de alterações genéticas que podem ser efetivadas durante as dinâmicas de reprogramação do desenvolvimento. Para tal, propõe em seu tratamento terminológico quatro categorias, as quais se referem às diferentes possibilidades de indução genética enquanto gatilho da reprogramação desenvolvimental, sendo os termos: 1) “heterocromy” (heterochromia), para as alterações decorrentes de mudanças temporais na expressão dos produtos gênicos, os quais podem permanecer ativos por mais ou menos tempo ainda que molecularmente inalterados; (2) “heterometry” (heterometria), para as alterações decorrentes de mudanças nas quantidades dos produtos gênicos expressos, também molecularmente inalterados; (3) “herotopy” (heterotopia) para as alterações decorrentes de mudanças espaciais na expressão dos produtos gênicos, também sem alterações na estrutura molecular; e (4) “heterotipy” (heterotipia), para as alterações decorrentes de mudanças na estrutura molecular nos tipos dos produtos gênicos.

Uma propriedade importante que devemos enfatizar em relação às dinâmicas evolutivas dos sistemas desenvolvimentais é que, enquanto certas trajetórias de reprogramação são induzidas através da ação de múltiplos dos gatilhos anteriormente descritos (“heterocromy”, “heterometry” “heterotipy” “herotopy”), outras trajetórias são induzidas apenas por leves alterações nos produtos gênicos. Consequentemente, mesmo que admitíssemos taxas regulares das diferentes alterações ao nível molecular, o que naturalmente não ocorre, ainda assim teríamos uma maior probabilidade de que certas trajetórias desenvolvimentais fossem mais facilmente realizadas. Tal condição justifica do ponto de vista das reprogramações desenvolvimentais o que fora dito anteriormente, durante a discussão relativa aos viesses desenvolvimentais, que algumas mudanças ao longo do curso desenvolvimental dos organismos são mais fáceis de serem obtidas em relação a outras formas menos prováveis ou absolutamente restringidas.

Diante da perspectiva de modelagem dos processos evolutivos que emerge da sistematização proposta, teríamos simplificadamente, um cenário na qual a evolução se daria da seguinte maneira: os genes seriam alterados através

de processos mutacionais; o desenvolvimento seria alterado por meio das reprogramações desenvolvimentais; as populações seriam alteradas por efeito da seleção (e deriva); e as novas espécies surgiriam a partir do momento em que subpopulações se tornem reprodutivamente isoladas. Ao compararmos a sistematização proposta com o modelo teórico proposta pela síntese moderna podemos notar que apenas os processos mutacionais, a seleção natural e mecanismos de isolamento reprodutivo são contemplados, enquanto que em detrimento, as dinâmicas de reprogramação, assim como as direcionalidades intrínsecas dos sistemas desenvolvimentais são completamente negligenciadas.

Torna-se também conveniente ressaltar que os processos de reprogramações desenvolvimentais não podem ser linearmente descritos em relação às mudanças de carácter aos quais estariam associados. Avanços provenientes das pesquisas empenhadas em desvendar a genética desenvolvimental durante a morfogênese embrionária apontam para uma perspectiva hierárquica e de relações complexas e não-lineares, nos termos em que tem sido tratada a questão – encontraríamos a busca para elaboração de um almejado e largamente desconhecido “genotype-phenotype map” (mapa genótipo-fenótipo) Alberch, (1991); Wagner e Altenberg (1996); West-Eberhard (2003); Pigliucci (2010). Como afirma Minelli (2015), *raramente, se alguma vez, um gene faz correspondência a uma característica fenotípica, e vice-versa. Como regra geral, uma diversidade de características fenotípicas é afetada pela expressão de um gene (pleiotropia), e diferentes genes, ou cascatas genéticas, podem se traduzir em fenótipos indistinguíveis (convergência e / ou redundância)*. Devemos levar em consideração que estamos nos referindo a uma dinâmica de processos integrados que impactam sistemas complexos de redes genômicas, sendo que: as imbricadas interferências que se dão entre as diferentes mudanças nas consecutivas fases desenvolvimentais alteram as rotas de mudanças em etapas subsequentes. Ao mesmo passo que, cada etapa desenvolvimental do ciclo de vida dos organismos apenas pode continuar existindo se a etapa anterior se mantiver inalterada e em nível populacional estará havendo seleção natural atuando em todas as fases.

O programa hierárquico proposto pela evo-devo busca contribuir com a elaboração de genética desenvolvimental mais ampla – no sentido em que se tornem relevantes para a compreensão dos processos regulatórios desenvolvimentais dos organismos o estudo do papel de estruturas desenvolvimentais emergentes que são hierarquicamente superiores ao nível molecular do genoma. Por exemplo, teríamos as redes genéticas correspondendo ao primeiro nível hierárquico imediatamente acima do genético molecular. Contudo, apesar da indicação do termo “redes genéticas”, devemos ter sempre em mente que não se trata de algo puramente genético, pois além de serem também sensíveis a processos de regulações epigenéticas, são

compostas também de outras estruturas complexas como proteínas, moléculas de RNA e uma diversidade de substratos citoplasmáticos em associação.

Na tentativa de afastar qualquer perspectiva mais gene-cêntrica da relação do trabalho integrados dos genes ao longo do curso desenvolvimental, Gilbert et al. (2001) refere-se ao modo através do qual dinâmicas regulatórias de ativação e desativação de genes são efetivadas na estabilização de emergentes complexos hierarquicamente superiores ao genético, os chamados "campos morfogenéticos". Estes referidos campos morfogenéticos emergem das interações entre os genes, os seus produtos e demais substratos citoplasmáticos dentro de domínios específicos; e enquanto unidades discretas do desenvolvimento embrionário representam outro sistema estrutural de organização hierárquica do organismo. Trata-se de entidades modulares, ainda que geneticamente estabilizadas, as mesmas possuem autonomia emergente não sendo redutíveis às propriedades das sequências genéticas; ou seja, estamos nos referimos ao entendimento de que os sistemas desenvolvimentais dos organismos são decompostos em componentes modulares que operam de acordo com princípios próprios intrinsecamente determinados.

Segundo Von Dassow e Munro (1999) a modularidade dos sistemas desenvolvimentais tende a se tornar uma das abordagens mais produtivas para a compreensão das relações genótipo-fenótipo nos estudos desenvolvimentais evolutivos. Adicionalmente, Schlosser e Wagner (2004), assim como Callebaut e Rasskin-Gutman (2005) apontam que modularidade vem a ser o princípio capaz de conectar ambas as dimensões genéticas e epigenéticas na elucidação evolutiva da constituição dos repertórios das formas orgânicas, suas dinâmicas originárias de reprogramação e seus processos regulatórios atuantes durante as morfogêneses.

1.4.4 A questão da variabilidade das formas em função das relações entre o meio ambiente e a plasticidade fenotípica desenvolvimental dos organismos e suas consequências evolutivas.

A evo-devo está essencialmente fundamentada na perspectiva de que os estudos dos processos desenvolvimentais são relevantes e imprescindíveis para compreender a evolução dos seres vivos. De modo que, podemos identificar um sentido clássico na orientação das pesquisas decorrentes neste campo, o qual naturalmente consiste em buscar justificar como as múltiplas propriedades desenvolvimentais podem estar implicadas em promover alterações nas dinâmicas evolutivas dos organismos. Por exemplo: quando foram evidenciadas propriedades hereditárias dos processos desenvolvimentais, derivou-se a estruturação de uma epigenética desenvolvimental e o impulso de pesquisas relativas às suas implicações evolutivas; quando se evidenciou que os processos desenvolvimentais não eram infinitamente plásticos, derivou-se todo um estudo sistematizado relativo às restrições e os sentidos de orientação intrínsecos ao desenvolvimento e os impactos evolutivos destes vieses; e o mesmo também

pode ser dito em relação às propriedades de reprogramação e modularidade dos processos desenvolvimentais ou ainda, para estruturação hierárquica destes sistemas. Neste momento discutiremos como as propriedades relativas à plasticidade fenotípica desenvolvimental dos organismos impactam as dinâmicas evolutivas dos mesmos. Subsequentemente, buscaremos demonstrar como a referida propriedade é sensível às influências externas do meio ambiente, de modo que o mesmo passa a ser compreendido como um agente ativo capaz de canalizar o surgimento de novas formas evolutivamente viáveis.

Os estudos relacionando a plasticidade fenotípica às dinâmicas evolutivas dos organismos não são nada recentes e já se encontram presentes em trabalhos datados ainda da última metade do século XIX, mesmo antes da descoberta das leis de Mendel em 1900, onde muitos biólogos demonstraram forte interesse pela referida questão, tais como: Gulick (1872); Spalding (1873); Baldwin (1896); Morgan (1896); Osborn (1897). No início do século XX, teríamos as pesquisas desenvolvidas por Herman Nilsson-Ehle (1914) que, com base em estudos de plantas alpinas e suas adaptações para minimizar o efeito das grandes altitudes, refere-se à noção de “plasticidade fenotípica” para descrever a capacidade dos organismos para se acomodarem a ambientes extremos através do desenvolvimento de fenótipos alternativos. Mais tarde, ainda nos meados do século XIX, teríamos as primeiras formulações dentro de um contexto genético de pesquisas, tais quais realizadas por Waddington (1942; 1952; 1953; 1961) e Schmalhausen (1949). Contudo, o primeiro a propor verdadeiramente um modelo para explicar a evolução das normas de reações com base no controle genético da plasticidade, teria sido o Anthony D. Bradshaw (1965), definindo a plasticidade em termos de alterações da expressão do potencial de um genótipo sob o efeito de influências ambientais.

Todavia, embora os estudos e evidências relativas à propriedade de plasticidade fenotípica desenvolvimental dos organismos não sejam, de fato, tão recentes quanto poderíamos esperar, as suas contribuições para a estruturação do pensamento evolutivo foram suprimidas em decorrência dos fundamentos impostos pelas concepções instauradas pela moderna síntese evolutiva. Podemos então dizer que a interpretação dos processos hereditários exclusivamente fundados no papel de genes isolados do efeito dos processos desenvolvimentais, tal qual proposta pela moderna síntese, teria erguido uma barreira intransponível entre os estudos da fisiologia e os estudos evolutivos. Como consequência as pesquisas relativas à plasticidade fenotípica e a hereditariedade teriam sido segregadas em diferentes domínios do funcionamento orgânico dos seres vivos, se desenvolvendo independentemente e sem a integração necessária para amplificar as concepções relativas às dinâmicas evolutivas.

Apenas mais contemporaneamente, a noção de plasticidade fenotípica tem sido integrada em uma perspectiva desenvolvimental evolutiva, esse

movimento tem sido efetivado através reinterpretação proposta por alguns pesquisadores da evo-devo, também empenhados na elaboração de uma nova síntese estendida, tais como: Pigliucci (2001); West-Eberhard (2003); Gilbert & Epel (2009); Pigliucci & Müller (2010). Parte das justificativas para elaboração de uma nova síntese estendida está fundada na necessidade de incorporar contribuições advindas do desenvolvimento de pesquisas em disciplinas biológicas que não foram devidamente integradas pela moderna síntese evolutiva, a exemplo da embriologia e ecologia. O potencial integrativo das investigações e a fecundidade decorrente da união da evo-devo com os estudos ecológicos têm fomentando a emergência de um ainda mais recente campo de pesquisas, a ecológica evolutiva do desenvolvimento (eco-evo-devo); onde o conceito de “plasticidade desenvolvimental” tem sido intensivamente tratado por estes trabalhos inaugurais que buscam integrá-lo às noções de acomodação genética, herança epigenética, construção de nicho e demais conceitos estruturantes para o referido campo.

Os estudos desenvolvidos pela eco-evo-devo tem apontado para uma série de implicações importantíssimas do papel da plasticidade fenotípica desenvolvimental dos organismos para uma compreensão evolutiva mais ampla das relações entre o organismo e o seu ambiente ecológico. Dada concepção de que, em face aos diferentes estímulos ambientais, um mesmo genoma pode ser diferentemente regulado e passível de comportar o desenvolvimento de uma pluralidade de alterações morfológicas implica em uma maior probabilidade de que fenótipos adaptativamente viáveis apareçam, visto que aumenta o repertório de respostas frente às pressões seletivas. Como afirmam Price et al (2003) e Lande de (2009), a plasticidade fenotípica ao promover melhores chances de sobrevivência em ambientes novos ou em condições de mudança reduz a probabilidade de extinção das populações, pois aumenta as chances de que uma população possa vir a se adaptar mais rapidamente às alterações. Além disso, a plasticidade fenotípica ao desequilibrar a relação de correspondência direta entre similaridade genética e similaridade morfológica facilita o acúmulo de variação genética, visto que novas mutações estariam mais propensas a permanecerem escondidas do efeito da seleção. Como a plasticidade adaptativa de desenvolvimento facilita a origem e manutenção de ciclos de vida complexos perpassando fases de embriões, larvas e adultos; também como organismos em desenvolvimento interagem com seu ambiente ecológico para facilitar a mudança evolutiva Hall (2000); West-Eberhard (2003).

Além de aumentar o repertório de possíveis fenótipos adaptativos nas várias condições de estresses que os organismos são submetidos, tais como alterações bruscas em seu habitat ou na conquista de novos ambientes, a plasticidade fenotípica também amplifica as possibilidades de respostas efetivas para uma construção de nicho, pois em uma relação dialética os fenótipos dos organismos vão se acomodando plasticamente em resposta às transformações

que eles mesmos estão promovendo em seus novos ambientes. O ambiente nas suas relações com o organismo passa a ser concebido não apenas como um cenário estrutural de relações ecológicas e condições ambientais sob o qual se estabelecem os regimes seletivos, mas também como um agente indutivo de variações que se configuram através das respostas organizacionais ativas concernentes à plasticidade fenotípica inerente às dinâmicas desenvolvimentais dos seres vivos. A plasticidade desenvolvimental é uma propriedade generalizada taxonomicamente, e virtualmente todos os organismos, bem como todos os processos desenvolvimentais exibem algum grau de plasticidade (Newman e Muller, 2000; West-Eberhard 2003; Whitman e Ananthakrishnan 2009).

O elo entre a plasticidade fenotípica e os processos regulatórios desenvolvimentais foi proposto por Pigliucci (1996), através da formulação do conceito de “genes da plasticidade” que discrimina o conjunto de genes reguladores do desenvolvimento que respondem diretamente aos estímulos externos recebidos pelo organismo, estes genes respondem aos diferentes estímulos regulando o trabalho de outros genes por meio de alterações em suas taxas metabólicas e assim promovem o desencadeamento de sequências específicas de alterações morfogênicas. Todavia, torna-se interessante ressaltar que esta definição não implica em dizer que todos os genes reguladores do desenvolvimento são também genes da plasticidade, pois nem todos os genes reguladores respondem diretamente aos estímulos ambientais – o que também não significa que seu trabalho não é alterado indiretamente pela resposta metabólica de outros genes sensíveis aos estímulos externos.

Importante salientar que não estamos buscando desqualificar o papel da seleção natural e nem mesmo das análises dos processos populacionais como ferramentas de explicação para elucidar as mudanças nas frequências das variantes ao longo do curso evolutivo, mas desejamos acrescentar algo que se refere a um conjunto de explicações relativas ao modo pelo qual as variantes são concebidas. As variantes podem ser originadas através de diferentes mecanismos, sendo que estes podem ser inicialmente disparados em diferentes níveis organizacionais. De fato, as variantes podem ser originadas através de resultado de processos mutacionais; contudo, como discutimos na seção anterior, também podem ser originadas por meio de reprogramações desenvolvimentais que corresponde a um processo ao nível do organismo; e agora a eco-evo-devo está adicionalmente propondo que algumas destas reprogramações podem também ser efetivadas como um conjunto de respostas plásticas desenvolvimentais que seriam herdáveis e decorrentes dos estímulos vindos do meio externo aos organismos. Obviamente, seja qual for o modo através do qual uma variante seja introduzida em uma população, sendo esta adaptativamente favorável e também passível de ser transmitida hereditariamente, ela tenderá a ser fixada por seleção natural.

Os estudos relativos à plasticidade fenotípica têm elucidado como, alternativamente, o ordenamento dos processos que promovem as mudanças evolutivas nas populações pode seguir uma sequência diferenciada em relação ao que esperaríamos com base no modelo proposto pela síntese moderna. Contudo, o sentido de inversão que iremos apresentar não deve ser pensado como possibilidade exclusiva, mas como uma rota alternativa que vem amplificar as nossas perspectivas em relação à interpretação das dinâmicas evolutivas dos organismos. Veremos que se estabelecerá um contraste, que como dito por Minelli (2015), entre uma perspectiva da plasticidade que tem os genes como “seguidores” e outra da síntese moderna em que os genes são os “líderes”. De acordo com Schwander e Leimar (2011), ambas as sequências são igualmente prováveis, com um possível domínio de um ou outro dos tipos dependendo da característica específica em questão. Autores como Moran (1992); Roff (1996); West-Eberhard (2003); Whitman e Ananthakrishnan (2009) utilizam uma perspectiva filogenética para avaliar a prevalência de qualquer um dos tipos de sequências que discutiremos.

Segundo postulado pela síntese moderna: as populações são naturalmente heterogêneas e subordinadas aos efeitos da seleção natural, novos indivíduos variantes são continuamente introduzidos em decorrência dos processos mutacionais, e as diferenças adaptativas promovem diferentes taxas reprodutivas implicado em mudanças nas frequências gênicas das populações. De modo que teríamos, simplificada, o seguinte ordenamento de mecanismos que se sucedem: (1) mutação, (2) surgimento de novas formas, (3) seleção natural e (4) mudança nas frequências gênicas. Veremos agora como os estudos relativos à plasticidade desenvolvimental permite, alternativamente, modificarmos a sistematização acima apresentada; tanto em relação ao ordenamento, quanto em relação à inclusão de novos mecanismos propostos. Para tal, discutiremos em concordância com concepções emergentes em nossa contemporaneidade, as perspectivas trazidas por pesquisadores da evo-devo e mais recentemente da eco-evo-devo que apontam para a assimilação de traços morfológicos ambientalmente induzidos que são geneticamente incorporados e difundidos através das populações, Rollo (1994), Schlichting e Pigliucci (2003), Pigliucci e Murren (2003); West-Eberhard (2003); Price et al. (2003); Badyaev (2005); Pigliucci et al. (2006); Gilbert e Epel (2008); Lande (2009); Pfenning et al. (2010), Bateson e Gluckman (2011), Mokzec et al. (2011) Schlichting e Wund (2014).

Trata-se de modelos que consonantemente propostos sugerem a seguinte sequência de mecanismos evolutivos, os quais estariam notadamente presentes nas dinâmicas de emergência e fixação de novidades morfológicas: (1) surgimento de novas formas como alteração morfológica de um determinado traço em resposta plástica às induções ambientais; (2) acomodação fenotípica do novo traço; (3) seleção natural de novos padrões desenvolvimentais para

acomodação fenotípica do novo traço; (4) acomodação genética de padrões desenvolvimentais para fixação fenotípica do traço por efeito da seleção natural; e (5) mudanças nas frequências gênicas das populações. Para um entendimento mais preciso dos processos acima enumerados, traremos algumas definições necessárias em relação aos mecanismos que integram o modelo; assim como, um exemplo didático para que possamos enxergar a perspectiva de modelagem operando em condição ecológica desenvolvimental evolutiva, tal qual proposto pela eco-evo-devo.

Em decorrência da pluralidade de modelos empenhados na descrição destes mecanismos de plasticidade, poderíamos dispor de uma diversidade de definições para os termos requeridos. Por uma questão de afinidade e concordância de que as definições apresentadas por West-Eberhard (2003) sejam suficientes para o entendimento das questões aqui abordadas, trataremos nos termos por ela apresentados: (1) O “desenvolvimento” corresponde ao conjunto das alterações fenotípicas sequenciais que acontecem ao longo da vida dos organismos, compreendendo as diversas mudanças ocorridas em todas as unidades hierárquicas organizacionais: incluem igualmente componentes irreversíveis (tais como o surgimento dos órgãos ou a constituição esquelética dos ossos) como também outros eventos reversíveis (tais como o acúmulo de gordura ou o crescimento muscular); (2) a “plasticidade” poderia ser definida como a capacidade de um organismo em responder a um sinal do ambiente, interno ou externo, através de uma mudança de forma, estado, movimento ou atividade. Sendo que estas mudanças talvez possam ser adaptativas ou não, reversíveis ou não, ativas ou passivas; e ainda podendo apresentar variações contínuas ou descontínuas do carácter. (3) “acomodação fenotípica” é definida como uma forma de ajuste adaptativo dos aspectos variáveis do fenótipo produzido durante o desenvolvimento sem alterações genéticas; e por compor o repertório de respostas plásticas pertencentes aos padrões desenvolvimentais já previamente selecionados tem a sua propagação facilitada, pois não é dependente da estocasticidade das mutações que seria um evento probabilisticamente improvável de ocorrer aleatoriamente, de modo simultâneo, em diversos membros da população. (4) “acomodação genética” corresponde à fixação de um traço inicialmente surgido em decorrência de estímulos ambientais e que adquire sua estabilidade de emergência e herança devido às substituições alélicas resultantes da pressão seletiva sobre as mutações que favoreçam geneticamente a manutenção do novo fenótipo.

Finalizaremos esta seção com o tratamento de um exemplo muito interessante que se refere ao registro dos elefantes anões (*Elaphas falconeri*) que povoaram as ilhas do Mediterrâneo durante a pré-história. Primeiramente apresentado na literatura por Roth (1990) e rediscutido por West-Eberhard (2003), através do referido exemplo buscaremos enfatizar as relações

interdependentes entre o meio ambiente, a plasticidade fenotípica e os processos de reprogramação desenvolvimental dos organismos.

Grandes mamíferos herbívoros que habitam os continentes são capazes de sentir o cheiro das vegetações nas ilhas ao redor, sendo que os indivíduos de espécies tolerantes a grandes estresses e que são bons nadadores (tais como cervos, elefantes e hipopótamos) podem, ocasionalmente, atravessar longos trechos de água para explorar tais recursos. A frequência com que os elefantes colonizaram ilhas e sofreram uma subsequente redução do tamanho dos indivíduos das suas populações fornece um repertório para muitos estudos de casos, muitos dos quais sugerem que o fenótipo hormonal dos fundadores vindos do continente determinou os traços da história de vida e tamanho do corpo dos futuros descendentes das ilhas recém-habitadas, Crockford (2008).

Estes padrões hormonais se estabelecem como uma resposta plástica aos sinais externos do meio e estão associados a processos de reprogramações desenvolvimentais, mais precisamente, alterações heterocrônicas que conduzem dinâmicas de neotenia (tipo de pedomorfose produzida por alterações desenvolvimentais que acarretam na maturidade sexual em um organismo que ainda retém certas características juvenis). Segundo Palkovacs (2003) estimasse que os *Elaphas falconeri*, representado nas fotos da *Figura 2* abaixo, tivessem atingido a maturidade sexual precoce dos três a quatro anos de idade. Estudos relativos às repostas ambientais decorrentes da síntese do hormônio da tireóide (HT) têm sido fundamentais para diversos modelos utilizados em explicações para as rápidas especiações heterocrônicas; tais mudanças evolutivas seriam compreendidas através da interdependência entre fenótipos particulares associados aos diferentes ritmos de metabolização hormonal do (HT) efetivado pelos fundadores em diferentes circunstâncias ambientais de colonização.

Figura 2: Fotografia de um fóssil do *Elaphas falconeri*.



Fonte: Geological Museum in the Dipartimento Scienze Geologiche of the Università Degli Studi. Photo: Consuelo Sendino

Trata-se de uma explicação para uma rota evolutiva alternativa, a qual não poderia ser articulada segundo o ponto de vista exclusivo da moderna síntese, pois pressupõe: que o surgimento de uma nova característica (o tamanho reduzido) teria surgido enquanto uma resposta plástica às condições do meio, sem quaisquer alterações genéticas iniciais, uma acomodação fenotípica por ocasião de uma situação extrema de fome que conduziu a uma atrofia resultante de repadronizações no desenvolvimento destes indivíduos; subsequentemente, a seleção natural teria favorecido o acomodamento genético para manutenção do fenótipo de elefantes de pequeno porte com necessidades alimentares reduzidas e mais facilmente saciáveis. Por conseguinte, como podemos refletir a partir do exemplo, a dinâmica evolutiva dos organismos não pode ser simplificada às explicações concernentes aos processos mutacionais, seleção natural e mudança nas frequências gênicas; pois são insuficientes para responder questões que se referem aos processos de reprogramações desenvolvimentais e de plasticidade fenotípica notadamente presentes nos organismos.

1.4.5 A questão da evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais

Contemporaneamente, os estudos relativos à “evolvabilidade” tem despertado grande interesse conceitual e experimental nas pesquisas em evo-devo. Tal explicitado no artigo “*What evolvability really is?*” de Brown (2014): “*nos últimos anos, o conceito de evolvabilidade vem ganhando destaque dentro da biologia evolutiva do desenvolvimento (evo-devo) e de modo mais amplo, em todo o campo da biologia evolutiva*”. Segundo Pigliucci (2008), embora ainda exista muito trabalho a ser desenvolvido, o conceito de evolvabilidade e a sua crescente literatura teórica e empírica deve vir a constituir um dos vários pilares sobre os quais uma síntese evolutiva estendida irá se estruturar durante os próximos anos. Infelizmente, uma perspectiva consensual em relação ao conceito de evolvabilidade ainda não foi claramente estabelecida, temos vivenciado atualmente uma controversa disputa dentre os vários pesquisadores empenhados em fornecer uma definição suficientemente unificada que seja capaz de englobar às múltiplas inclinações dos estudos relativos ao referido termo.

De acordo ainda com Pigliucci (2008) e também reafirmado Brookfield (2009), as dificuldades conceituais concernentes ao termo “evolvabilidade” são provenientes de um uso plural de definições que fazem referência aos distintos mecanismos promotores de variações subjacentes ao próprio fenômeno. Em sentido amplo, independentemente dos seus fatores promotores, trataremos aqui a evolvabilidade, como a capacidade ou disposição de um organismo para gerar variações hereditárias viáveis. Mesmo que muitos refinamentos teóricos ainda estejam sendo elaborados, admitimos que sejam quais forem os rumos conceituais ou ainda experimentais percorridos pelos estudos da evolvabilidade,

as pesquisas concernentes à evo-devo desempenharão um papel crucial durante as progressões a serem alcançadas.

Nos últimos anos, temos testemunhado a orientação de muitas pesquisas em evo-devo empenhadas em investigar comparativamente condições que podem ser favoráveis ao aumento e decrescimento de evolvabilidade dentro das populações, Wagner e Altenberg (1996); Kirschner e Gerhart (1998); Sniegowski e Murphy (2006); Ciliberti, Martin, e Wagner, (2007a; 2007b); Daniels, Chen, Sethna, Gutenkunst e Myers (2008); Wagner (2005, 2008a, 2008b); Cronbach e Hogeweg (2008); Draghi e Wagner (2009); Steiner (2012). As interconectividades entre a evo-devo e a evolvabilidade são decorrentes da necessidade de compreensão das relações entre os mecanismos dinâmicos desenvolvimentais atuantes durante a produção de fenótipos biológicos específicos, e as suas capacidades ou propensões para se reestruturarem permitindo que novos fenótipos sejam possíveis de evoluir. Ou seja, a evolvabilidade de um sistema orgânico depende fundamentalmente da capacidade de adaptação dos processos desenvolvimentais atuantes durante o surgimento de novas estruturas evolutivas.

Em cunho elucidativo às dinâmicas de evolvabilidade dos organismos, se configura através da evo-devo uma rota para os estudos relativos às potencialidades generativas dos sistemas desenvolvimentais. Estas potencialidades generativas possuem limites, direcionalidades e, sobretudo, repousam sobre dinâmicas de estabilizações ou de reprogramações dos processos regulatórios desenvolvimentais; interações decorrentes das propriedades físicas não programadas dos tecidos envolvidos; e as interdependências epigenéticas que se estabelecem ao longo do curso desenvolvimental e evolutivo dos organismos. Aqui chegamos ao ponto, dentro deste longo debate concernente as novidades que a evo-devo traz pra além dos limites conceituais da moderna síntese, onde enunciamos mais uma questão a ser respondida dentro deste novo campo: Como as propriedades desenvolvimentais estão implicadas na determinação dos potenciais de evolvabilidade expressos pelos organismos?

Dentre as múltiplas linhas de pesquisas que conectam os estudos da evolvabilidade com as propriedades desenvolvimentais dos organismos, podemos destacar um forte esforço elucidativo referente aos seguintes tópicos que compõem o foco das pesquisas em evo-devo: (1) a modularidade dos sistemas desenvolvimentais, no que concerne ao grau de independência que se estabelece durante a configuração de unidades discretas (modulares) do desenvolvimento embrionário, a exemplo dos trabalhos de Hansen (2003) e Griswold (2006); (2) a robustez dos sistemas desenvolvimentais, que se refere à capacidade de manutenção e estabilização funcional dos padrões efetivados em contrapartida às mudanças incorporadas pelo genoma e sistema desenvolvimental dos organismos (Barkai e Leibler 1997; Wagner et al 1997;

Alon et al 2000; Wagner 2000, 2005; Ciliberti et al 2007; Kaneko 2007); (3) a plasticidade fenotípica, no que tange aos potenciais de mudança dos fenótipos como resultado da dinâmica desenvolvimental dos organismos em suas interações com os ambientes interno e externo, (Callahan et al 1997; West-Eberhard 2003; Kirschner e Gerhart 2005; Pigliucci et al 2006). Inclusive, como sugerido por Schlichting e Pigliucci (1998), também rediscutido em Pigliucci (2001), a evolvabilidade tem o potencial para integrar a abordagem genética clássica populacional com os resultados obtidos pelas pesquisas relativas à plasticidade fenotípica das populações; e (5) Alterações e mudanças dinâmicas das redes regulatórias que integram as relações genótipo-fenótipo (“G→P mapping”), estudos que abordaram o impacto dos mecanismos dinâmicos subjacentes às arquiteturas genéticas dos organismos e sua evolvabilidade, Wagner e Altenberg (1996); Wagner, (2005).

Todo este amplo espectro de diferentes linhas de pesquisas que conectam a evo-devo aos estudos da evolvabilidade compõem, seguramente, um dos alicerces estruturais do trabalho epistemológico integrativo de elaboração da nova síntese estendida. Ampliando a perspectiva dos limites conceituais da moderna síntese, que apenas poderia simplificadamente restringir os estudos evolvabilidade em termos de mudanças em taxas globais da variação genética das populações, precisamos de uma síntese que seja também competente em caracterizar a evolvabilidade a luz das propriedades intrínsecas relativas aos fatores internos estruturais do desenvolvimento dos organismos.

1.4.6 A questão da herança não genética e a evo-devo.

O reconhecimento dos sistemas de heranças não genéticas tem sido crucial para compreender o papel de aspectos não mutacionalmente orientados do desenvolvimento como agentes ativos capazes de influenciar mudanças nas dinâmicas evolutivas dos organismos; ou seja, tais estudos nos tem permitido elucidar como, para além das mutações, processos transformacionais ocorridos ao longo da vida dos indivíduos presentes em populações ancestrais podem transgeracionalmente legar informações não genéticas capazes de afetar a estrutura variacional das populações descendentes. Alterações fenotípicas e adaptações podem resultar tanto de heranças genéticas como não genéticas, Danchin e Wagner (2010); Danchin et al (2011). Trata-se então de um conjunto de explicações complementares que extrapolam os limites conceituais de herança estabelecidos pela moderna síntese. Como afirma Maynard Smith *“Existe um segundo sistema de herança que é epigenético e está para além do sistema baseado nas sequências de DNA que liga sexualmente as gerações”* (Maynard Smith, 1989, p. 11).

Por “herança não-genética” podemos entender a transmissão transgeracional de informações através de mecanismos suplementares aos processos mutacionais de replicação de DNA, incluindo: desde (1) heranças epigenéticas que ocorrem através de marcadores epigenéticos, a exemplo de padrões de

metilação dos genes, modificações covalentes e rearranjos na estrutura das histonas nucleotídicas, a ação de transposons, “imprinting” de cromossomos, “switching” de genes, silenciamentos teloméricos, “splicings” alternativos e interferência de RNA, ainda uma diversidade de produtos metabólicos presentes no zigoto recém-formado e etc.; (2) heranças ecológicas que ocorrem através da construção de nicho e demais relações duráveis estabelecidas com o meio ambiente; ou mesmo (3) a própria herança cultural que se dá através da aprendizagem histórica dos processos sociais, a exemplo da linguagem, da imitação ou do uso de ferramentas. Torna-se relevante ressaltar que estudos relativos aos processos desenvolvimentais e seus desdobramentos evolutivos estão intrinsicamente implicados em todas as três categorias acima discriminadas.

Em âmbito essencialmente integrativo à evo-devo, as pesquisas concernentes às dinâmicas dos sistemas de herança não genéticas confrontam dogmas centrais da genética clássica mendeliana e de populações que foram exclusivamente favorecidas pela moderna síntese; ao mesmo passo que, fornece os fundamentos para as justificativas empíricas e conceituais dos estudos relativos aos efeitos transgeracionais das propriedades do desenvolvimento em foco nas pesquisas contemporâneas. Como dito anteriormente, existe um sentido clássico de orientação das pesquisas em evo-devo, o qual consiste em buscar justificar como as múltiplas propriedades desenvolvimentais podem estar implicadas em promover alterações nas dinâmicas evolutivas dos organismos. Neste sentido, os estudos das heranças não genéticas compõem um dos alicerces fundamentais para estruturação das pesquisas em evo-devo. Tudo que até agora foi dito em relação às múltiplas propriedades desenvolvimentais descritas neste trabalho, apenas adquirem significância face à perspectiva de que são propriedades evolutivamente herdáveis e que não podem ser completamente descritas em termos de processos genéticos mutacionais. Ou seja, se os vieses de orientação intrínsecos ao desenvolvimento, as repadronizações desenvolvimentais, a modularidade, plasticidade fenotípica e evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais pudessem ser meramente explicados com base nas concepções genéticas postuladas pela moderna síntese evolutiva, a legitimidade da estruturação deste novo campo de pesquisas que identificamos como evo-devo estaria fatidicamente comprometida.

Todavia, contemporaneamente, podemos prontamente dispor de uma inegável abundância de evidências acumuladas em pesquisas relativas à herança não-genética, sendo estas colaborativamente fornecidas pelas múltiplas áreas dos estudos biológicos, incluindo: epigenética (Henderson e Jacobsen, 2007; Jablonka e Raz, 2009; Jablonka e Lamb, 2005 e 2010; Daxinger e Whitelaw, 2012); herança cultural (Danchin et al 2004, 2010; Laland et al. 2010; Krutzen et al 2011; Mann et al 2012); herança ecológica (Odling-Smee, 1988;

Odling Smee et al 2003; Odling-Smee e Laland, 2011); efeitos parentais (Zeh e Zeh, 2008); herança por simbioses (Danchin et al 2011; Fellous et al 2011); herança em príons (Shorter e Lindquist, 2005; Halfmann e Lindquist, 2010); e moléculas chaperonas (Saibil, 2013). Estes e muitos outros trabalhos expõem os limites de alcance das explicações evolutivas baseadas puramente na seleção dos genes como fator promotor do surgimento de novas características nas populações, pois estas seriam insatisfatórias para uma compreensão mais ampla de como os traços fenotípicos se originam e se disseminam através de sistemas de herança não genéticos.

Ao dirigir-se aos aspectos não mutacionalmente orientados do desenvolvimento, a abordagem epigenética investiga as propriedades herdáveis dos sistemas desenvolvimentais no surgimento de novidades morfológicas. Neste sentido, tal direcionamento coincide com uma das questões centrais da evo-devo, que busca compreender como os processos desenvolvimentais estão implicados na emergência de novidades evolutivas. A importância fundamental dos estudos epigenéticos em evo-devo se refere à elucidação de como, independente da variação genética, novos equilíbrios regulatórios se estabelecem durante a emergência de novos padrões de reprogramações desenvolvimentais, os quais não seriam efetivados na ausência das informações provenientes da herança não genética. Os efeitos epigenéticos também são igualmente relevantes para evo-devo no que concerne ao estudo da flexibilidade regulatória dos programas desenvolvimentais que são exibidos durante as dinâmicas de acomodação fenotípica e desde modo, permitindo uma pesquisa mais sistematizada em relação à plasticidade fenotípica dos organismos.

Os efeitos epigenéticos se desdobram através das interações desenvolvimentais que envolvem as relações entre as células, tecidos e os seus ambientes internos e externos. Deste modo, os seus estudos incluem as propriedades físicas dos materiais biológicos, as capacidades de auto-organização relativas às interações entre os conjuntos de células nos diferentes tecidos, as interações do metabolismo celular com o meio ambiente físico-químico externo e interno aos tecidos celulares, as dinâmicas das interações organizacionais hierárquicas e modulares do desenvolvimento, o papel da geometria e da arquitetura dos tecidos, as influências de parâmetros externos ambientais, e todos demais fatores não mutacionais que afetam o desenvolvimento da forma orgânica. Ou seja, a epigenética busca descrever como são produzidos sinais transgeracionalmente herdáveis em todo um conjunto de induções, tais como: (1) químicas e físico-químicas circundantes entre os diversos níveis hierárquicos desenvolvimentais sem origem mutacional; e (2) também os fatores físicos atuantes; afinal, não podemos perder de vista que os processos desenvolvimentais compreendem processos físicos reais que seguem normas estruturais que não poderiam ser explicitamente prescritas por um genoma. Assim sendo, a epigenética contribui não só para uma

compreensão mais completa do desenvolvimento, como para uma visão mais ampla de como novas formas evolutivas são produzidas.

1.5 Indicativos contemporâneos da possibilidade de conciliação entre concepções internalistas e externalistas.

Como enfatizamos anteriormente, a biologia evolutiva do desenvolvimento nas últimas décadas passou a ter um papel central na compreensão das dinâmicas evolutivas, visto que tal disciplina está relacionada a uma gama de processos fundamentais, tais como a regulação gênica, a diferenciação celular e morfogênese (origem das formas). Neste sentido a evo-devo redireciona o foco ao estudo das formas, afirmando que só através das pesquisas relativas às dinâmicas desenvolvimentais é que poderemos compreender como são produzidas as formas das estruturas presentes nos organismos multicelulares. Ao mesmo passo, propõe que a elucidação dos processos desenvolvimentais destes animais fornecem uma base para que possamos entender a produção das inovações morfológicas. O estudo dos processos desenvolvimentais que determinam tal repertório de variantes possíveis tem permitido uma compreensão mais aprimorada das possibilidades e dos limites da seleção natural.

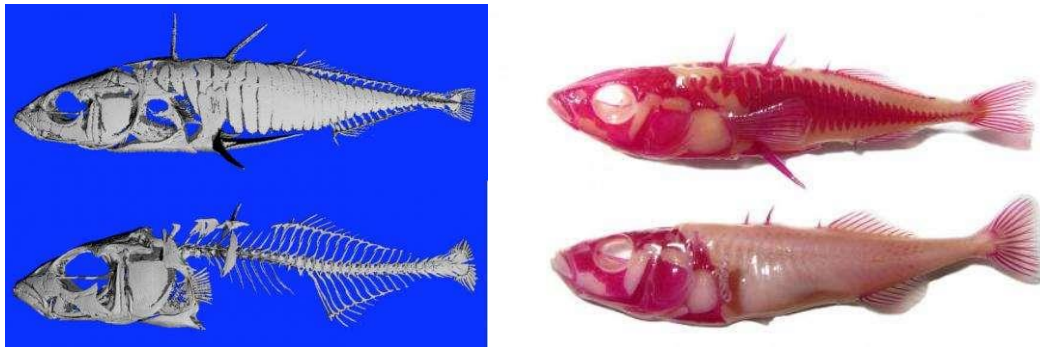
Evo-devo, como tem sido possível notar, tem revitalizado os argumentos internalistas ao enfatizar a importância de fatores causais atuantes na dinâmica de evolução das formas dos organismos, tais como: (i) processos físicos relacionados às forças motrizes que orientam os movimentos morfogênicos; e (ii) processos de regulação gênica durante o desenvolvimento. A combinação desses fatores tornou possível a formulação de modelos gerais para a formação de padrões desenvolvimentais. Como destaca Breuker et al. (2006) em seu artigo *Funcional Evo-devo*, modelos deste tipo foram aplicados, por exemplo, à variação morfológica dos padrões de desenvolvimento das cúspides dos dentes de mamíferos com subsequente confirmação experimental.

Numa perspectiva integrativa, muitos pesquisadores do campo da evo-devo começaram também a estudar as bases de desenvolvimento de mudanças evolutivas com o seu respectivo significado adaptativo imediato, como no caso dos três exemplos a seguir: 1) o caso da redução das estruturas pélvicas e da armadura óssea do “sticklebacks”, peixe esgana-gatos (*Gasterosteus aculeatus*), Shapiro et al. (2004); Sinervo (2005); Muers (2012); Ellis et al. (2015); 2) também a diferença na forma do bico entre as espécies de tentilhões de Darwin, que tiveram suas variações descritas através do modelo de regulação metabólica da BMP4 (sigla para a proteína morfogênica óssea) e suas relações regulatórias envolvendo a calmodulina (molécula envolvida na mediação dos sinais de deposição de Ca^{2+} durante o desenvolvimento esquelético), Abzhanov et al. (2004), Reiss (2009); e 3) a divergência na forma da mandíbula de peixes ciclídeos, Albertson et al. (2005). A seguir nas *Figuras 3, 4 e 5*, relacionando os exemplos citados, podemos observar as variações dos referidos traços.

Apontando para uma nova tendência contemporânea de abordagens mais amplas, as contribuições advindas das pesquisas desenvolvimentais destes traços estão possibilitando a elaboração de explicações que incorporam ambas as dimensões evolutivas, internalistas e externalistas; ou seja, desde os processos desenvolvimentais aos impactos adaptativos correlacionados. Trazemos nas Figuras 3, 4 e 5 que seguem abaixo, exemplos de mudanças evolutivas adaptativas produzidas por alterações no desenvolvimento que foram impulsionadas pela seleção natural e, portanto, estão diretamente relacionados com as funções dos seus respectivos traços.

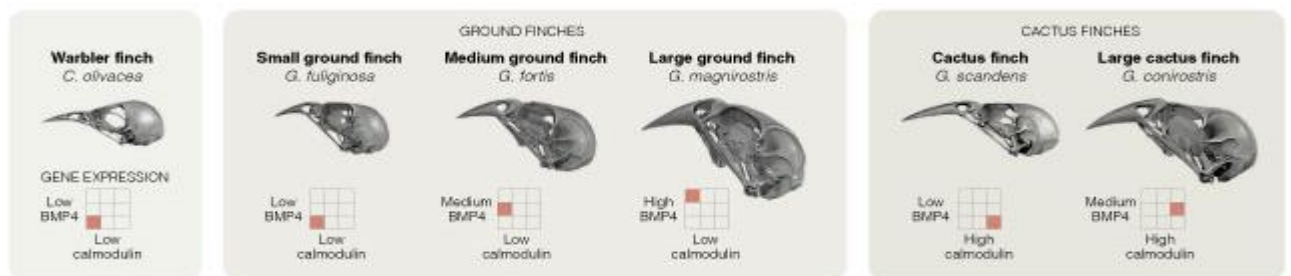
Exemplos de mudanças evolutivas adaptativas produzidas por alterações nos padrões de regulação desenvolvimentais.

Figura 3: Exemplo 1 de mudanças evolutivas adaptativas produzidas por alterações nos padrões de regulação desenvolvimentais



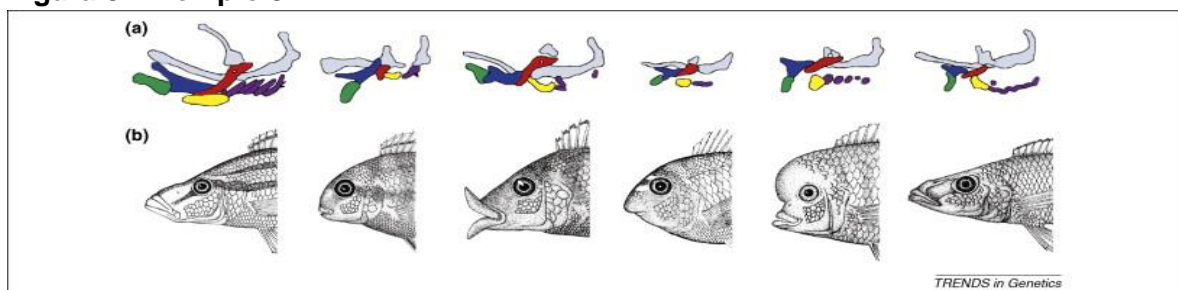
Fonte: (Fotografia de Nicholas Ellis e Craig Miller, UC Berkeley).

Figura 4: Exemplo 2



Fonte - Arhat Abzhanov, harvard university: nature, 2006.

Figura 5: Exemplo 3



Fonte: Trends in genetics, Volume 25, Issue 2, Fevereiro de 2009.

Do mesmo modo, numa explícita apreciação de como as visões internalistas e externalistas podem ser compatibilizadas no contexto de uma teoria variacional da evolução, Charbel El-hani e Almeida A. M. R. (2010), a partir do trabalho de Thewissen et al. (2006), discutem através exemplo ilustrativo da

evolução dos cetáceos como a evo-devo pode contribuir para a construção de uma abordagem que compatibilize ambos os tipos de explicações (internalistas e externalistas) em um mesmo quadro explicativo dos fenômenos evolutivos. Os autores demonstram como no referido trabalho de Thewissen as considerações adaptativas externalistas são integradas a um conjunto de explicações relativas aos processos desenvolvimentais associados; especificadamente, o papel regulatório de genes como *Sonic hedgehog (Shh)* durante a perda óssea e redução dos membros em basilossauróides dentro do contexto de condições paleoecológicas específicas. Uma narrativa evolutiva amplificada que, em detrimento de abordagens hegemonicamente internalistas ou externalistas, explicita a necessidade de estarmos atentos a relativa importância distinta que cada mecanismo pode ter durante a composição das narrativas evolutivas. Todo este cenário de novas tendências nas pesquisas da evo-devo nos sugere que, muito em breve, assistiremos ao inusitado casamento teórico entre o internalismo e externalismo; outrora inimaginável, mas que poderá garantir um próspero futuro aos estudos da evolução.

Tendo como base as questões levantadas durante o presente trabalho, o que de fato gostaríamos de salientar e que também justifica a orientação do presente projeto de pesquisa – é a aposta epistemológica de que a evo-devo no atual contexto de reestruturação teórica, cria novas possibilidades de síntese entre as visões internalistas e externalistas num contexto teórico que não se opõe aos fundamentos darwinianos. Emerge a necessidade de se avançar na compreensão dos processos desenvolvimentais e incluí-los no conjunto mecanismos adaptativos já considerados pela moderna síntese evolutiva; deste modo, contribuir para uma compreensão mais unificada do papel do desenvolvimento na evolução adaptativa dos seres vivos.

A exceção de alguns trabalhos, a evo-devo tem se concentrado principalmente em fatores estruturais do estudo da forma, tais como as maneiras pelas quais as partes do corpo podem ser construídas. Contudo, estamos supondo que ao destacar a relevância dos fatores adaptativos na evo-devo poderíamos fornecer conceitualmente um suporte para preencher as lacunas apresentadas nas narrativas evolutivas estritamente internalistas ou externalistas. De certo, a despolarização dos estreitos focos de perspectivas que configuram visões estritamente funcionalistas ou estruturalistas resultará na projeção de um espectro conceitual amplificado; sendo que, uma compreensão integrada dos processos evolutivos requer o uso de todo este espaço conceptual. Todavia, a estruturação desta nova moldura teórica mais abrangente que almejamos é dependente da competência de um trabalho de síntese efetivamente realizado.

Por conseguinte, o projeto aqui pretendido para a produção de uma cartografia conceitual do pensamento biológico desenvolvimental evolutivo em nossa contemporaneidade, defende o posicionamento epistemológico de que a

tendência mais frutífera seja buscar congregar os modelos evolutivos diversos que dispomos – ao invés de reafirmar o conflito dicotômico entre o internalistas e externalistas vivenciado historicamente pela filosofia da biologia. Torna-se necessário para tal, conciliar as compreensões de que existem tantos aspectos do processo evolutivo que carecem de explicações pautadas em análises de caráter adaptativo, como em demais aspectos que carecem de explicações estruturais orientadas nos estudos da ação de mecanismos desenvolvimentais (tal qual propulsores das modificações das formas orgânicas). Ao buscarmos articular o entendimento relativo ao surgimento das novidades evolutivas decorrentes dos mecanismos de regulação desenvolvimentais ao papel da seleção natural na triagem das mesmas, torna-se possível vislumbrar os caminhos rumo a uma síntese integrativa entre o estudo das relações internas estruturais e as relações adaptativas externas ao organismo. Deste modo, compatibilizando perspectivas internalistas e externalistas para uma mais ampla compreensão das dinâmicas dos processos evolutivos. Como afirma Arthur (1997), pesquisador do campo da evo-devo, estaríamos diante da perspectiva de uma síntese expandida.

Referências Bibliográficas Capítulo 1

A. J. Hughes and *D. Lambert, "Functionalism, Structuralism, 'Ways of Seeing',". *Journal of Theoretical Biology*, 787 (1984), pp. 796-797.

Abzhanov A, Protas M, Grant BR, Grant PR, Tabin CJ. 2004. Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin's finches. *Science* 305:1462–65.

Alberch P. From genes to phenotype: dynamical systems and evolvability. *Genetic*. 1991; 84:5–11.

Albertson RC, Streelman JT, Kocher TD, Yelick PC. Integration and evolution of the cichlid mandible: the molecular basis of alternate feeding strategies. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2005; 102:16287–16292.

ALMEIDA, A. M. R.; EL-HANI, C. N. Um exame histórico-filosófico da biologia evolutiva do desenvolvimento. *Revista Scientiae Studia*, São Paulo, v. 8, n. 1, p. 9- 40, 2010.

Alon U, Surette M G, Barkai N and Leibler S 1999 Robustness in bacterial chemotaxis; *Nature (London)* 397 168–171.

Amundson, R. 2005. The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of evo-devo. Cambridge: Cambridge University Press.

Amundson, Ron. Typology reconsidered. Two doctrines on the history of evolutionary biology. *Biology and Philosophy*, 13: 153-177, 1998.

Antonovics, J. e Van Tienderen, P.H., 1991. Ontoecogenophyloconstraints? The chaos of constraint terminology. *Tr. Ecol. Evol.*, 6: 166-167.

Arthur, W. 1997. The origin of animal body plans: A study in evolutionary developmental biology. Cambridge University Press, Cambridge.

Arthur, W. 2001. Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution. *Evol Dev*, 3(4): 271–8.

Arthur, W. *Biased embryos and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

Arthur, W. The concept of *developmental reprogramming* and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms. *Evolution & Development*, 2, 1, p. 49-57, 2000.

Badyaev AV. 2005. Stress-induced variation in evolution: from behavioural plasticity to genetic assimilation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 272: 877–886.

Bak, P., Paczuski M. (1995): Complexity, contingency, and criticality. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 92 6689-6696.

Baldwin, J. 1896. A new factor in evolution. *Science*, 4, 139.

Barkai N and Leibler S 1997 Robustness in simple biochemical networks; *Nature (London)* 387 913–917.

Bateson P, Gluckman P. *Plasticity, Robustness, Development and Evolution*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2011.

Bell, M. A. 1987. Interacting evolutionary constraints in pelvic reduction of threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* (Pisces, Gasterosteidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 31, 347–382.

Bertalanffy, L. v. (1933). *Modern Theories of Development: An Introduction to Theoretical Biology*. Translated and adapted from the original, 1928 German edited by J.H. Woodger. London: Oxford University Press.

LARGENT, Mark A.

Bittencourt-dos-Santos, W.; El-hani, C. N. A abordagem do pluralismo de processos e da Evo-devo em livros didáticos de Biologia Evolutiva e Zoologia de Vertebrados. *Revista Ensaio*, v. 15, n. 3, p. 199-216, 2013.

Bonner JT. *Evolution and development*. Report of the Dahlem Workshop on Evolution and Development, Berlin 1981, May 10–15. Life Sciences Research Report 22. Berlin: Springer; 1982.

Bowler, Peter J. (2003). *Evolution: The History of an Idea*. University of California Press. ISBN 0-52023693-9.

Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.

Breuker, C. J., V. Debat & C. P. Klingenberg. 2006. Functional evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution* 21:488–492.

Breuker, C.J., Patterson, J.S., Klingenberg, C.P., 2006. A single basis for developmental buffering of *Drosophila* wing shape. *PloS one* 1, e7.

Brookfield, J. F. Y. [2009]: 'Evolution and evolvability: celebrating Darwin 200', *Biology letters*, 5, pp. 44-46.

Brown, Rachael. 2014. "What Evolvability Really Is". *British Journal for the Philosophy of Science*. 65: 549-572.

Bryan C. Daniels, Yan-Jiun Chen, James P. Sethna, Ryan N. Gutenkunst, and Christopher R. Myers. "Sloppiness, robustness, and evolvability in systems biology". *Curr Opin Biotechnol* 19, 389-395 (2008).

Caldwell, M. W. 1994. Developmental constraints and limb evolution in Permian and extant lepidosauromorph diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14:459–471.

Callahan H S, Pigliucci M and Schlichting C D 1997. Developmental phenotypic plasticity: where ecology and evolution meet molecular biology; *Bioessays* 19 519–525.

Callebaut W, Rasskin-Gutman D, eds. 2005. *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. Cambridge, MA: MIT Press.

Caponi, G. El viviente y su medio: antes y después de Darwin. *Scientiae Studia*, 4, 1, p. 9-43, 2006.

Caponi, G. Réquiem por El Centauro. Aproximación Epistemológica a la Biología Evolucionaria del Desarrollo, México, Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, 2012.

Carroll, S. *Infinitas formas de grande beleza*. Rio de Janeiro: Jorge Zahar, 2006.

Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. *From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design*. Oxford: Blackwell, 2005.

Charlesworth, B., R. Lande & M. Slatkin, 1982. A neo-Darwinian commentary on Macroevolution. *Evolution* 36: 474–498.

Cheverud, J. M. (1984). Quantitative genetics and developmental constraints on evolution by selection. *Journal of Theoretical Biology* 110, 155–171.

Ciliberti S, Martin OC, Wagner A. Innovation and robustness in complex regulatory gene networks. *Proc Natl Acad Sci U S A*. (2007a); 104:13591–13596.

Ciliberti S, Martin OC, Wagner A. Robustness Can Evolve Gradually in Complex Regulatory Gene Networks with Varying Topology. *PLoS Comput Biol*. (2007b); 3:e15.

Crockford, S. J. (2008). Be Careful What You Ask For: Archaeozoological Evidence of Mid- Holocene Climate Change in the Bering Sea and Implications for the Origins of Arctic Thule. In *Islands of Inquiry: Colonisation, seafaring and the archaeology of maritime landscapes*, edited by G. Clark, F. Leach and S. O'Connor, pp. 113– 131. Terra Australis. 29 ANUE Press, Canberra.

Crombach, A., & Hogeweg, P. (2008). Evolution of evolvability in gene regulatory networks. *PLoS computational biology*, 4 (7), e1000112.

Danchin É, Charmantier A, Champagne FA, Mesoudi A, Pujol B, Blanchet S. Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *Nat Rev Genet*. 2011; 12:475–486.

Danchin É, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*. 2004; 305:487–491.

Danchin É, Wagner RH. Inclusive heritability: combining genetic and nongenetic information to study animal behaviour and culture. *Oikos*. 2010; 119:210–218.

Daxinger L, Whitelaw E. Understanding transgenerational epigenetic inheritance via the gametes in mammals. *Nat Rev Genet*. 2012; 13:153–162.

Donoghue, M. J. and R. H. Ree. (2000). Homoplasy, and developmental constraint: A model and an example from plants. *Amer. Zool*. 40: 759-769.

Draghi, J., & Wagner, G. (2009). The evolutionary dynamics of evolvability in a gene network model. *Journal of evolutionary biology*, 22 (3), 599–611.

Dwyer, Peter D. *Functionalism and Structuralism: Two Programs for Evolutionary Biologists*. *The American Naturalist*. Vol. 124, No. 5 (Nov., 1984), pp. 745-750

Ellis, N. A., Glazer, A. M., Donde, N. N., Cleves, P. A., Agoglia, R. M., and Miller, C. T. 2015. Distinct developmental genetic mechanisms underlie convergently evolved tooth gain in sticklebacks. *Development* 142: 2442–2451.

Fellous S, Duron O, Rousset F. Adaptation due to symbionts and conflicts between heritable agents of biological information. *Nat Rev Genet*. 2011; 12:663–663.

Ferreira, M. A. A teleologia na biologia contemporânea. *Scientia Studia*, 1, 2, p. 183-93, 2003.

Fusco G (2001). How many processes are responsible for phenotypic evolution? *Evol Dev* 3: 279–286.

Gayon, J. Darwin et l'après-Darwin. Paris: Kimé, 1992.

Gilbert S. F., Epel D. 2009. Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution. Sunderland, MA: Sinauer.

Gilbert, S. F. (2001) Ecological developmental biology: Developmental biology meets the real world. *Developmental Biology* 233: 1-12.

Goodwin BC. 1982. Development and evolution. *J Theor Biol.* 97:43–55.

Goodwin, B. 1989. Morphogenesis, evolution and organic stability. Pp. 187-192 in B. David, J. L. Dommergues, J. Chaline & B. Laurin (eds.), *Ontogenese et evolution*, Vol. *Geobios*, memoire special.

Gould S J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge, MA: Harvard University Press; 2002.

Gould, S. J. 2002. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge MA: Harvard University Press, p.39.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

Griswold CK. Pleiotropic mutation, modularity and evolvability, *Evol Dev.*, 2006, vol. 81 (pg. 81-93).

Gulick JT. 1872, "On the Variation of Species as Related to their Geographical Distribution, Illustrated by the *Achatinellinae*," *Nature*, 6 (1872), 222–224; "On Diversity of Evolution Under One Set of External Conditions," *Zoological Journal of the Linnean Society*, 11 (1873), 505,498.

Halfmann R, Lindquist S. Epigenetics in the extreme: Prions and the inheritance of environmentally acquired traits. *Science*. 2010; 330:629–632.

Hall, B. K. Evo–devo or devo–evo does it matter? *Evol Dev*. 2000;2:177–88.

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

Hamburger, V. (1980). Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory. In *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology*. (E. Mayr and W. Provine, Eds.), pp. 97 - 112. Cambridge University Press, NY.

Hansen TF. Is modularity necessary for evolvability? Remarks on the relationship between pleiotropy and evolvability. *BioSystems*.2002; 69:83–94.

Harvard University Press; 1977.

Henderson IR, Jacobsen SE. Epigenetic inheritance in plants. *Nature*.2007; 447:418–424.

Jablonka E, Lamb MJ. Transgenerational epigenetic inheritance. In: Pigliucci M, Müller GB, editors. *Evolution: The extended synthesis*.Cambridge, MA: MIT Press; 2010. pp. 137–174.

Jablonka E, Lamb MJ. *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioural, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, MA: MIT Press; 2005.

Jablonka E, Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Q Rev Biol*. 2009; 84:131–176.

Jablonka, E.; LAMB, M.J. *Evolução em Quatro Dimensões- DNA, Comportamento e a História de Vida*. São Paulo, Companhia das Letras, 2010.

Kaneko K 2007 Evolution of robustness to noise and mutation in gene expression dynamics; *PLoS ONE* 2 e434.

Kauffman, S.A. (1993) *Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, Oxford.

Kirchner M, Gerhart J. Evolvability. *Proc Natl Acad Sci USA*.1998;95:8420–8427.

Kirschner M W and Gerhart J C 2005. *The plausibility of life* (Yale University Press).

Kruetzen M, Willems EP, van Schaik CP. Culture and geographic variation in orangutan behavior. *Curr Biol*. 2011; 21:1808–1812.

Laland KN, Odling-Smee J, Myles S. How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together. *Nat Rev Genet*. 2010; 11:137–148.

Lande R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1435–1446.

Largent, M. A. The so-called eclipse of Darwinism. In: Cain, J. & Ruse, M. (Ed.). *Descended from Darwin: insights into the history of evolutionary studies, 1900-1970*. Philadelphia: American Philosophical Society, 2009. p. 3-21.

Laubichler MD, Maienschein J, editors. From Embryology to evo–devo: a history of developmental evolution. Cambridge: MIT Press; 2007.

Maienschein, Jane (1994) 'The Origins of Entwicklungsmechanik', in Scott F. Gilbert (ed.), A Conceptual History of Modern Embryology (Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press): 43–61.

Maynard Smith, J. 1990. Models of a dual inheritance system. J. Theor. Biol. 143: 41-53.

Maynard Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D., & Wolpert, L. (1985). Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. The Quarterly Review of Biology, 60(3), 265-287.

Mayr, E., 1942 Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

Mayr, Ernst. Biologia, ciência única: reflexões sobre a autonomia de uma disciplina científica. Trad. Marcelo Leite. São Paulo: Companhia das Letras, 2005.

Mayr, Ernst. The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Belknap, 1982.

Michael Denton. Evolution: A Theory in Crisis. Alder and Alder, Chevy Chase, Maryland, 1985.

Moczek AP, Sultan SE, Foster S et al. 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 278: 2705–2713.

Monod. J. O acaso e a necessidade: ensaio sobre a filosofia natural da biologia moderna. 3ed. Petrópolis: Vozes, 1972, 219 p.

Morgan, C. L. 1896. Habit and Instinct. London: Arnold.

Moya, A., e Latorre A. *Las concepciones internalista y externalista de la evolución biológica*. Ludus Vitalis 12 (21):179-196 (2004).

Muers, M. (2012). Evo-devo: Stickleback genomes illuminate adaptive evolution. *Nature Reviews Genetics* **13**, 299 | doi: 10.1038/nrg3236.

Müller GB. Beyond spandrels: Stephen J. Gould, EvoDevo, and the extended synthesis. In: Minelli A, Danieli GA, Pievani T, editors. Stephen J. Gould: The scientific legacy. Milan: Springer; 2013. pp. 85–99.

Müller GB. Epigenetic innovation. In: Pigliucci M, Müller GB, editors. Evolution: The extended synthesis. Cambridge (MA): MIT Press; 2010. pp. 307–332.

Müller GB. Evo–devo” extending the evolutionary synthesis. *Nat Ver Genet.* (2007); 8:943–9.

N. A., Glazer A. M., Donde N. N., Cleves P. A., Agoglia R. M., et al., 2015. Distinct developmental genetic mechanisms underlie convergently evolved tooth gain in sticklebacks. *Development* 142: 2442–2451.

Newman, S.A., Müller, G.B. (2000), “Epigenetic mechanisms of character origination”. In *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)*, 288, pp. 304-317.

Niklas KJ. *The evolutionary biology of plants*. Chicago: The University of Chicago Press; 1997.

Niles Eldredge and Stephen Jay Gould, 1972. "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism" In T.J.M. Schopf, ed., *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper. pp. 82-115. Reprinted in N. Eldredge *Time frames*. Princeton: Princeton Univ. Press. 1985.

Nilsson-Ehle H. (1914). Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters acklimatisering? (Fördrag vid Landbruksakademiens sammanträde den 18 maj 1914. *Kungl. Landbruks Akademiens Handlingar och Tidskrift*. 534–572.

Odling Smee FJ, Laland KN, Feldman M. *Niche Construction*. Princeton, NJ: Princeton University Press; 2003.

Odling-Smee J, Laland KN. Ecological inheritance and cultural inheritance: What are they and how do they differ? *Biol Theor*. 2011; 6:220–230.

Odling-Smee JF. Niche-constructing phenotypes. In: Plotkin HC, editor. *The Role of Behaviour in Evolution*. Cambridge, MA: MIT Press; 1988.

Olsson L, Hoßfeld U, Breidbach O. Preface. Between Ernst Haeckel and the homeobox: the role of developmental biology in evolution. *Theory Biosci*. 2009;128:1–5.

Osborn, H. F. 1897. Organic selection. *Science*, 15, 583-587.

Ospovat, D. 1981. *The Development of Darwin's Theory: Natural History, Natural Theology, and Natural Selection, 1838-1859*. Cambridge: Cambridge University Press.

P. Alberch and E. Gale, Size dependency during the development of the amphibian foot. Colchicine induced digital loss and reduction, *J. Embryol. expo Morphol*. 76, 177-197 (1983).

Palkovacs EP. 2003. Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos* 103: 37– 44.

Pfennig DW, Wund MA, Snell-Rood EC, Cruickshank T, Schlichting CD, Moczek AP. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 459–467.

Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* 209: 2362–2367.

Pigliucci M. *Do we need an extended evolutionary synthesis?* *Evolution* 61 (12), 2743-2749. (2007).

Pigliucci M. Genotype-phenotype mapping and the end of the 'genes as blueprint' metaphor. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*2010;365:557–566.

Pigliucci, M. (1996) How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends Ecol. Evol.* 11, 168–173.

Pigliucci, M. (2001) *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Pigliucci, M. [2008]: 'Is evolvability evolvable?' *Nature Reviews Genetics*, 9, pp. 75-82.

Pigliucci, M., & Murren, C. J. (2003). Perspective: Genetic Assimilation and a Possible Evolutionary Paradox: Can Macroevolution Sometimes Be so Fast as to Pass Us By? *Evolution*, 57(7), 1455–1464.

Pigliucci, Massimo, and Gerd B. Müller (eds.). *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, 2010.

Price TD, Qvarnstrom A, Irwin DE. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 270: 1433–1440.

Prigogine, I., & Stengers, I. (1979). *La nouvelle alliance: Les métamorphoses de la science* [The new alliance: The metamorphosis of science]. Paris, France: Gallimard.

Prigogine, I., & Stengers, I. (1984). *Order out of chaos: Man's new dialogue with nature*. New York, NY: Bantam Books.

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

Rasmussen N., 1987: A new model of developmental constraints as applied to the drosophila system. *Journal of Theoretical Biology* 127(3): 271-300.

Roth V.L., 1990. Insular dwarf elephants: a case study in body mass estimation and ecological inference. In: Damuth J., MacFadden B.J. (Eds.). *Body size in*

Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 151–180.

Saibil H. Chaperone machines for protein folding, unfolding and disaggregation. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2013; 14:630–642.

Schlichting, C. D., & Wund, M. A. (2014). Phenotypic Plasticity and Epigenetic Marking: An Assessment of Evidence for Genetic Accommodation. *Evolution*, 68(3), 656–672.

Schlosser G, Wagner GP, eds. 2004. Modularity in Development and Evolution. Chicago: Univ. Chicago Press.

Schmalhausen, I. I. (1949). *Factors of Evolution*. Philadelphia, PA: Blakiston.

Schwenk K (1995). A utilitarian approach to evolutionary constraint. *Zoology* 98: 251–262.

Shapiro MD, Marks ME, Peichel CL, Blackman BK, Nereng KS, Jo´nsson B, Schluter D, Kingsley DM. 2004. Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine stickleback. *Nature*. 428:717–723.

Shorter J, Lindquist S. Prions as adaptive conduits of memory and inheritance. *Nat Rev Genet.* 2005; 6:435–450.

Sinervo B (2005). Evodevo: Darwin's finch beaks, *bmp4*, and the developmental origins of novelty. *Heredity* **94**: 141–142.

Smith KC (1992) Neo-rationalism versus neo-Darwinism: Integrating development and evolution. *Biology and Philosophy* 7: 431–451.

Sniegowski PD, Murphy HA. Evolvability. *Current Biology*.2006;16:R831–R834.

Sowa, John F. *Princípios de redes semânticas: Exploração na representação do conhecimento*. Morgan Kaufmann Publishers, San Mateo, CA, 1991.

Spalding D (1873) *Instinct, with original observations on young animals*. MacMillan's Mag 27:282–293.

Steiner, C. F. (2012). Environmental noise, genetic diversity and the evolution of evolvability and robustness in model gene networks. *PloS one*, 7 (12), e52204.

Streicher, J., and Müller, G. B. 1992. Natural and experimental reduction of the avian fibula: developmental thresholds and evolutionary constraint. *J. Morphol.* 214: 269–285.

Thewissen, J. G. M. et al. Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and the origin of the cetacean bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Science*, 103, p. 8414–8, 2006.

THOM, René. Parábolas e catástrofes. Entrevista sobre matemática, ciência e filosofia conduzida por Giulio Giorello e Simona Morini. Trad. Mário Brito. Lisboa: Dom Quixote, 1985.

Thompson, D'Arcy T. 1966 [1917]. On Growth and Form. Abridged edition. John Tyler Bonner eds. London: Cambridge University Press.

Vogl, C. & Rienesel, J. 1991. Testing for developmental constraints: carpal fusions in urodeles. *Evolution*.

Von Dassow G, Munro E. Modularity in animal development and evolution: elements of a conceptual framework for EvoDevo. *J Exp Zool*. 1999;285:307–325.

Waddington, C. H. (1942). Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150, 563-565.

Waddington, C. H. (1952). Selection of the genetic basis for an acquired character. *Nature* 169, 278.

Waddington, C. H. (1953). Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7, 118-126.

Waddington, C. H. (1961). Genetic assimilation. *Adv. Genet.* 10, 257-290. West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.

Wagner A. Neutralism and selectionism: a network-based reconciliation. *Nature Reviews Genetics*. 2008a; 9:965–974.

Wagner A. Robustness and evolvability: a paradox resolved. *Proceedings of the Royal Society London B*. 2008b; 275:91–100.

Wagner G P, Booth G and Bagheri-Chaichian H 1997 A population genetic theory of canalization; *Evolution* 51 329–347.

Wagner GP (1988). The significance of developmental constraints for phenotypic evolution by natural selection. In: de Jong G (ed) *Population Genetics and Evolution*, SpringerVerlag: Berlin.

Wagner GP, Altenberg L. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*. 1996;50:967–976.

Wagner GP, Altenberg L. Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*. 1996;50:967–976.

Wagner GP. 2007. How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution? *Biology and Philosophy* 22:145-153.

Wagner, A. 2000 Robustness against mutations in genetic networks of yeast; Nat. Genet. 24; 355–361.

Wagner, A. 2005 Robustness and evolvability in living systems (Princeton, NJ: Princeton University Press).

Wake, D. B. 1982. Functional and developmental constraints and opportunities in the evolution of feeding systems in urodeles. In D. Mossakowski, & G. Roth (eds.) Environmental Adaptation and Evolution. Stuttgart: Gustav Fischer, pp. 51-66.

Webster, G. & Goodwin, B.C. (1982). The origin of species: a structuralist approach. Journal of Social and Biological Structures, 5, 15-47.

West-Eberhard MJ. Developmental Plasticity and Evolution. Oxford: Oxford University Press; 2003.

Whitman, D., Ananthakrishnan, T.N., 2009. Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences. Science Publishers, Enfield.

Wilkins, A. 1998. Evolutionary developmental biology: where is it going? BioEssays, 20: 783–784

Zeh JA, Zeh DW. Maternal inheritance, epigenetics and the evolution of polyandry. Genetica. 2008; 134:45–54.

Capítulo 2. Uma análise da integração entre visões externalistas e internalistas na evo-devo com base em redes conceituais

2.1 Introdução

Diante das questões apresentadas em nosso primeiro capítulo, as quais se referem às novas possibilidades de concílio entre explicações internalistas e externalistas dos processos evolutivos nas múltiplas linhas de pesquisas que compõem o campo da evo-devo, decidimos investigar se e como essa integração tem sido efetivada em livros técnicos desse campo, com base em redes conceituais. As redes conceituais são uma ferramenta computacional de análise de conteúdo, sobre a qual discorreremos na próxima seção. Nossa expectativa é que as interpretações de tais redes nos permitirão realizar uma análise dos diferentes graus de integração realizados nos livros que compõem nosso corpus de análise. Por sua vez, a análise de tal integração pode trazer contribuições para a construção de uma síntese evolutiva estendida, que tem sido recentemente proposta, na medida em que o concílio entre explicações internalistas e externalistas é um aspecto importante dessa síntese; Stearns (2002); Laland, Odling-Smee, e Turner (2014); Medina (2010). Subsequentemente, de modo comparativo buscaremos apresentar um panorama das diferentes concentrações destas abordagens nos livros, destacando as presenças e ausências no tratamento integrativo de conceitos internalistas e externalistas.

2.2 Introdução às redes conceituais

Como discute Sowa (1992), as primeiras redes de palavras apareceram com os estudos de Selz, em 1913, de redes associativas de palavras dentro do contexto explicativo de fenômenos psicológicos. Os seus trabalhos serviram de fundamento para a estruturação teórica das pesquisas de Quillian, que apenas em 1966 recuperou e desenvolveu o modelo de Selz, tendo sido responsável por introduzir a expressão “redes semânticas” na literatura científica. Através do desenvolvimento de tais redes, Quillian buscou demonstrar como o conhecimento semântico poderia ser representado através do relacionamento entre objetos conceituais.

Segundo Brachman (1977,1979), os estudos de redes semânticas desenvolvidos por Quillian buscavam apresentar um esquema formal para os mecanismos associativos de significação das palavras, o qual deveria refletir a estrutura da memória semântica do cérebro humano. Nesse esquema, as palavras eram representadas por nós conectados por arestas, que representavam, por sua vez, as relações associativas entre os termos. Podemos então entender que as redes semânticas surgiram como uma tentativa de formalizar o modo através do qual o nosso conhecimento seria organizado pela memória, sendo explicitamente concebidas para o desenvolvimento de hipóteses relativas aos mecanismos cognitivos do cérebro humano. Assim, as

redes semânticas se desenvolveram inicialmente enquanto um instrumento de pesquisa das ciências cognitivas. A psicologia cognitiva, por exemplo, buscava modelos que representassem a arquitetura cognitiva a partir de conhecimentos declarados e as redes semânticas serviram aos seus propósitos, como podemos ver nos trabalhos de Shapiro e Woodmansee (1971) e Tulving (1972).

A afirmação de que as redes semânticas poderiam espelhar estruturas cognitivas internas ao domínio mental é muito forte, na medida em que nos leva além da ideia de um modelo, assumindo um isomorfismo entre as redes, como modelos, e a estrutura da mente que é, para dizer o mínimo, bastante discutível. Assim, é mais seguro entender as redes semânticas como ferramentas capazes de representar a estrutura semântica de um dado conteúdo declarado, o que indica o seu potencial enquanto uma ferramenta prática e sistematizada de análise de conteúdo. Como afirmam Hartley e Barnden (1997), constitui um consenso na literatura a ideia de que as redes semânticas são uma ferramenta de representação do conhecimento a partir de conceitos e das suas relações integrativas dentro de um texto. Este consenso tem permitido um deslocamento cada vez mais acentuado em relação aos ontologismos cognitivistas e promovendo a redescoberta das redes semânticas enquanto um modelo de representação do conhecimento; direcionando o foco para a estrutura semântica do texto – sem comprometimentos fortes aos pressupostos relativos à estruturação mental dos processos cognitivos do autor.

Ao serem incorporadas nos estudos de representação de sistemas complexos, as redes semânticas passaram a ser compreendidas enquanto entidades passíveis de serem interpretadas através de propriedades comuns às demais redes complexas. Segundo Lehmann (1992), uma rede semântica deve ser interpretada enquanto um grafo da estrutura do sentido, com a ideia básica de que é possível fazer para a compreensão do objeto que é representado através das relações que estruturam sua topologia. Como proposto por Sowa (2002), as redes semânticas podem ser simultaneamente utilizadas como representação e ferramenta de suporte para otimização de inferências heurísticamente orientadas sobre um dado conteúdo textual. À luz desses desenvolvimentos, podemos entender uma *rede semântica* como *uma ferramenta computacional de representação do conhecimento que recompõe matematicamente, através de notação gráfica, a articulação da estrutura conceitual de um determinado conteúdo de texto* (Sowa, 1991).

Para Caldeira (2005), um dado conteúdo textual corresponde, em sua composição estrutural, a um sistema complexo cujos elementos são as palavras. Desta forma, as palavras seriam os significantes que estariam articulados através de construções sintáticas (frases) na construção de sentenças, as quais corresponderiam à menor unidade de significado do texto, sendo este último formado pelo conjunto das sentenças que o compõem. Isso nos permite concluir que o texto consiste em um conjunto de significantes e significados que

compõem um sistema complexo. Dada a premissa da existência de uma ordem semântica subjacente, que determina regularidades espaço-temporais ou de padrões, o texto escrito pode ser analisado como um sistema complexo, visto que apresenta características topológicas passíveis de serem analisadas matematicamente.

O desenvolvimento de trabalhos sobre redes semânticas, usando métodos de análise empregados em estudos de redes complexas, que ampliaram as possibilidades dessa ferramenta computacional de análise de conteúdo, abriu espaço para elaboração de pesquisas com outros tipos de redes de palavras mais específicas. É o caso, por exemplo, das “redes conceituais”, empregados nesta tese. As redes conceituais que utilizamos em nossa pesquisa, ainda que sejam fundadas em relações semânticas, diferentemente de redes semânticas mais gerais que representam as relações estabelecidas entre todas as palavras que compõem um dado conteúdo textual, nos restringiremos às representações das relações estruturais entre conceitos específicos. Em particular, conceitos específicos dentro do domínio da biologia evolutiva, e sobretudo, aqueles que potencialmente estabelecem relações integrativas entre o internalismo e externalismo no pensamento evolutivo.

Trabalhos como os de Cancho e Solé (2001, 2004) foram desenvolvidos com o intuito de mostrar que a linguagem expressa em textos ou discursos pode ser objetivamente descrita através de grafos de interações entre as diferentes relações estabelecidas entre termos específicos, baseando-se nas mesmas características estatísticas de outros modelos clássicos de redes complexas. Numa rede conceitual, em particular, os vértices representam os conceitos e as arestas, as relações semânticas entre eles. Em uma rede conceitual, os diferentes contextos semânticos de aplicação em que os conceitos podem ser empregados são expressos por meio das conectividades que os conceitos estabelecem entre si. Estas conectividades permitem compreender as propriedades e os comportamentos dos conceitos dentro de uma determinada rede. Em especial, fornecem uma esquematização de como os conceitos estão estruturados semanticamente dentro do discurso representado. Nesses termos, as redes conceituais se constituem numa forma de análise e representação do conhecimento.

2.3 As ciências de redes complexas e seus impactos sobre as redes de palavras e demais campos do conhecimento científico

As pesquisas com redes de palavras passaram pelo seu maior impulso e difusão, sendo também adotadas interdisciplinarmente como uma ferramenta de análise e representação do conhecimento, quando ao fim do século passado passaram a ser abordadas através das teorias de redes complexas. Como defendem Gorman e Curran (2006), os primeiros modelos de redes de palavras corresponderam aos trabalhos com redes semânticas e, de fato, se fundamentavam em aspectos do raciocínio humano. Embora adaptações destes

modelos sejam ainda hoje utilizados pelas ciências cognitivas em sistemas artificiais de raciocínio, novos modelos foram construídos a partir da substituição desses fundamentos por uma nova perspectiva baseada em redes complexas, que foi concretizada a partir dos trabalhos de Watts e Strogatz (1998). Esses trabalhos levaram à compreensão de que muitas redes naturais se comportam de acordo com propriedades comuns, as quais também seriam válidas para interpretar a estruturação de redes de palavras extraídas a partir de um dado conteúdo textual.

Modelos gerais de redes complexas se tornaram largamente empregados em diversas áreas do conhecimento científico. A análise de conteúdo é uma dessas áreas que foram fortemente potencializadas por tais modelos, em decorrência da possibilidade de que relações estruturais de um dado conteúdo textual sejam passíveis de compreensão com base em propriedades caracterizáveis matematicamente. O aporte teórico matemático das redes complexas, cujos fundamentos são provenientes da teoria de grafos, ampliou tanto a credibilidade quanto o potencial de aplicação das pesquisas com redes de palavras; sobretudo, por meio de seu uso em análises de conteúdo computacionalmente automatizadas.

Como destacamos anteriormente, a linguagem oral ou textual pode ser compreendida como um sistema complexo e, por correspondência, as redes de palavras podem ser vistas como seu modelo complexo representacional. As ciências das redes complexas se ocupam em descrever e compreender as propriedades relacionais de interconectividade que se estabelecem em fenômenos físicos, biológicos, psicológicos, linguísticos, tecnológicos, sociais, econômicos etc. Na medida em que as redes de palavras passam a ser tratadas como um tipo de redes complexas, elas também podem ser compreendidas através de modelos gerais de redes.

Segundo as pesquisas históricas realizadas por Lewis (2009), o desenvolvimento proeminente de modelos gerais de representação de sistemas complexos através das redes complexas foi consolidado e amplamente difundido a partir da recente fase que se convencionou chamar de “*Modern Period of Networks Science*”, sendo delimitada a partir de 1998 e se estende ainda aos dias atuais. Teríamos, ainda segundo Lewis (2009), como marco inicial deste nosso período contemporâneo as contribuições teóricas advindas das respectivas pesquisas a seguir: 1) o trabalho de Holland (1998) concernente à elucidação das dinâmicas de emergência de propriedades em redes complexas e que teria trazido uma das peças fundamentais que ainda faltava para o quebra-cabeça relativo à generalização das dinâmicas de redes. Em suas pesquisas Holland traz a perspectiva que resolveu metaforizar com a expressão “*much coming from a little*” (em tradução livre: o muito vindo de um pouco), onde buscou demonstrar como se dão os processos de evolução e emergência de propriedades durante dinâmicas de geração de redes complexas através do

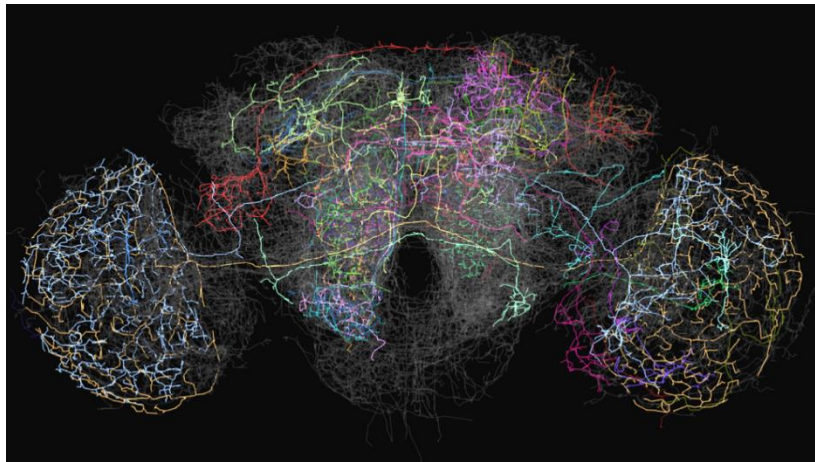
acumulo ao longo do tempo de pequenas mudanças locais em micro nível que promovem grandes mudanças nas propriedades globais em macro nível. 2) Os trabalhos de Watts e Strogatz que despertaram novamente o interesse relativo aos modelos de mundo-pequeno (*small-world model*), pois demonstraram a utilidade e universalidade das propriedades gerais destes tipos de redes complexas para a compreensão de diversos sistemas complexos em nosso mundo, Watts, D. J. and Strogatz (1998), Watts 1999a, 1999b); Strogatz, S. H. (2001); tal qual enfatizado por Barabási (2003), os principais eixos de trabalhos recentes na área de redes complexas foram inspirados principalmente por um papel inovador desenvolvido por Watts e Strogatz a partir do ano de 1998, o qual permitiu o estudo comparativo de redes em diferentes ramos da ciência; tendo ênfase em propriedades que são comuns do ponto de vista do desenvolvimento matemático das relações interconectivas entre os seus elementos.

Contemporaneamente temos vivenciado uma forte explosão no desenvolvimento, análise e representação dos sistemas complexos, o que levou ao célebre físico Stephen Hawking a declarar em sua entrevista “milênio” em 23 de Janeiro de 2000 para o San Jose Mercury News: *“I think the next century will be the century of complexity.”* Nos últimos anos, os cientistas identificaram muitas das características básicas e princípios pelos quais os sistemas físicos, biológicos, sociais e linguísticos complexos se organizam, operam e evoluem, o que conduziu a descobertas importantes e múltiplas implicações de pesquisa para quase todos os campos científicos. O entusiasmo e a eminência dos estudos das redes complexas podem ser justificados em face de uma tomada de consciência sócio-científica mais ampla da importância efetiva destes modelos para compreender todo um universo de relações ao nosso redor.

Podemos com facilidade destacar múltiplas dimensões sócio-científicas que se tornaram fundamentalmente imbricadas no tratamento das redes complexas: 1) Do ponto de vista econômico, temos um cenário empresarial onde grande parte das empresas mais bem sucedidas do século XXI como o Google, o Facebook, o Whatsapp, a Apple e muitas outras que baseiam o seu modelo de tecnologia e de negócios nos estudos de redes. As redes tecnológicas foram abordadas por Watts e Strogatz, (1998); Barabási e Albert, (1999); Faloutsos et al., (1999); as redes econômicas por Pereira et al., (2007); Matthew O. Jackson (2008); as redes de informação (Newman, 2001a, 2001b); a WWW. (World Wide Web) por Albert et al., (1999); a Internet por Yook et al., (2001). 2) Em relação as ciências médicas, temos hoje as pesquisas de previsão, compreensão e contensão epidemiológica como uma das aplicações mais ativas das ciências de redes complexas, a exemplo de D. Balcan et al., (2009a, 2009b, 2010); L. Hufnagel, D. Brockmann, e T. Geisel (2004); Vieira, (2005); e dentro do foco específico de epidemiologia das doenças sexualmente transmissíveis (Liljeros et al., 2001). 3) Dentro das neurociências o mais conhecido exemplo se refere a reconstrução da rede neural completamente descrita do nematódeo *C. elegans*,

que possui apenas 282 neurônios, por White et al., (1986), sendo o único mapa neural totalmente mapeado disponível para pesquisas. Podemos também apontar as pesquisas realizadas pelo laboratório de neurociência teórica e neuroinformática da Universidade Nacional de Tsing Hua (Taiwan), coordenado pelo Dr. Chung-Chuan Lo, onde foi desenvolvida uma plataforma que traduz imagens ao vivo em alta resolução dos influxos sinápticos do cérebro inteiro de drosófilas em um modelo de rede neural do cérebro que ficou conhecido como Flycircuit Spiking Model. Abaixo na *Figura 6*, temos uma imagem destas redes obtidas no trabalho referido.

Figura 6: Imagens das redes sinápticas de uma Drosófila obtida através do Flycircuit Spiking Model.



Fonte: internet disponível em <http://life.nthu.edu.tw/~lablcc/research.html>

Em relação ao mapeamento de redes neurais temos também o trabalho de Sporns (2002), no qual foi analisado o córtex cerebral de primatas basais, segundo Barabási (2003) o cérebro humano é uma das redes menos entendida a partir da perspectiva das ciências de redes – o que pode ser justificável visto que consiste em centenas de bilhões de neurônios interligados; além da grande lacuna em relação aos mapas de conectividade neural, existe uma enorme flexibilidade dos neurônios em relação a suas dinâmicas de rearranjos sinápticos. 4) Para as ciências biológicas em geral não foi diferente, as redes complexas foram integradas a diversas áreas de pesquisas e dada a importância das suas contribuições temos hoje, inclusive, uma subdisciplina biológica especializada neste novo campo de pesquisas, a chamada “Biologia de Redes”. As redes metabólicas biológicas foram estudadas por Jeong et al., (2000); Ravasz et al., (2002); Guelzim et al., (2002); Shen-Orr et al., (2002); e Farkas et al., (2003); o comportamento e a organização do trabalho em insetos sociais por Solé et al., (1993); Naug e Camazine, (2002); e Fewell, (2003); as redes ecológicas foram estudadas por Montoya & Solé, (2002); Lewinsohn et al., (2006); Bascompte, Jordano e Olesen, (2006); Bascompte e Jordano, (2007); Bastolla et al., (2009); também a biologia evolutiva tem se utilizado das redes complexas como pode ser visto nos trabalhos de Proulx et al., (2005); Guimaraes, P.R., P.

Jordano, J. N. Thompson (2011); Baptiste, Bouchard e Burian (2012) e Baptiste (2013). 5) Do ponto de vista até das estratégias militares de guerra é possível perceber o impacto promovido pelas teorias de redes complexas; inclusive, o que levou a derivar o conceito de “*Netwars*” que é empregado nos estudos militares do combate ao crime organizado e teias de terroristas que se estruturam em uma topologia espacial de rede flexíveis e descentralizadas, J. Arquilla e D. Ronfeldt (2001). 6) E finalmente como não poderíamos deixar de destacar os trabalhos com redes de palavras, os quais em consonância com o nosso trabalho têm sido cada vez mais explorados na literatura, tais como os trabalhos de Cancho e Solé, (2001); Dorogovtsev e Mendes (2001); Cancho et al. (2004); Cancho (2005); Solé et al. (2005); Caldeira et al., (2006); Aguiar (2009); Fadigas (2009); Teixeira et al. (2010); Toscano (2014); Cunha; Miranda; e Pereira (2015).

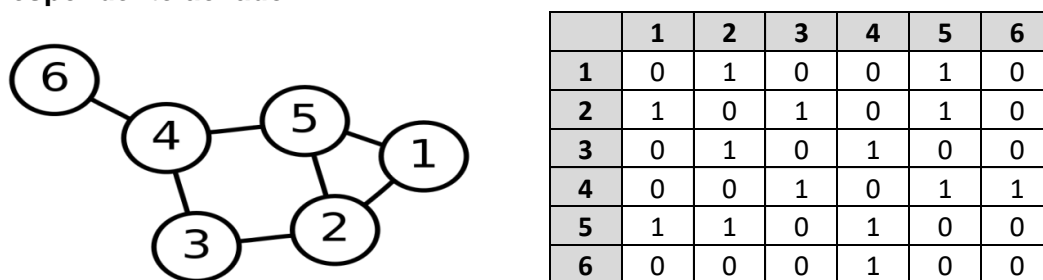
2.4. Formalismos matemáticos da teoria de grafos em redes complexas

Segundo Watts (1999), uma rede complexa pode ser descrita a partir de um Grafo G , que consiste em um conjunto não vazio de elementos chamados vértices (também nós ou nodos), os quais se conectam entre si através de pares não ordenados chamados de arestas (ou ligações). O conjunto de nós da rede pode ser denotado por V e o número de nós, $n = |V|$. A existência de uma relação entre dois objetos pode ser representada por um par não ordenado; ou seja, se $i, j \in V$ e estão relacionados, representamos esta conexão através do par não ordenado (i, j) e, por correspondência, temos uma aresta representada na rede, mostrando a existência da relação.

O conjunto com todas as relações existentes entre os objetos em V , ou seja, o conjunto de arestas da rede pode ser denotado por E . Desta forma, temos $E = \{(i, j) \mid i \text{ e } j \in V, i \text{ está relacionado com } j\}$. O número de arestas da rede, m , é dado pelo número de pares não ordenados no conjunto E , ou seja, $m = |E|$. Finalmente, uma rede é definida por estes dois conjuntos, $G = (V, E)$.

No exemplo mostrado na *Figura 7*, temos um grafo bastante simples com o conjunto de vértices $V = \{1, 2, 3, 4, 5, 6\}$ e um conjunto de arestas $E = \{\{1,2\}, \{1,5\}, \{2,3\}, \{2,5\}, \{3,4\}, \{4,5\}, \{4,6\}\}$ e, ao lado, a matriz de adjacência correspondente. Uma matriz de adjacência é uma das maneiras de se representar um grafo, podendo ser escrita em sistema binário. Quando existe uma ligação entre os vértices que se associam no cruzamento entre linhas e colunas da matriz, o campo correspondente é preenchido com valor 1 (um), e quando não há ligação, com valor 0 (zero). Em redes não direcionadas (onde os vértices não se conectam através de um sentido único de orientação), as matrizes são caracteristicamente simétricas. Em redes em que as ligações possuem pesos, utiliza-se uma segunda matriz (matriz de peso), na qual os preenchimentos dos seus campos se relacionam com os valores dos pesos das conexões entre os vértices.

Figura 7: Esquematização de uma rede simples com matriz de adjacência correspondente ao lado.

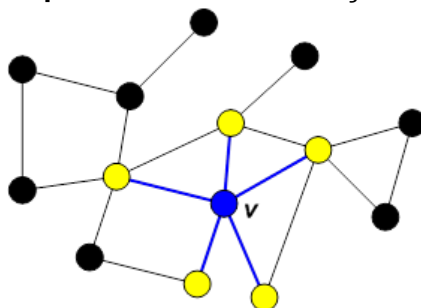


Diversos autores, como FREEMAN, (1978, 2003); WASSERMAN e FAUST (1994); e BARABÁSI (2003), enfatizam a necessidade da abordagem de um conjunto de métricas fundamentais para a caracterização e o entendimento do comportamento das redes, as quais se relacionam ao tamanho, aos níveis de conectividade e transitividade, ao grau de miscigenação e à estrutura comunitária das redes. Dentre os múltiplos parâmetros de análise das redes complexas que têm sido frequentemente usados na análise de redes semânticas, podemos destacar: número de vértices ($n=|V|$), número de arestas ($m=|E|$), grau médio ($\langle k \rangle$), diâmetro (D), coeficiente de aglomeração médio (C) e caminho mínimo médio (L). Outro conjunto importante de métricas está relacionado com as centralidades dos vértices em uma rede, tais como a centralidades de grau (C_g) e de intermediação (C_i). Nas próximas seções, apresentaremos de modo sucinto as métricas que terão papel importante no tratamento metodológico utilizado em nossa análise de redes conceituais.

2.4.1 A Vizinhança dos Vértices

Em grafos totalmente conectados, o conceito de vizinhança torna-se fundamental, pois, como veremos, possibilita o cálculo do Coeficiente de Aglomeração. A vizinhança de um vértice determina quais são os outros vértices da rede que estão diretamente conectados a ele e é também através das conectividades entre os nós vizinhos que se dão as relações de fluxo em uma rede. Entendemos como vértice vizinho ou adjacente de um determinado vértice v todo vértice que participe de uma ligação direta com v , sendo denotado $\Gamma(v)$; ou seja, a vizinhança $\Gamma(v)$ de um vértice v é composta pelo conjunto dos vértices adjacentes ao mesmo. A *Figura 8* mostram o exemplo de um vértice “ v ” (em azul) e as arestas que o conectam com os vértices vizinhos (em amarelo).

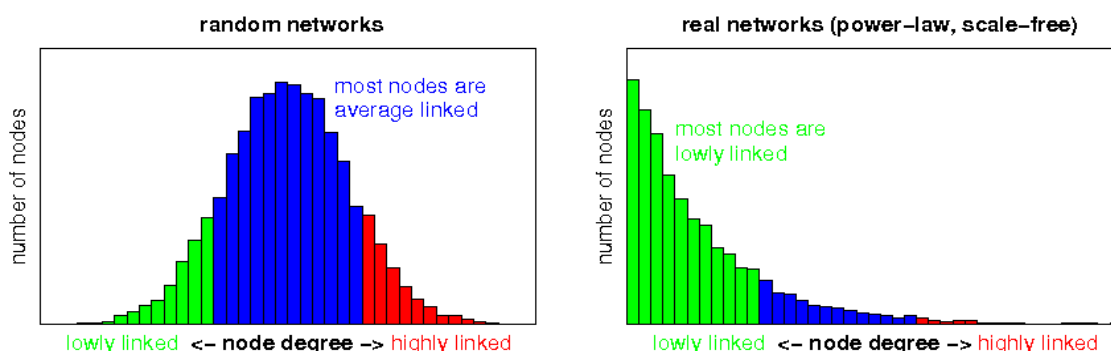
Figura 8: Representação esquemática da vizinhança de um vértice “ v ”.



2.4.2 Grau de um Vértice, Grau Médio de um Grafo ($\langle k \rangle$) e a Distribuição de Graus

Seja i um vértice qualquer de um grafo G temos que o grau de i (K_i) é a cardinalidade do conjunto de todos os vértices adjacentes a i , ou de modo mais direto – a quantidade de arestas conectadas ao vértice. Sendo assim, o grau médio $\langle k \rangle$ de G é dado pela média aritmética dos graus de cada vértice. Além disso, podemos definir o índice $p(k)$ como a probabilidade de um vértice, escolhido aleatoriamente em um grafo, ter grau igual a um determinado k . A distribuição de graus é uma propriedade estatística, utilizada para caracterizar redes complexas. Ao fazermos um histograma dos possíveis graus $\langle k \rangle$ encontrados em um grafo, temos a sua distribuição de graus, que nos permite classificar as redes como randômicas ou livres de escala. Abaixo na *Figura 9* é possível observarmos, os respectivos padrões de distribuição referidos: primeiro, uma curva clássica de Poisson, caracterizando o modelo de redes aleatórias; e o segundo, uma Lei de Potência, característico de redes comumente encontradas no mundo real.

Figura 9: Representação dos padrões de distribuição de graus em redes aleatórias e livres de escala



Fonte: Página da Network Science. Disponível em: <<https://www.network-science.org>> Acesso em ago. 2016.

2.4.3 O coeficiente de agrupamento

O coeficiente de agrupamento local de um vértice é a proporção entre as ligações existentes entre os seus vizinhos, em relação ao total de ligações possíveis entre eles. Esta fração das conexões entre os vizinhos de um vértice determinado que estabelece seu coeficiente de agrupamento local pode ser calculada por meio da seguinte equação:

$$C_i = \frac{2n_i}{k_i(k_i - 1)}$$

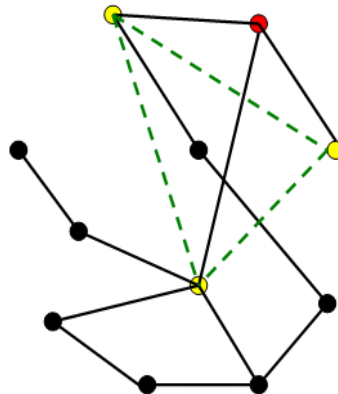
Onde (n_i) denota o número de ligações que conectam os vizinhos (n_i) do vértice i .

Por sua vez, o coeficiente de agrupamento médio é a média dos coeficientes de agrupamentos locais calculados para todos os vértices. O

coeficiente de aglomeração indica a frequência com que as ligações de um vértice estão reciprocamente trianguladas umas com as outras.

Na *Figura 10*, podemos ver que o vértice em vermelho tem três conexões com os vértices em amarelo, contudo, como destacado através das linhas pontilhadas, nenhum desses vértices estão conectados entre si. Por conseguinte, o coeficiente de agrupamento do vértice vermelho é igual a 0 (zero).

Figura 10: Representação de uma rede com o coeficiente de agrupamento 0 (zero) para o vértice destacado em vermelho, vértices de vizinhança em amarelo.

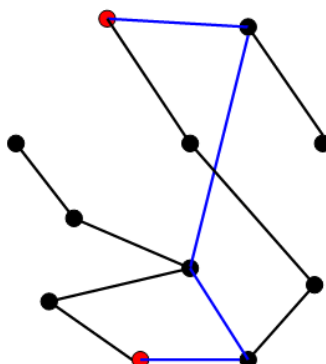


Fonte: Pagina da Open Abm Library. Disponível em: <[https:// www.openabm.org/book/export/html/2093](https://www.openabm.org/book/export/html/2093)> Acesso em ago. 2016.

2.4.4 Caminho, Caminho Mínimo Médio e Diâmetro

Os caminhos são os diferentes percursos que conectam os nós não adjacentes em um grafo ou rede. O Caminho mínimo é o número mínimo de ligações que separam um determinado vértice *i* de outro vértice *j* qualquer, como representado na *Figura 11*.

Figura 11: Representação do caminho mínimo médio entre dois vértices de uma rede



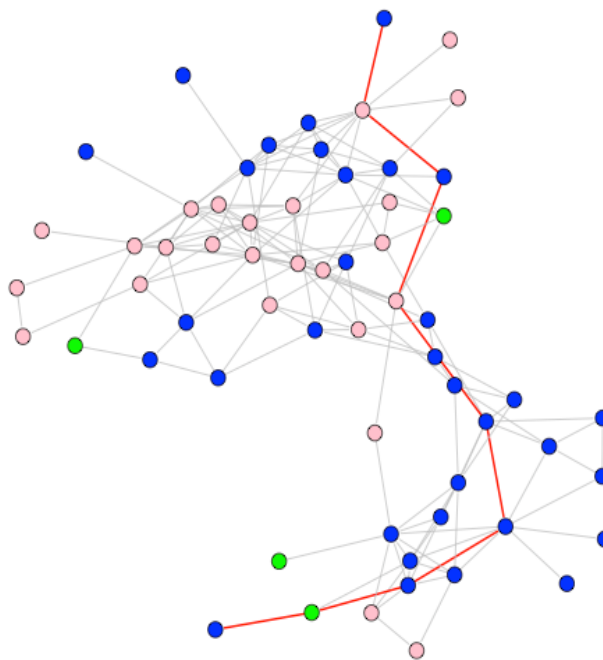
Fonte: Pagina da Open Abm Library. Disponível em: <[https:// www.openabm.org/book/export/html/2093](https://www.openabm.org/book/export/html/2093)> Acesso em ago. 2016.

A partir da determinação dos caminhos, é possível calcularmos também o Caminho Mínimo Médio e o Diâmetro. O Caminho Mínimo entre dois vértices

(*shortest path*) é distância geodésica entre os mesmos e corresponde ao percurso que atravessa o menor número de arestas necessárias para conectá-los.

O maior Caminho Mínimo determina o Diâmetro da rede é o menor caminho possível para conectar através de arestas os dois vértices mais distantes entre si na rede, como representado na *Figura 12*.

Figura 12: Representação do Caminho Mínimo Médio de uma Rede que atravessa oito vértices.



Fonte: Pagina do departamento de informática de L'Università Degli Studi di Udine. Disponível em: <https://users.dimi.uniud.it/~massimo.franceschet/bottlenose/bottlenose.html> Acesso em ago. 2016.

2.4.5 Medidas de Centralidade em redes complexas

A noção de centralidade foi introduzida inicialmente na análise de redes sociais no trabalho de Bavelas (1948). Este autor argumentou que, num grupo de pessoas, um indivíduo que se encontra estrategicamente localizado num caminho mais curto na comunicação entre pares de indivíduos, está numa posição mais central da rede. Bavelas descreveu as propriedades relacionadas com tal posicionamento, mostrando que indivíduos privilegiados pelas suas centralidades em uma rede de comunicação tornam-se responsáveis por transmitir, reter ou até modificar a informação entre membros do grupo, sendo que serão mais influentes quanto mais central for sua posição na rede. Ou seja, a ideia de centralidade foi aplicada originalmente para explicar aspectos da comunicação humana, com base na hipótese de uma relação entre centralidade estrutural de posicionamento e influência de indivíduos dentro dos grupos sociais.

Após o reconhecimento quase imediato dos trabalhos de Bavelas, diversos outros trabalhos foram realizados buscando corroborar a noção de centralidade sugerida. Podemos destacar os trabalhos de Shaw (1954), que se aprofundaram a compreensão da influência privilegiada na comunicação entre atores sociais; de Shimbel (1953), que enfatizou a responsabilidade de pessoas que ocupam essas posições para a manutenção das comunicações sociais; de Cohn e Marriott (1958), que enfatizaram o potencial de centralidade de coordenadores de processos de grupo e usaram a noção de centralidade para explicar a integração política no contexto da diversidade da vida social indiana; de Pitts (1965), que examinou as consequências da centralidade em caminhos de comunicação para o desenvolvimento urbano; de Beauchamp (1965) e Mackenzie (1966), que exploraram as implicações da centralidade para a concepção de organizações; de Czepiel (1974), que usou o conceito para explicar os padrões de difusão das inovações tecnológicas na indústria do aço; entre outros.

Contudo, do ponto de vista da padronização de métricas e de uma verdadeira expansão interdisciplinar da concepção de centralidade, merecem destaque os avanços que se deram a partir do trabalho de Freeman (1979), que abordou o conceito de centralidade através de uma revisão das métricas até então publicadas, reduzindo-as a três definições clássicas, as quais serão abordadas neste trabalho: centralidade de grau (*Degree Centrality*), centralidade de proximidade (*Closeness Centrality*) e centralidade de intermediação (*Betweenness Centrality*). As referidas medidas de centralidade têm sido contemporaneamente utilizadas por diversos autores para investigar temas tão diversos como, por exemplo, a propagação do HIV nas populações humanas (Borgatti, 1995); a dinâmica de buscas em redes de internet (Wilf, 2001); o fluxo de informações em um mundo globalizado (Borgatti, 2005); a influência dos vértices em redes de organizações internacionais (Grassi, Stefani & Torriero, 2009); a distribuição em redes de alimentos (Kirkland, 2009), a estabilidade do mercado financeiro (Del-Vecchio et al., 2009); as estratégias de coalisão internacional para o combate a redes terroristas (Hussain, 2007); a centralidade de conceitos em redes semânticas dentro do contexto educacional (Dupper, Millard & Lyons, 2015).

Segundo Freeman (1978), Wasserman e Faust (1994), Faust (1997); Newman (2006), as medidas de centralidade podem ser aplicadas na análise a um nível local (relacionado ao vértice) ou a um nível global (relacionado à rede), sendo classificadas prioritariamente nos três tipos de centralidades descritos a seguir:

- 1) Centralidade de grau: A centralidade de grau (C_g) está relacionada ao número de arestas que um vértice possui com outros vértices na rede e, dessa forma, indica a centralidade local do vértice, FREEMAN (1978).

- 2) Centralidade de proximidade: A centralidade de proximidade (*closeness centrality*) corresponde à distância média entre um vértice e todos os outros vértices da rede que é possível alcançar a partir dele. Esta medida é comumente utilizada como uma medida do tempo que leva para uma informação ser difundida entre os vértices que podem ser atingidos a partir de um determinado vértice de referência. Busca-se calcular, a partir dos caminhos mais curtos entre os nós de uma rede, um índice de centralidade de proximidade a partir da soma das distâncias de um vértice a todos os outros vértices da rede. Ou seja, é uma medida de quão perto na rede um nó está de todos os outros nós. Segundo Freeman (1979), a forma mais simples de cálculo dessa medida de centralidade é definida matematicamente como o inverso da somatória das geodésicas entre o nó de referência e os demais nós da rede, como dado pela equação abaixo – onde d_{ij} corresponde à distância da geodésica do nó i ao j .

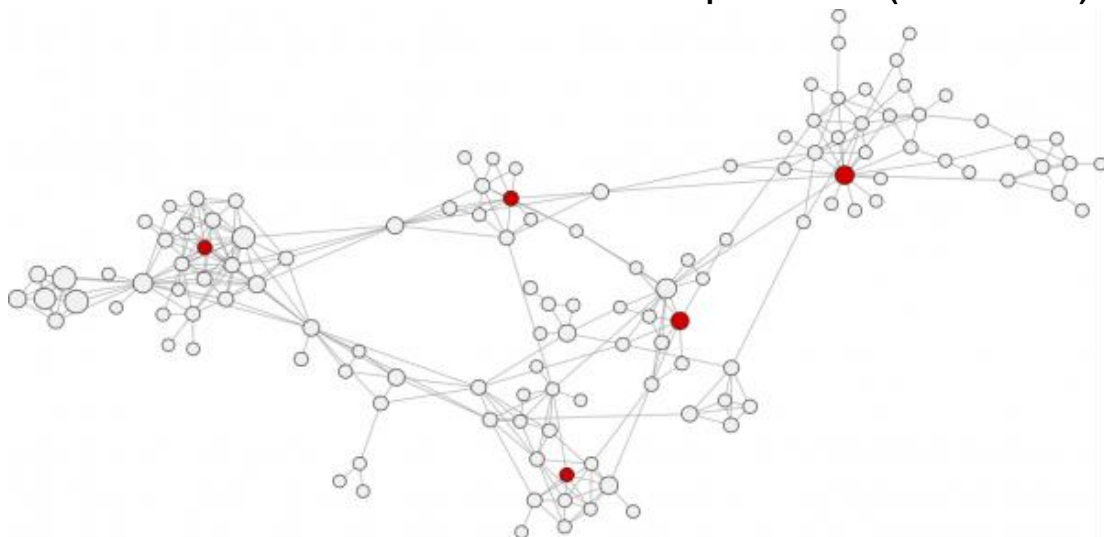
$$C_i = \frac{1}{\sum_j d_{ij}}$$

Caso não exista caminho possível entre os nós i e j , utiliza-se o número total de nós da rede (Csardi & Nepusz, 2006).

A centralidade de proximidade assume valores mais altos para aqueles vértices que possuem as geodésicas mais curtas entre os demais vértices da rede.

A *Figura 13* mostra uma rede elaborada pela LinkedIn Corporation, atualmente a maior rede social de conexão entre profissionais, com o intuito de explicar esta métrica, que é essencial para o funcionamento do seu sistema operacional.

Figura 13: Rede elaborada pela LinkedIn Corporation destacando os cinco vértices com mais altos valores de centralidade de proximidade (em vermelho).



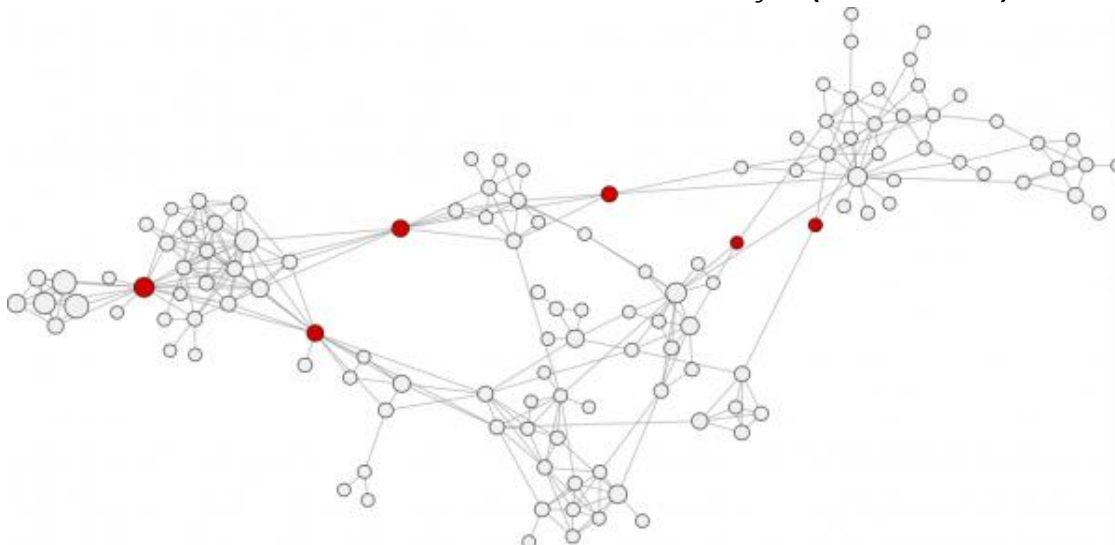
Fonte: Pagina do LinkedIn Disponível em: < <https://www.linkedin.com/pulse/wtf-do-you-actually-know-who-influencers-walter-pike> > Acesso em ago. 2016.

- 1) Centralidade de intermediação: Através da centralidade de intermediação, é possível avaliar as interações entre dois nós não adjacentes, a partir dos vértices que se localizam no caminho entre eles. Para que um vértice possua alta centralidade de intermediação, é necessário que o mesmo esteja no Caminho Mínimo Médio de diversos outros pares de nós não adjacentes. Ou seja, a centralidade de intermediação é uma medida baseada no número de caminhos mais curtos entre quaisquer dois nós de uma rede (número de distâncias geodésicas) que passam através de um nó em particular. Segundo Almiron et al. (2010), a centralidade de intermediação quantifica o quão central um vértice é na intermediação dos fluxos de conectividade entre os demais vértices em uma rede. Deste modo, as medidas de centralidade são utilizadas para classificar os vértices (ou arestas) mais importantes com base em aspectos essenciais de estruturação topológica de uma determinada rede, tais como: o fluxo de informações em uma rede de comunicação, a articulação de conceitos em uma rede semântica ou a dispersão de uma doença em uma rede epidemiológica. Consequentemente, as medidas de centralidade de um vértice têm como objetivo estimar sua importância topológica dentro da rede, sendo que os vértices que concentram os maiores fluxos de conectividades dentro da rede são os que possuem importância vital para seu funcionamento. Como sugerem Ufimtsev and Bhowmick (2013), os vértices com maior centralidade de intermediação serão sempre os mais importantes para a interpretação da estruturação topológica de uma rede. A centralidade de intermediação (CI) é definida em função do número de caminhos mínimos que passam por um determinado vértice u . Assim, podemos calcular (CI) através da equação abaixo – onde $\sigma(i, u, j)$ é o número de caminhos mínimos entre v_i e v_j que passam por v_u e $\sigma(i, j)$ é o número total de caminhos mínimos entre v_i e v_j :

$$CI_u = \sum_{i,j \in V} \frac{\sigma(i, u, j)}{\sigma(i, j)}$$

A *Figura 14* mostra uma rede também elaborada pela LinkedIn Corporation para explicar esta métrica, também essencial para o funcionamento do seu sistema. A imagem corresponde à mesma rede apresentada na *Figura 13*, mas destaca agora os 5 (cinco) vértices com maiores valores de centralidade de intermediação.

Figura 14: Rede elaborada pela LinkedIn Corporation destacando cinco vértices com mais altos valores de centralidade de intermediação (em vermelho).



Fonte: Pagina do LinkedIn. Disponível em: < <https://www.linkedin.com/pulse/wtf-do-you-actually-know-who-influencers-walter-pike> > Acesso em ago. 2016

Mais especificamente, como a centralidade de intermediação indica a proporção de geodésicas (distâncias mais curtas entre dois nós na rede) que incluem o nó de referência, essa métrica indica a importância de um nó para conectar regiões distintas da rede. Estas regiões podem ser compreendidas enquanto comunidades, módulos ou clusters.

2.4.6 Modularidade em redes complexa

A determinação de comunidades ou a análise de modularidade em grafos e redes é um assunto bastante explorado nas ciências da computação. A formulação matemática deste problema é denominada partição de grafos (*graph clustering*). Segundo Shaeffer (2007) é uma partição que se refere à otimização combinatória de vértices em função das distâncias, das intermediações de conectividades entre diferentes regiões topológicas de uma rede e da desigualdade triangular expressa pelos diferentes coeficientes de aglomeração. O referido problema de particionamento modular consiste encontrar um conjunto k de clusters (ou comunidades) que particione os elementos de uma rede com base na similaridade e interdependência funcional dos seus atributos. Esse objetivo consiste em maximizar a singularidade integrativa entre elementos dentro de um mesmo comunidade ao mesmo passo que a minimiza em relação aos elementos de clusters diferentes. As comunidades em uma rede correspondem aos subconjuntos de vértices com ligações fortes em seu interior e ligações fracas exteriores.

Ao longo dos últimos anos, diversas métricas e seus respectivos algoritmos foram desenvolvidos para detecção de modularidade em redes. Segundo Barbosa et al. (2011), dentre os múltiplos avanços significativos, podemos destacar os trabalhos de Girvan e Newman (2002) e de Clauset,

Newman e Moore (2004), os quais têm sido largamente empregados em diversas pesquisas contemporâneas. Suas contribuições mais evocadas serão sucintamente descritas a seguir:

- 1) Girvan e Newman propuseram um algoritmo heurísticamente fundado no conceito de centralidade de intermediação para determinação de clusters em grafos clássicos, ou seja, não direcionados, com representação $G = (V, E)$. Simplificadamente, o algoritmo procede da seguinte forma: as arestas com maior valor de intermediação (generalização da medida de centralidade definida para os vértices) são admitidas como as ligações entre os clusters. Dessa forma, a rede é dividida ou particionada pela eliminação, uma por vez, das arestas do grafo com maior valor de intermediação. Caso seja necessário, após a remoção das arestas com os mais altos valores de intermediação são recalculados novos valores de intermediação e caminhos mínimos e, então, os passos se repetem consecutivamente até atingirem um critério de parada – previamente determinado ou estabelecido pelo operador.
- 2) Segundo Clauset, Newman e Moore (2004), uma vez gerada uma rede complexa, a estrutura de comunidades pode ser avaliada através da métrica de modularidade expressa na equação abaixo:

$$Q = \frac{1}{2m} \sum_{ij} (A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}) \delta(c_i c_j)$$

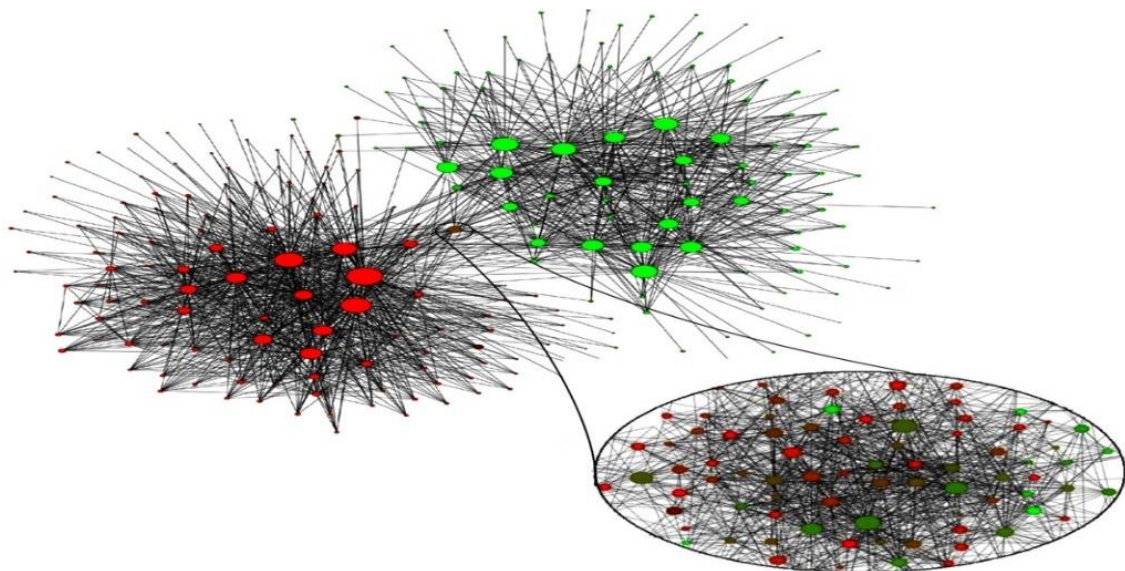
Onde m é o número de arestas da rede; A_{ij} , o elemento da linha i e coluna j da matriz de adjacência A (ou seja, A_{ij} é igual a 1 (um), caso exista conexão entre os vértices i e j , e a 0 (zero), no caso contrário); k_i , o grau do vértice i (isto é, o número de vértices com os quais o vértice i está conectado); k_j , o grau do vértice j ; c_i , a comunidade do vértice i ; e c_j , a comunidade do vértice j . A função δ é igual a 1 (um) caso i e j pertençam à mesma comunidade, e a 0 (zero) no caso contrário. $Q \geq 0,3$ indica uma estrutura válida de comunidades; caso contrário, a rede é considerada aleatórias.

Esta métrica de modularidade tem sido utilizada no desenvolvimento de diversos algoritmos mais recentes, os quais têm demonstrado grande eficiência na detecção de comunidades, mesmo em redes muito grandes (Sousa & Zhao, 2015), tais como os algoritmos de: *Fast Greedy*, proposto pelos próprios Clauset, Newman e Moore (2004); *Eigen Vector*, proposto por Newman, 2006; *Walk Trap*, proposto por Pons e Latapy, 2006; e o *Multilevel*, proposto por Blondel et. al, 2008. Sendo que o algoritmo utilizado para extração de comunidades em nossa pesquisa foi o último mencionado, proposto por Blondel et al. (2008), em razão de ter sido implementado pelo software *Gephi* em seu particionamento de

clusters (*modularity class*) – o software *Gephi* foi adotado para confecção, cálculo e visualização de redes das redes neste trabalho (apresentaremos este software com mais detalhes posteriormente).

Um bom exemplo de análise de modularidade em redes se encontra no trabalho de Blondel e colaboradores (2008), que investigaram a estrutura das comunidades sociais da Bélgica, que abriga uma sociedade bicultural, na medida em que 59% dos seus cidadãos são flamengos (*Flemish*) e falam holandês, e 40% são valões (*Walloons*) e falam francês. As questões a serem respondidas eram as seguintes: A Bélgica é uma sociedade que configura uma rede densa e integrada onde as relações de conectividades sociais não segregam os indivíduos entre flamengos ou valões? Ou teríamos uma ruptura entre duas nações dentro das mesmas fronteiras? O trabalho teve como fonte de dados os registros de chamadas através de telefones celulares, com os indivíduos sendo os vértices na rede e as conexões regulares com outros indivíduos por meio de chamadas de celular, as arestas. Sendo uma rede ponderada pelo número de conexões via chamada. A análise de modularidade mostrou que a rede social da Bélgica é dividida em dois grandes grupos de comunidades segregadas eticamente e que os indivíduos em uma destas comunidades raramente falam com pessoas da outra. A *Figura 15* mostra o padrão de modularidade encontrado por Blondel et al. (2008).

Figura 15: Representação gráfica da rede de comunidades extraída a partir de uma rede de telefonia móvel belga, por Blondel et al. (2008).



Fonte: Blondel et al. 2008.

Em vermelho, são representados os cidadãos valões e, em verde, os flamengos; em destaque, um "zoom" sobre uma pequena comunidade híbrida de valões e flamengos, indivíduos bilíngues que integram a comunicação entre os dois grupos.

2.4.7 As relações de Homofilia e Heterofilia entre membros das diferentes comunidades (módulos ou clusters) e a métrica do E-I index

Para medir o grau de integração entre as diferentes comunidades, pode ser utilizada uma métrica chamada índice E-I (*E-I index*), a qual foi empregada no presente trabalho. Ela permite avaliar a tendência à homofilia (formação de laços entre semelhantes) ou heterofilia (formação de laços entre diferentes) nas comunidades obtidas na análise da modularidade das redes. A relação E / I (ou o índice E-I), Krackhardt (1985), sendo uma métrica que foi inicialmente desenvolvida no tratamento de redes sociais, com o intuito de se mensurar a densidade relativa de conexões internas dentro de um grupo social, em comparação com o número de conexões que estes membros internos estabelecem com os membros pertencentes a comunidades externas. Para além das redes sociais, essa métrica tem sido utilizada como ferramenta matemática para compreender as relações entre comunidades em diferentes tipos de redes.

Krackhardt e Stern (1988) apresentam a seguinte equação para o cálculo das relações de homofilia e heterofilia entre membros de diferentes comunidades:

$$E - I Index = \frac{(EL - IL)}{(EL + IL)}$$

Sendo (*EL*) o número de arestas externas a uma dada comunidade e (*IL*), o número de arestas internas à mesma. Os valores possíveis desta métrica se encontram num intervalo de -1 a 1, sendo que a tendência a -1 indica um aumento da homofilia, a tendência a 1, um aumento da heterofilia, e os valores em torno do zero (0,0), o carácter bitransitivo de conceitos que se relacionam igualitariamente com os membros internos e externos à comunidade em que se encontram.

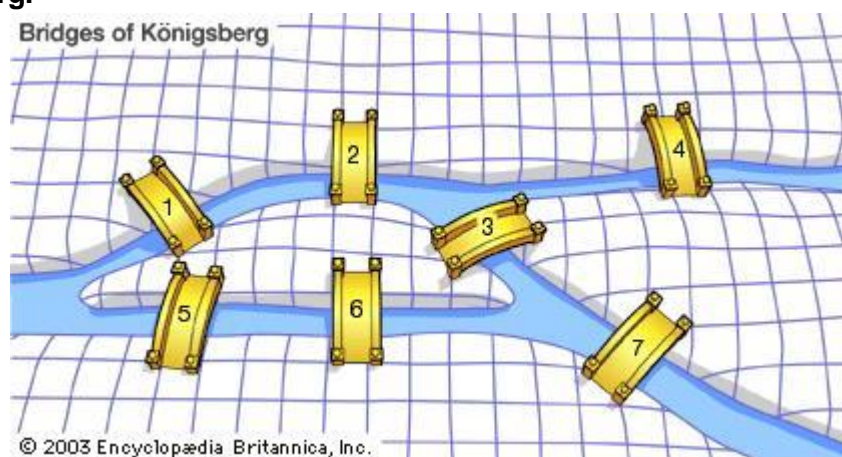
2.5 Os fundamentos teóricos matemáticos das redes complexas e o seu tratamento em redes conceituais

As redes conceituais, assim como as demais redes complexas, são modeladas matematicamente com base nos fundamentos da Teoria de Grafos. Desse modo, são caracteristicamente representadas através de uma estrutura dinâmica de auto-organização topológica que conecta sem hierarquização os seus vértices através de arestas em uma arquitetura aberta e não linear. Os grafos são constructos matemáticos que exibem topologias variáveis e a sua estruturação representacional permite a manipulação de grandes quantidades de dados. Diversos cálculos matemáticos podem ser realizados tendo como base os parâmetros que caracterizam as diferentes topologias obtidas. Estas diferentes topologias podem ter as suas propriedades descritas e classificadas através da generalização de padrões comuns que têm sido largamente estudados e compreendidos (Newman, 2003).

Segundo Biggs (1986), existe uma forte concordância entre os historiadores da matemática que afirmam que os primeiros fundamentos da Teoria dos Grafos surgiram ainda em meados do século XVIII, como resultado das formulações matemáticas desenvolvidas por Leonhard Euler – matemático

suíço (mas que viveu a maior parte da sua vida na Rússia e na antiga Prússia); um dos mais renomados matemáticos de todos os tempos que teve suas contribuições para as ciências matemáticas equiparadas aos avanços promovidos pelos trabalhos de outros grandes nomes como Newton, Arquimedes ou Gauss. Os primórdios de uma formulação matemática historicamente consagrada, e ainda fundamentalmente útil na resolução de problemas em nossa contemporaneidade, teria sido, de modo curioso, estimulada pela resolução de um problema aparentemente simples que Euler se propôs a solucionar. O problema consistia em desvendar um tradicional enigma das sete pontes de Königsberg, cidade da Rússia onde viveu por vários anos, o enigma era o seguinte: a cidade de Königsberg foi construída às margens do rio Pregel e era entrecortada pelo seu leito, configurava uma topografia regional bastante particular, na qual incluía duas grandes porções territoriais de ilhas que estavam conectadas entre si e ao continente através de sete pontes – existiria um caminho possível para se percorrer as diferentes regiões desconectadas cruzando as sete pontes e passando apenas uma vez por cada uma delas? O grande mérito de Euler foi visualizar a questão esquematicamente concebendo o primeiro “*Grafo*” da história da matemática, onde as regiões foram representadas por nodos e as pontes da cidade representadas por arestas que formavam ligações entre os pontos. Embora, Euler tenha concluído que, de fato, não existe um caminho possível que satisfaça o enigma proposto, justifica categoricamente que a existência, ou não, de um caminho desejado era uma propriedade que poderia ser particularmente descrita através de um formalismo matemático; e assim, torna-se o fundador da Teoria de Grafos. Abaixo na *Figura 16* trazemos uma representação esquemática do famoso enigma das sete pontes de Königsberg.

Figura 16: Representação esquemática do famoso enigma das sete pontes de Königsberg.



Fonte: Página da Encyclopædia Britannica

Disponível em: < <https://global.britannica.com/topic/Konigsberg-bridge-problem> > Acesso em ago. 2016.

2.5.1 A Não-aleatoriedade das Redes Conceituais

Aos estudos de Euler, que deram início à teoria dos grafos, podemos destacar alguns dos principais avanços significativos que foram se delineando ao longo dos dois séculos seguintes; contribuições que foram fundamentalmente importantes para o entendimento das características das redes complexas, as quais se seguem a partir do trabalho de dois matemáticos húngaros, Paul Erdős e Alfréd Rényi (1959). Segundo BARABÁSI (2003), estes dois matemáticos que buscaram responder à questão de como as redes são formadas, conduziram através dos seus estudos ao desenvolvimento dos modelos teóricos de redes aleatórias. Através de uma modelagem matemática para mapeamento das redes, na qual os nodos e arestas assumem valores associados entre si, eles comprovaram que em redes complexas com relacionamentos randômicos a maioria dos nodos possui um número similar de conexões. Como veremos este modelo fundamental permitiu o avanço para a construção de modelos posteriores que resultaram nas descobertas de outros modelos gerais de padrões topológicos de rede, os quais foram responsáveis pela elucidação das propriedades evidenciadas em fenômenos naturais que não eram passíveis de serem ajustadas ao modelo de redes aleatória.

Erdős e Rényi (1959, 1960) propuseram a geração de um modelo de rede que foi concebido a partir de ligações estabelecidas de maneira aleatória entre seus nós; ou seja, todos os nós da rede possuíam a mesma probabilidade de estabelecerem relações uns com os outros. Este modelo originava tipos de redes que foram denominadas de randômicas ou aleatórias e possuíam a característica particular de apresentar um diâmetro pequeno com baixo coeficiente de aglomeração. Em redes complexas, com relacionamentos randômicos, a maioria dos nodos tem número similar de conexões. De modo que podemos dizer que estas redes mais simples estabelecem “máximas aleatórias” sob a restrição de que a conectividade média dos seus nodos é relativamente fixa. Por máximas aleatórias entende-se que são redes para as quais a entropia é sempre maximizada.

No entanto, a maioria das características interessantes das redes do mundo real e que têm, de fato, atraído a atenção dos pesquisadores nos últimos anos concerne à preocupação relativa ao modo através do qual as mesmas não se configuram enquanto grafos aleatórios. As redes reais por não serem aleatórias revelam através dos seus aspectos estatísticos e topológicos das propriedades organizacionais dos mecanismos reguladores que estariam orientando a não aleatoriedade dos padrões exibidos; de modo que se torna possível explorar a estrutura das redes complexas concebidas através de sistemas complexos reais para atingir diversos objetivos específicos de análise.

No que se refere às análises de uma rede conceitual concebida a partir de um dado conteúdo textual, o mecanismo regulador que garante que este conteúdo não se configure em uma rede aleatória é o próprio exercício de

estruturação do sentido efetivado pelo autor durante a sua escrita. As palavras durante a elaboração de um texto não se organizam (conectam-se umas às outras) de maneira aleatória, mas respeitando regularidades concernentes a estruturação semântica que as conduz. Para que um dado conteúdo textual configure uma rede aleatória, ele teria que ser também aleatoriamente escrito, um método possível seria: se pegássemos um dicionário e recortássemos todos os termos que aparecem com seus significados descritos, dobrássemos e colocássemos em um globo lotérico, e depois fossemos reescrevendo frases avulsas respeitando a ordem em que os termos forem sendo sorteados. Em uma rede como esta não existe nenhuma ordem restritiva que impossibilite, por exemplo, que o termo "dromedário" apareça conectado com "poliglótismo", ainda que não exista nenhum sentido semântico que justifique tal conexão. Todavia, quando para uma das redes conceituais da nossa pesquisa dissermos algo do tipo: "na rede ego de "plasticity" do livro "X", encontramos uma forte conectividade entre os termos "constraint" e "modularity", além de que exibem altos valores de intermediação...", estaremos diante de um quadro de relações que obedecem a regularidades concernentes a uma estruturação de sentido proposta através da abordagem conceitual do autor; e logo um objeto passível de ser analisado e fornecer interpretações consistentes a respeito das regularidades exibidas. E para tal, poderemos nos valer de uma gama de métricas e parâmetros estatísticos para orientar nossas interpretações.

2.5.2 As Redes de Pequeno Mundo

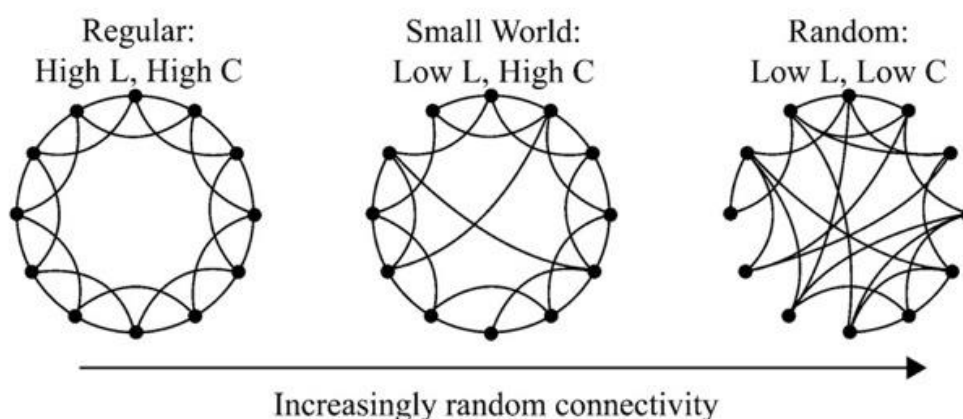
Em 1967, Stanley Milgram, psicólogo, promoveu uma experiência que permitiu a formulação de um conceito fundamental que foi posteriormente denominado por Guare (1990) de "*Six Degrees of Separation*". O experimento consistia em demonstrar que existe uma probabilidade alta de que pessoas desconhecidas, ainda que em localidades distantes, poderiam estar conectadas entre si através de um número pequeno de amigos em comum. Para testar a referida hipótese, diversos colaboradores selecionados através do envio aleatório de correspondências aos seus endereços, nas cidades de Wichita no estado do Kansas e em Omaha no estado do Nebraska, foram solicitados para reenviar as cartas que receberam para dois destinatários específicos que se comprometeram anteriormente a colaborar com o experimento. As cartas continham o pedido de que eles reenviassem as correspondências para conhecidos deles que pudessem fazê-las, de modo indireto, chegar aos dois destinatários alvos – sendo que estes sujeitos do ponto de vista social eram relativamente anônimos e residiam em localidades distantes; um residia em Cambridge e era a esposa de um estudante de psicologia; e o segundo era um corretor da bolsa de valores que trabalhava em Boston e morava em Sharon no estado de Massachusetts. As cartas recebidas continham também uma explicação concernente aos objetivos da pesquisa, além do nome, endereço e uma fotografia da pessoa que deveria ser alcançada. Contudo, o experimento deveria proceder estritamente sob a condição/regra de que as cartas deveriam

ser enviadas indiretamente ao destinatário desejado através de outra pessoa conhecida do remetente que pudesse conhecê-lo. Ao fim do experimento, Milgram descobriu que as cartas chegavam ao destino passando em média por seis pessoas intermediárias.

É possível notar que uma generalização forte destes resultados conduz a perspectiva de que as redes sociais que se estabelecem através do relacionamento entre pessoas das diferentes partes do planeta configuram uma estrutura de uma rede complexa muito particular, na qual os bilhões de sujeitos contidos nesta rede mundial de relacionamentos estariam separando entre si por um número bem pequeno de relacionamentos intermediários. Desta forma, apesar das grandes distâncias geográficas, o mundo do ponto de vista das relações de conectividade entre os indivíduos seria um “mundo pequeno”. Tal qual a corrente expressão que utilizamos quando ao conhecermos alguém e descobrimos que esta pessoa também é conhecida de outro conhecido nosso, então dizemos – “mas que mundo pequeno”.

Ainda no fim do século passado, Steven Strogatz e Duncan Watts (1998) desenvolvem um modelo de geração de redes de mundo pequeno (*small-world model*) buscando fornecer explicações matemáticas concernentes ao fenômeno inicialmente observado nos experimentos de Stanley Milgram. Este modelo irá descrever um padrão topológico geral de rede que será capaz de explicar tanto a estrutura como o comportamento de muitos sistemas complexos reais. O modelo desenvolvido consistia na obtenção de redes de mundo pequeno através da desorganização parcial de redes que eram, em condições iniciais, perfeitamente regulares, deste modo apenas um pequeno número de ligações era rearranjado dando origem a uma estrutura topológica com propriedades bastante específicas. Através do referido modelo Strogatz e Watts demostram que as redes de pequeno mundo apresentam caracteristicamente um pequeno diâmetro (L), elevado coeficiente de agrupamento (C) e uma distribuição de graus que descreve uma curva normal. Contudo, se o procedimento de rearranjo aleatório dos nós fosse prolongado excessivamente acarretaria uma desestruturação das redes de mundo pequeno que seriam transformadas em redes aleatórias; o que comprova que a estrutura topológica de redes de pequeno mundo é intermediária entre redes regulares e as redes aleatórias, como é possível verificar na esquematização trazida na *Figura 17*:

Figura 17: Diagrama ilustrativo do modelo de Watts demonstrado que as redes de mundo-pequeno ocorrem a meio caminho do processo de aleatorização de redes regulares.



Fonte: Watts, 1999, p. 68.

Interessante salientar que a referida perspectiva para um padrão organizacional de um sistema complexo que se situa intermediariamente estruturado entre o aleatório e o regular é fidedignamente coerente com a perspectiva trazida por Henri Atlan (médico e biólogo francês contemporâneo) a respeito da complexidade organizacional dos sistemas vivos. Tendo fundamentado as suas pesquisas em conceitos de auto-organização, ruído e hipercomplexidade, nos explica que os sistemas vivos em suas dinâmicas de auto-organização não seriam qualquer outra coisa senão a própria criação de ordem a partir da desordem. Em seu livro, *Entre o Cristal e a Fumaça*, Atlan (1979) sustenta a concepção de que seres vivos não são nem rígidos e regulares como os cristais, tampouco evanescentes e transitórios como a fumaça.

Para o estudo das redes complexas em nossa contemporaneidade, o modelo de redes de mundo pequeno não é apenas uma referência explicativa para o experimento de Stanley Milgram e para auto-organização dos sistemas vivos referidos anteriormente, nos últimos anos diversos estudos têm demonstrado que a maioria das redes do mundo real segue um padrão de mundo pequeno, dentre muitas outras: redes metabólicas, Jeong et al. (2000); redes sociais por Watts, J. D., Strogatz, S. H, (1998); redes de co-autores de artigos por Barabasi (2002); a World Wide Web (www) por Adamic, A. L., Huberman, B. A., (1999); a Internet por Yook, S., Jeong, H., Barabasi, A. L., (2002); rede de contatos sexuais e de epidemiologia de propagação de doenças sexualmente transmissíveis por Liljeros et al., (2001); as redes de comunidades online por Ganley e Lampe (2009); e também como foco principal da nossa pesquisa as redes conceituais, Caldeira (2006) e Fadigas et al. (2009). Do ponto de vista das redes conceituais, dizer que elas configuram uma estrutura topológica de mundo pequeno significa que as palavras da rede estão, em termos de comprimento geodésico (caminho para se chegar de um ponto a outro da rede), muito próximas umas das outras. Tal qual expresso através do coeficiente de

aglomeração médio característicos de redes de pequeno mundo, em redes conceituais existe uma maior probabilidade de que dois conceitos que se conectam com outro mesmo conceito, estejam também conectados entre si.

Outra peculiar utilização também muito corrente em nossa atualidade do modelo de redes de mundo pequeno se deu através da sua aplicação para a estruturação das múltiplas ferramentas virtuais disponíveis na internet para o uso em celulares e computadores; tendência que tem sido cada vez mais explorada. Inicialmente, tivemos o software Orkut que ofereceu as primeiras pistas para o desenvolvimento da análise que se tornaria paradigmática entre as redes sociais virtuais. O software foi desenvolvido por Orkut Buyukokkten, ex-aluno da Universidade de Stanford e lançado pelo Google em janeiro de 2004. Na última década o sucesso do projeto inspirou o surgimento de diversas outras ferramentas similares, todas fundadas no modelo de redes de pequeno mundo, tais como: o Skype, o FaceBook, LinkedIn, Whatsapp, Stagram, Hashtag; e também como afirma Recuero (2003) toda uma série de Webblogs, Fotologs, Webrings e demais Comunidades Virtuais em geral.

2.6 Proposta metodológica de pesquisa sobre redes semânticas em livros de evo-devo (materiais e métodos).

Nesta seção, apresentaremos uma descrição detalhada das etapas do estudo, tratando do modo como foi estabelecido o *corpus* de análise; dos processos de tratamento dos textos; da seleção e validação dos termos (conceitos de interesse) que foram adotados como indicadores-chave em nossa pesquisa e do tratamento destes na confecção das redes; dos recursos utilizados neste trabalho; e dos parâmetros de análise utilizados na interpretação das redes.

2.6.1 Corpus de análise

O nosso *corpus* de análise é composto de 9 (nove) obras selecionadas a partir de uma lista dos livros mais relevantes no campo da evo-devo, realizada por Wallace Arthur, renomado pesquisador desse campo, em seu livro *Evolution: A Developmental Approach* (2011). Todavia, por questões de exequibilidade no que se refere à possibilidade de realizar uma análise da totalidade do extenso conjunto de obras sugeridas, optamos por restringir o nosso *corpus* de análise aos livros listados que haviam sido publicados a partir do ano 2000.

Este primeiro recorte levou a um *corpus* de 13 (treze) livros, do qual foram excluídos mais 4 (quatro) livros: 1) Laubichler e Maienschein (2007), por trazer uma abordagem histórica da disciplina, diferenciando-se bastante dos demais livros técnicos analisados, que se debruçam sobre os fenômenos e processos envolvidos na evolução do desenvolvimento; 2) três outros livros, Amundson (2005), Hall & Olson (2003) e Minelli (2008), por se tratarem de compilações de textos ou verbetes de diversos autores, não se configurando, pois, como livros com um discurso único e verdadeiramente integrado.

Segue abaixo a lista final de livros que foram incluídos no *corpus* de análise:

- 1 Arthur W. Biased Embryos and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press; 2004.
- 2 Arthur, W. Evolution: A Developmental Approach. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011.
- 3 Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. Oxford: Blackwell, 2005
- 4 Gilbert, S. F.; Epel, D. Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. 2009.
- 5 Minelli A. The development of animal form. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.
- 6 Minelli, A. Forms of Becoming. The Evolutionary Biology of Development. Princeton and Oxford: Princeton University Press. 2009.
- 7 Scott Robert, J. (2004), Embryology, Epigenesis, and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- 8 West Eberhard, M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- 9 Wilkins, A.S. (2002). The Evolution of Developmental Pathways. BioScience.

2.6.2 Seleção e validação dos termos usados como indicadores

As redes conceituais foram utilizadas nesse trabalho como um instrumento computacional capaz de evidenciar as presenças, ausências, frequências, co-ocorrências, intermediações integrativas entre comunidades de conceitos. Espera-se, assim, que elas forneçam um panorama da estruturação das relações entre conceitos alinhados a abordagens internalistas ou externalistas das explicações desenvolvimentais e evolutivas presentes nos livros. Para isso, foi preciso gerar as redes para a análise a partir de conceitos específicos, que indiquem posições internalistas e/ou externalistas, investigando, então, as relações entre eles e os demais conceitos presentes nos livros. Estes conceitos foram identificados com base em termos-chave que constituem os indicadores em nossa pesquisa, inicialmente identificados com base na literatura e, em seguida, validados por especialistas dos campos da biologia evolutiva, evo-devo, biologia do comportamento e filosofia da biologia. Inicialmente contatamos 15 (quinze) pesquisadores, entre os quais tivemos a colaboração dos seguintes na validação: Emilio Lanna (Universidade Federal da Bahia, Brasil); Eugenio Andrade (Universidad Nacional, Colombia); Federico Brown (Universidade de São Paulo, Brasil); Gustavo Caponi (Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil); Hilton Japiassu (Universidade Federal da Bahia, Brasil); Philippe Huneman (Institut d'Histoire et de Philosophie des

Sciences et des Techniques, CNRS/Université Paris 1 Sorbonne, França) e Stuart Newman (New York Medical College, Estados Unidos).

Para o processo de validação, fornecemos aos pesquisadores uma explicação sucinta do projeto e uma lista inicial de indicadores de posições internalistas e externalistas, pedindo-lhes que avaliassem se os termos apresentados eram, de fato, bons indicadores para identificar essas posições. Segue abaixo a lista inicial de termos sugeridos para a validação e suas relações com as diferentes abordagens:

- 1) TERMOS QUE INDICAM ABORDAGEM INTERNALISTA – “Developmental repatterning”, “Developmental reprogramming”, “Developmental drive”, “Constraint “Gene Hox”, “Structuralism”, “Internal factors”, “Internal selection”, “evolvability”, “Modularity”, “Heterochrony”, “Heterotopy”, “heterometry”, “heterotypy”.
- 2) TERMOS QUE INDICAM ABORDAGEM EXTERNALISTA – “Selection”, “Natural selection”, “adaptation”, “external selection”, “selective pressure”, “Functionalism”, “Function”, “External factors”, “Externalism”, “Selective pattern”, “Adaptive radiation”.
- 3) TERMOS QUE PODEM INDICAR RELAÇÃO ENTRE AS ABORDAGENS – “Eco-evo-devo”.

As solicitações específicas feitas aos especialistas foram as seguintes:

1. Diga-nos se concorda com a correspondência proposta entre os termos e as abordagens (internalista, externalista, ambas).
2. Você poderia sugerir termos adicionais indicando uma abordagem internalista?
3. Você poderia sugerir termos adicionais indicando uma abordagem externalista?
4. Você poderia sugerir termos adicionais indicando uma relação entre abordagens internalistas e externalistas?
5. Você poderia sugerir a eliminação de qualquer um dos termos listados?

Em relação ao acréscimo e eliminação de indicadores, não obtivemos qualquer sugestão que fosse consensualmente partilhada. De um ponto de vista geral, todos os especialistas concordaram que se tratava de uma lista extensa e que contemplava significativamente o universo de indicadores adequados para a análise pretendida. Os maiores debates se deram em relação à disposição dos termos dentro das duas primeiras categorias adotadas, correspondentes respectivamente às abordagens internalista e externalista. Os termos “Evo-Devo”; “Plasticity”; “Evolvability”; “Modularity”; “Homology”; e “Gene” foram

referidos pelos especialistas ora como podendo ser mais adequado posicioná-los na categoria oposta; ora como possuindo a sua classificação dependente do contexto específico da abordagem efetivada; ora como indicadores de relações entre abordagens internalistas e externalistas. Diante disso, optamos por deslocar esses/ termos para a terceira categoria, como indicadores de relações entre abordagens internalistas e externalistas.

Segue abaixo a lista final de termos resultante da validação e suas relações com as diferentes abordagens:

- 1) TERMOS QUE INDICAM ABORDAGEM INTERNALISTA – “Constraint”; “Gene-Hox”; “Internal”; “Developmental-Repatterning”; “Developmental-Reprogramming”; “Developmental-Drive”; “Structuralism”; “Heterochrony”; “Heterotopy”; “Heterometry”; e “Heterotypy”.
- 2) TERMOS QUE INDICAM ABORDAGEM EXTERNALISTA – “Selection”; “Adaptation”; “Drift”; “Function”; “External”; “Selective-Pressure”; “Functionalism”; “Externalism”; “Selective-Pattern”; “Adaptive-Radiation”; e “Speciation”.
- 3) TERMOS QUE PODEM INDICAR RELAÇÃO ENTRE AS ABORDAGENS – “Eco-Evo-Devo”; “Evo-Devo”; “Plasticity”; “Evolvability”; “Modularity”; “Homology”; e “Gene”.

2.6.3 O pré-tratamento dos livros

A etapa de pré-tratamento dos textos analisados corresponde a um conjunto de alterações realizadas nos mesmos, em parte manualmente em parte através de recursos automatizados, com o intuito de: evitar ruídos indesejáveis nos resultados; formatar adequações necessárias para o processamento destes conteúdos pelo programa utilizado para geração das redes; e também otimizá-los com base nos nossos objetivos de investigação.

Primeiramente, os livros impressos foram escaneados para o formato PDF (*.pdf), alguns livros já foram localizados em (*.pdf) não sendo necessário escaneamento. Subsequentemente, foram todos os arquivos dos livros convertidos para o formato (*.txt). O *software* usado para a realização desta tarefa foi o ABBYY FineReader 11®. Este programa também permitiu a retirada manual de capa, índice, glossário, prefácio, sumário, informações editoriais, páginas de separação de capítulos, paginação, figuras e tabelas, com suas respectivas legendas, fórmulas matemáticas, referências e indicações de leituras complementares. Em seguida, através da utilização do software OCR, incorporado no ABBYY Fine Reader 11®, foram montadas as pastas de arquivos dos livros em formato (*.txt), os quais subsequentemente sofreram ajustes de formatação através do processador de textos Word 2013®.

No Word 2013®, foi feita uma recomposição estrutural da formatação dos textos, adicionando-se manualmente pontos finais ao fim de todos os títulos e subtítulos presentes, uma vez que a unidade de leitura na composição das redes é delimitada de ponto a ponto ao longo do texto. A colocação de pontos impede, assim, que os títulos e subtítulos se fundam com o primeiro período dos parágrafos subsequentes. Torna-se também necessário realizar a normalização dos separadores através da eliminação manual dos espaços excessivos de tabulações, tornando o texto corrido sem espaçamentos irregulares. Esse procedimento minimiza os erros de reconhecimento e captura das sentenças pelos executáveis utilizados no processamento dos textos. Para facilitar a visualização e correção dos espaçamentos ativamos a opção “mostrar caracteres não imprimíveis”, que destaca a marcação dos separadores (§) no Word 2013®. Ao fim desta primeira etapa de pré-tratamento, foram retirados por meio das ferramentas contidas nas opções especiais do recurso “localizar/substituir” do Word 2013® alguns elementos indesejáveis para a análise, tais como nomes próprios, números, datas, e-mails e símbolos gráficos não gramaticais presentes no texto.

2.6.4 Filtragem Automática dos Textos

Em seguida, os textos analisados neste trabalho foram tratados através de um processo de filtragem automática que contemplou duas etapas complementares: primeira, termos gramaticais sem significação intrínseca e com menor peso de conteúdo foram eliminados (como por exemplo artigos e preposições); segundo, as palavras restantes, conceitualmente significativas para nosso estudo, foram convertidas para a sua forma canônica, eliminando-se qualquer variação de número, gênero ou flexão do tempo.

Durante o processo de filtragem automática, foi utilizada uma série de programas oriundos do pacote UNITEX (UNITEX, 2002) e das suas modificações decorrentes dos trabalhos de Caldeira (2005) e Teixeira (2007). O Unitex é um *software* livre que foi desenvolvido inicialmente pelo grupo de pesquisas em linguística computacional do Institut d'Électronique et d'Informatique Gaspard-Monge (IGMFrance), na França, e, atualmente, conta com o apoio internacional da REDE RELEX (uma associação de Laboratórios de Estudos Linguísticos que desenvolve estudos em diversos idiomas). O UNITEX contém diversos recursos embutidos, tais como: *Alphabet* e *Alphabet_short*, *Convert*, *Dela*, *Fst2txt*, *Normalize*, *Sentence*, *system_dic* e *Tokenize*; correspondendo à um pacote de dicionários eletrônicos, gramáticas e tábuas léxico-gramaticais que possibilitam a avaliação em níveis morfológicos e sintáticos de diversos sistemas linguísticos. De modo suplementar, contamos com as modificações destes executáveis que foram implementas por Caldeira (2005) e Teixeira (2007), que os tornaram mais apropriados para o uso no tratamento de redes de palavras, dissolvendo ambiguidades, eliminando palavras gramaticais e realizando a canonização inflexiva dos termos. Ou seja, além dos 9 (nove)

arquivos e aplicativos provenientes diretamente do UNITEX, citados acima, utilizamos também o *Ambisin* resultante dos trabalhos acima referidos.

O programa *Ambisin* adota como parâmetro o arquivo *Ambisin.gra*, responsável por identificar as classes gramaticais que devem ser eliminadas e que são abreviadamente etiquetadas segundo convenção correspondente às suas classificações gramaticais (PRO, DET, PREP, ABREV, INTJ e CONJ). Subsequentemente, o texto é processado pelo arquivo de filtragem *Ambisin_e.can*, que exclui as palavras reconhecidas por suas etiquetas, visto que *Ambisin_e.can* é um arquivo editável e foi configurado para eliminar os signos que não trazem carga semântica intrínseca, tal qual discutiremos sob os parâmetros da nossa seleção lexical preferencial. Ao final, na lista resultante de arquivos em formato (*.dlf.txt) permanecem somente as unidades lexicais que interessam para compor as sub-redes dos conceitos usadas em nosso trabalho.

A seleção lexical preferencial é fundada na perspectiva de que nem todas as palavras são necessárias para capturar a estrutura conceitual das temáticas abordadas pelos livros. O processo seletivo que conduziu à exclusão de vocábulos determinados foi realizado com base na distinção entre “palavra gramatical” e “palavra lexical” (David Crystal, 1985; Martins, 2003). As palavras gramaticais, denominadas também palavras-instrumento, palavras-formas, palavras vazias, instrumentos gramaticais ou ainda “não palavras”, possuem, segundo as regras gramaticais, a função específica de garantir a concordância das estruturas morfológicas dos enunciados. Contudo, são desprovidas de sentido próprio e têm apenas um papel organizacional na construção das sentenças frasais. Tratam-se de preposições, pronomes, artigos, numerais, advérbios, conjunções e interjeições, os quais não se referem semanticamente a fenômenos ou objetos do mundo real; ou seja, possuem sua existência meramente restrita às condicionalidades intralinguísticas. Entretanto, ainda que elas sejam muito menos diversas em relação às palavras lexicais, são empregadas com altíssima frequência durante a elaboração dos enunciados. Por serem desprovidas de significado intrínseco e se repetirem com alta frequência, elas foram excluídas dos textos, para que pudéssemos focar nas relações e nos significados das palavras lexicais. Como argumenta Caldeira (2007), “*conservar as palavras gramaticais no tratamento dos textos impediria a visualização das noções conceituais, sobrepondo-se às palavras ditas com significação as mesmas iriam borrar o foco das investigações desejadas*”.

Em condição diametralmente oposta, as palavras lexicais, também denominadas nocionais, reais, plenas ou lexicográficas, se referem semanticamente a fenômenos, objetos do mundo real ou podem também ter significados abstratos. Como compreendem as palavras que se referem aos seres, ações, qualidades, processos e mecanismos que fazem parte do mundo físico, biológico, psíquico, científico ou social, estes termos incluem todos os elementos conceituais relevantes para a nossa análise de redes semânticas.

Consequentemente, foram preservadas em nosso tratamento de textos apenas as palavras lexicais, em detrimento às palavras gramaticais. Uma exceção foram os verbos, adjetivos e advérbios que, apesar de serem consideradas palavras lexicais, foram também eliminados, por não corresponderem diretamente aos conceitos científicos que integram nosso foco investigativo. Por exemplo, certos verbos ocorrem com alta frequência nos enunciados, repetindo-se diversas vezes na composição das diferentes sentenças e, em decorrência desta condição, os verbos conectam diferentes cliques na rede, integrando comunidades que seriam conceitualmente desconexas. Os verbos também assumiriam valores de grau e centralidade de intermediação muitas vezes maiores do que os valores obtidos para os conceitos de interesse em nossa pesquisa. Por exemplo, no caso da língua inglesa (empregada nos textos analisados), teríamos os verbos "to be" e "to do" como os termos mais importantes de praticamente todas as redes. Ao invés de elucidar relações teórico-conceituais, isso iria apenas dificultar a análise das mesmas. Os procedimentos metodológicos de exclusão acima referidos têm sido correntemente usados em diversos trabalhos que analisam redes semânticas, a exemplo de Biderman (2001), Caldeira (2007) e Toscano (2014).

2.6.5 Incidência-Fidelidade como parâmetro de filtragem

Utilizamos também os executáveis "*faz*" e "*fazTudo*", que permitiram a automatização sequencial da passagem de arquivos através dos diversos programas internos do pacote. Estes executáveis trazem embutidos dois outros programas de código livre, *NetAll* e *FF*, desenvolvidos durante os trabalhos de Caldeira (2005), Teixeira (2007) e Aguiar (2011), que possibilitam que, ao fim desta primeira etapa do tratamento automático do texto, seja possível determinar a frequência de pares de palavras no mesmo enunciado, identificado pelo uso de ponto e o índice Incidência-Fidelidade das conexões entre as mesmas. Os valores computados são organizados em arquivo de saída com a extensão (*.freq), que podem ser abertos como tabela estruturada no Excel® em etapa subsequente da análise.

Segundo Cunha; Miranda; Pereira (2015), o índice incidência-fidelidade (IF) foi desenvolvido colaborativamente através dos progressos advindos dos trabalhos de Aguiar (2009) e Teixeira et al. (2010), os quais tiveram como base dois outros índices previamente propostos: o de Incidência (I), desenvolvido através do trabalho de Nelson et al. (1998), o qual realiza o cálculo das probabilidades de ocorrência para cada par de palavras presentes nas sentenças de um texto; e o de Fidelidade (F), proposto por Teixeira et al. (2007), que realiza o cálculo da probabilidade de que um par específico de palavras ocorra em uma mesma sentença em relação ao conjunto de sentenças em que ao menos uma destas palavras esteja presente. Deste modo, a Incidência-Fidelidade $IF_{(\Psi, \Omega)}$, para um par de palavras (Ψ, Ω) , é obtida através do produto

dos índices anteriormente referidos $F_{(\Psi,\Omega)}$ e $I_{(\Psi,\Omega)}$, ou seja, Incidência do par (Ψ, Ω) X Fidelidade do par (Ψ, Ω) , como na equação abaixo.

$$IF_{(\Psi,\Omega)} = I_{(\Psi,\Omega)} \cdot F_{(\Psi,\Omega)} = \frac{S_p}{N_s} \times \frac{S_p}{S_\Psi + S_\Omega - S_p} = \frac{(S_p)^2}{N_s(S_\Psi + S_\Omega - S_p)}$$

Onde N_s representa o número absoluto de sentenças do texto; considerando-se $S_i = |C_i|$ como sendo o número de elementos C_i (também dito sua cardinalidade), e sendo C_i o subconjunto que representa o total de sentenças em que uma determinada palavra i faz parte. Os termos Ψ e Ω correspondem a um par de palavras arbitrariamente selecionadas, logo, C_Ψ denota o conjunto formado pelas sentenças em que a palavra Ψ ocorre e C_Ω o conjunto formado pelas sentenças em que a palavra Ω ocorre. Por fim, $S_p = C_\Psi \cap C_\Omega$ corresponde ao conjunto formado pelas sentenças em que ocorreu o referido par de palavras (Ψ, Ω) na rede.

Contudo, é possível notar que N_s (número absoluto de sentenças do texto), ao compor o denominador da equação acima, implica que os valores do índice de Incidência-Fidelidade sejam dependentes do tamanho do texto. Numa perspectiva de análise comparativa entre textos com diferenças de tamanho muito significativas, esta condição poderia comprometer a eficiência do índice. Para resolver esta restrição, de modo a minimizar o efeito do número de sentenças de diferentes textos, Aguiar (2009) propôs um ajuste realizado através da normalização do referido índice, como pode ser visto na equação abaixo.

$$IF_{N(\Psi,\Omega)} = (I_N) \times (F_N) = \frac{I_{(\Psi,\Omega)} - I_{Min}}{I_{Max} - I_{Min}} \times \frac{F_{(\Psi,\Omega)} - F_{Min}}{I_{Max} - I_{Min}}$$

onde I_{Max} e I_{Min} representam, respectivamente, o maior e o menor valor de incidência presentes em um texto; e F_{Max} e F_{Min} , respectivamente o maior e o menor valor de fidelidade encontrado no mesmo.

O índice Incidência-Fidelidade foi utilizado em nosso trabalho como parâmetro de filtragem para eliminar o excesso de ruído informacional decorrente de pares de palavras que não possuíam elevada incidência e fidelidade dentro dos textos. Ou seja, ele permitiu que todas as conexões muito fracas fossem removidas. Assim, foi possível capturar nas redes geradas uma topologia relacional entre os conceitos que foi fundamentalmente estruturada com base nas relações de força conectiva entre os mesmos, aumentando a robustez das nossas interpretações.

As purificações realizadas com base no índice Incidência-Fidelidade foram empregadas em dois diferentes momentos deste trabalho:

1) uma primeira aplicação geral foi realizada para todos os arquivos de texto, na qual todos os pares de palavras que obtiveram o valor 0 (zero) de Incidência-

Fidelidade foram removidos. Para tal procedimento, após o tratamento automático realizado pelo UNITEX, o lote de arquivos *faz.bat* executa os cálculos dos vários valores de Incidência-Fidelidade dos pares de termos e salva os resultados em uma pasta de arquivo de saída com extensão (* .freq), que são abertos como tabela estruturada no Excel®. Após terem sido abertas as tabelas, as linhas são organizadas segundo uma ordem decrescente em relação aos índices (IF) dos pares. São então selecionados e excluídos todos os pares de palavras com valor 0 (zero). Também altera-se no título da coluna da tabela o (IF) por (weight) e deste modo, determinando como parâmetro de leitura para estruturação das redes que os valores dos (IF) serão adotados como peso das arestas. Ao concluirmos esta etapa, aos arquivos são salvos em formato (* .CSV) e estão prontos para a importação pelo programa de geração e visualização de redes, *Gephi*.

2) Uma segunda aplicação foi feita após a obtenção das redes, apenas para uma pequena minoria destas, as quais mesmo após os procedimentos de filtragem anteriormente descritos ainda apresentavam um número muito elevado de vértices em comparação as demais redes de um mesmo livro. Aplicamos, então, de modo suplementar um valor de Incidência-Fidelidade-Limite (IFL), que determinou um ponto de corte para a definição do que denominamos “rede crítica”, na qual os pares de palavras com IF mais baixos do que um valor limite (IFL) foram também excluídos. Estas redes com maiores números de vértices foram identificadas através da distribuição dos números de vértices das redes em cada livro em um histograma, o que permitiu visualizar comparativamente as redes, selecionando aquelas que deveriam sofrer filtragem adicional. No caso específico destas redes, adotamos um (IFL) de 10^{-3} ; ou seja, do filtro geral de (IF) = 0 (zero) realizamos um aumento para $< 0,001$, não de modo arbitrário, mas com base na determinação do (IFL), como discutiremos a seguir.

O desenvolvimento dos índices (IFL) de purificação através da determinação das redes críticas tem sua fundamentação em estudos sobre os mecanismos inerentes à linguagem humana, sendo testada primeiramente pelos próprios elaboradores do índice (IF), em trabalhos que envolveram tanto os discursos orais de estudantes universitários (Teixeira et al., 2010), quanto os discursos escritos de autores de romances (Aguilar, 2009). Posteriormente, os índices foram mais uma vez usados por Cunha; Miranda; e Pereira (2015) num trabalho com redes semânticas de títulos de artigos (RST), onde utilizaram as duas referidas abordagens para (IFL).

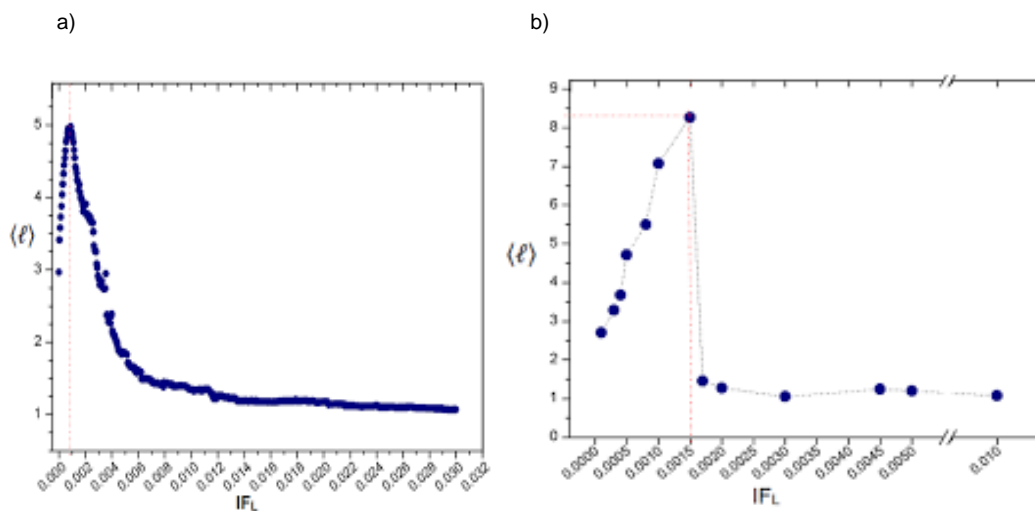
Para encontrar o valor de (IFL), optou-se por correlacioná-lo aos valores correspondentes do caminho mínimo médio (ℓ) das redes. Foi verificado, então, o comportamento dos valores de (ℓ) à medida que se aumentava o valor de (IFL). Em todos os trabalhos acima referidos, foi encontrado repetidamente o mesmo padrão de comportamento: à medida que se aumenta o valor de (IF), o valor de (ℓ) aumenta até o momento em que atinge um valor máximo e, a partir deste

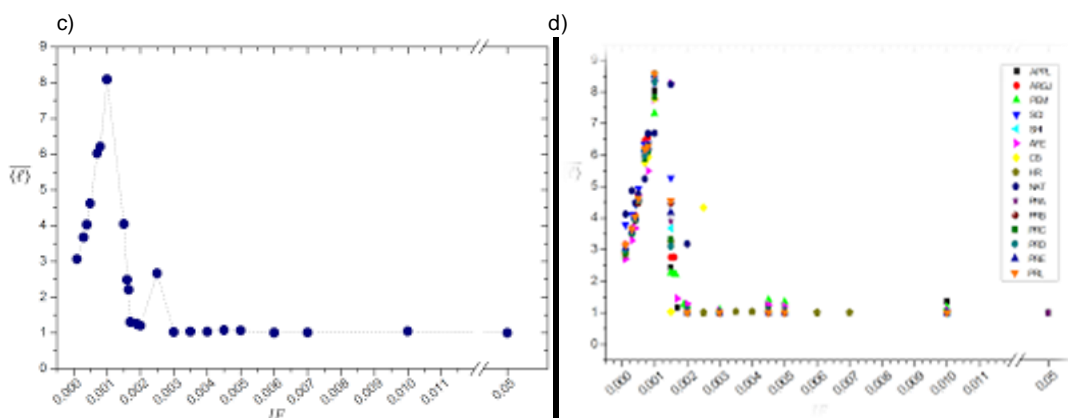
ponto, observa-se uma queda abrupta, com os valores sendo bruscamente reduzidos para médias muito inferiores. Consequentemente, podemos concluir que o índice (IF) atua como um filtro que “purifica” a rede à medida que seu valor aumenta até um determinado ponto crítico.

Este ponto crítico é explicado através da perda de atalhos entre os vértices se estabelece em torno de um (IFL) que corresponde a um $FI \cong 10^{-3}$. Ou seja, inicialmente, o valor de $\langle \ell \rangle$ aumenta até um valor máximo de $FI \cong 10^{-3}$ e, a partir deste ponto, qualquer pequeno incremento no valor de (IF) promove a quebra da rede em sub-redes menores. Segundo Cunha; Miranda; e Pereira (2015) aplicação do (IFL) como índice de filtragem garante um parâmetro de purificação e preservação das redes, permitindo atingir-se um estado de maior clareza nas redes, no qual podemos dispor apenas das informações relevantes, relativas a vértices que permanecem muito bem conectados em uma estrutura robusta, a qual merece ser investigada de um ponto de vista topológico.

A *Figura 18* mostra os referidos resultados atestados: em (a) Caminho mínimo médio em função do índice IFL (proposto por Teixeira et al. 2010) da rede de títulos da revista AFE, com 370 títulos; (b) Caminho mínimo médio em função de IFL (proposto por Aguiar 2009) da rede de títulos da revista Science, com 11798 títulos. Em (c) e (d) apresentamos os resultados do trabalho de Cunha; Miranda; e Pereira (2015) que analisaram de modo comparativo os índices de IFL tal qual proposto por Teixeira et al. (2010) e por Aguiar (2009), temos assim: em (c) Caminho mínimo médio em função do índice IFL (proposto por Teixeira et al. 2010) da rede de títulos da revista AFE, com 370 títulos; e em (d) Caminho mínimo médio em função de IFL (proposto por Aguiar 2009) da rede de títulos da revista Science, com 11798 títulos.

Figura 18: Resultados obtidos para o Caminho mínimo médio em função de IFL em trabalhos de referência





Valores de $\langle \ell \rangle$ em função de IFL

Fontes: Aguiar (2009); Teixeira et al. 2010; Cunha; Miranda; e Pereira (2015).

2.6.6 Construção e Visualização das Redes

Como proposto por Caldeira (2005), as redes conceituais obtidas neste trabalho foram construídas com base no conceito de “sentença” (período frasal), a qual é considerada como a menor unidade significativa dentro de um discurso. Neste sentido, no que concerne à estruturação, as redes conceituais que apresentaremos foram geradas tendo como base dois critérios fundamentais: a) cada sentença que compõe o arquivo de sentenças em um texto forma um “*clique*”, sendo que cada palavra corresponde a um vértice na rede, e as palavras que estiverem na mesma sentença permanecem conectadas entre si, estabelecendo desta forma as arestas; ou seja, uma aresta existirá entre dois vértices i e j se as palavras representadas por i e j estiverem contidas em uma mesma sentença; b) as palavras que ocorrem concomitantemente em mais de uma sentença conectam os diferentes *cliques*; ou seja, formam um subgrafo maximal cujos vértices se apresentam mutuamente conectados, configurando então uma rede de *cliques*.

Do ponto de vista operacional, utilizamos como recurso tecnológico de geração de redes o software Gephi.

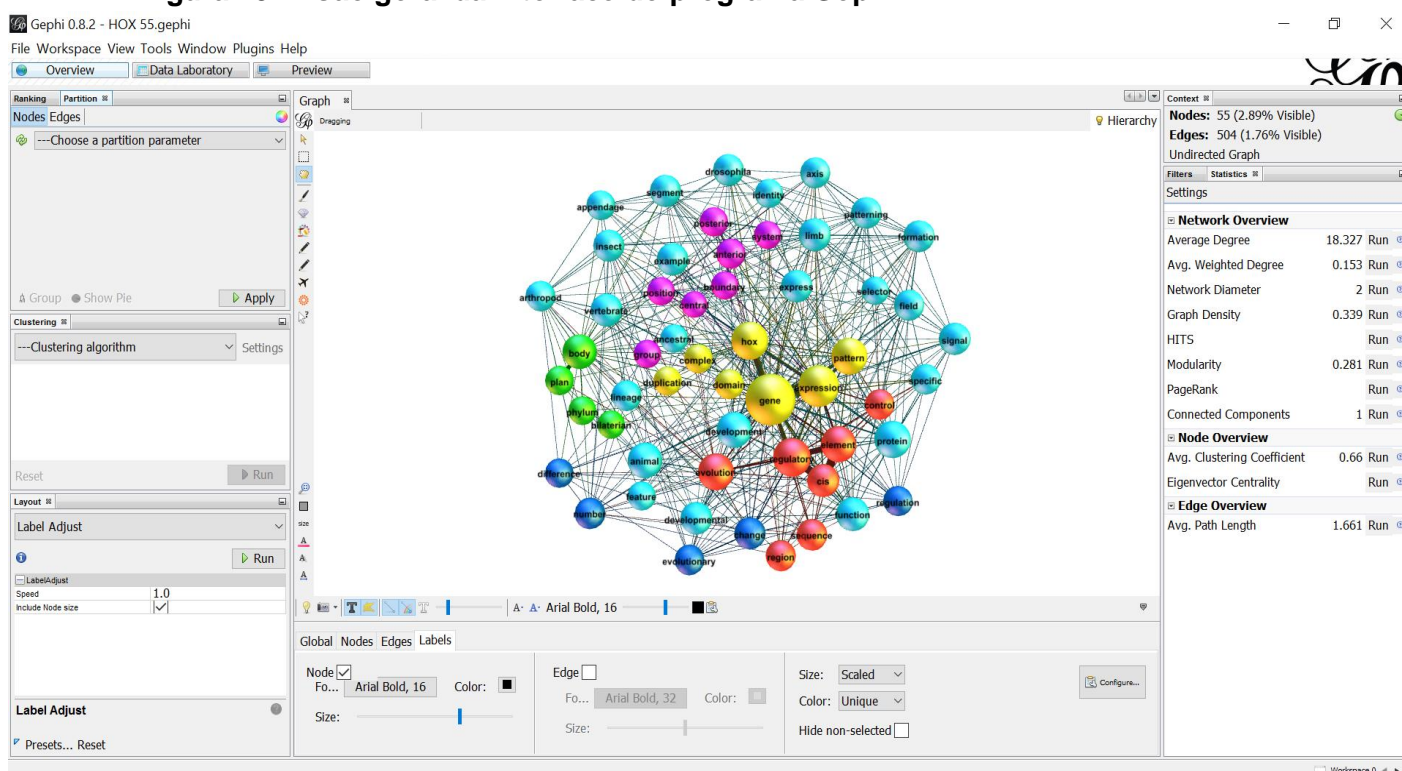
O Gephi fornece uma plataforma de visualização interativa e de exploração de diversos tipos de redes e sistemas complexos dinâmicos e grafos hierárquicos. Através deste software é possível visualizar todos os tipos fundamentais de redes, dirigidas ou não, ponderadas ou não etc. O Gephi é compatível com vários sistemas operacionais, tais como Windows, Linux e Mac OS X, sendo gratuito e de programação livre. Ainda que existam disponíveis outras ferramentas semelhantes, como Cytoscape, Graphviz, Tulip, selecionamos o Gephi para o tratamento das redes devido a algumas facilidades operacionais implementadas pelo software e o seu manuseio simples e intuitivo. Além de suportar vários tipos de redes, traz múltiplos algoritmos de *layout* para a representação das mesmas, oferece diversas opções de filtragem dinâmica e contempla todas as métricas fundamentais de redes utilizadas nesse estudo. Além disso, permite visualização das redes em tempo real, *clusterização* e

representação hierárquica de grafos. As exportações também podem ser feitas em vários formatos, incluindo (* .pdf), (* .png), (* .svg) etc. O programa do ponto de vista da extensibilidade é modular e facilmente extensível através de plug-ins.

O software Gephi (2012) está disponível livremente para ser adquirido em <https://gephi.org/>. Ele apresenta três interfaces principais:

1) A primeira interface, Visão Geral (*Overview*), exibe na mesma janela as principais seções de trabalho para manipulação dos dados: Filtros; Estatísticas; Ferramentas de visualização das redes: Global, Nós, Arestas e Labels; Partição; Ranking; Layout; e Gráfico. Através de indicadores gráficos na representação das redes, apresentam-se também informações básicas da sua topologia, com as diferentes comunidades sendo indicados por cores distintas; a força da conexão entre os vértices, pela espessura das arestas que os conectam; e a frequência dos conceitos, pela relação de proporcionalidade de tamanho entre as esferas que representam os diferentes vértices da rede, como podemos visualizar na *Figura 19*:

Figura 19: Visão geral da interface do programa Gephi.



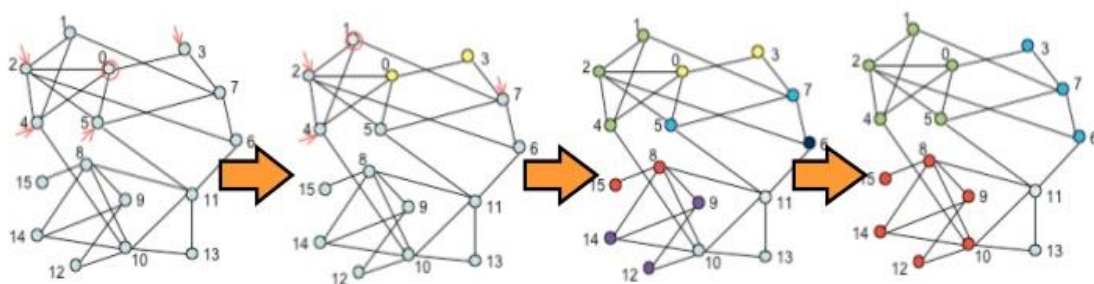
Fonte: elaborado pelo autor - *Print Screen* da Visão geral da interface do programa Gephi.

Nesta interface, encontra-se também um módulo que calcula de modo automático os principais parâmetros da rede. No presente estudo, utilizamos três parâmetros principais: i) centralidade de grau, que permite uma compreensão local das relações dos vértices na topologia das redes; ii) centralidade de intermediação, que permite compreender a importância dos vértices na

intermediação do fluxo de sentido nas redes conceituais, tornando possível interpretar o papel dos conceitos na integração conceitual das diferentes comunidades detectadas através da análise da modularidades das redes; e iii) análise de modularidade, que permite o particionamento dos distintos blocos de conceitos (comunidades). A modularidade foi analisada, nesse estudo, com base na aplicação do algoritmo de detecção de comunidades desenvolvido por Blondel (2008). Esse algoritmo, como discutimos anteriormente, realiza a decomposição da rede em comunidades, as quais se configuram em conjuntos de vértices altamente interconectados. A modularidade mede a densidade de *links* dentro de comunidades (nesta pesquisa definida como “*grupos de conceitos*”), em comparação com as ligações entre as diferentes comunidades obtidas nas redes.

O algoritmo *Multilevel* de Blondel et al. (2008) é bastante similar ao de Clauset, Newman e Moore (2004), mas implementa alguns aprimoramentos para obter uma otimização de modularidade local, de modo que, os vértices são agrupados com vizinhos próximos que mais contribuem para a variação positiva das medidas de modularidade. A *Figura 20* mostra os passos do algoritmo Multilevel, sendo que cada mudança de agrupamento é realizada em duas fases: uma primeira em que a modularidade é otimizada, permitindo que apenas alterações locais das comunidades sejam realizadas; e uma segunda, em que as comunidades encontradas são agregadas para a construção de uma nova rede de comunidades. As passagens são repetidas iterativamente até que nenhum aumento de modularidade seja possível.

Figura 20 Visualização dos passos do algoritmo de Multilevel de Blondel et. al, 2008.



Fonte: Blondel et al. 2008.

No que concerne ao layout de visualização das redes, o software Gephi disponibiliza um pacote de diferentes algoritmos de arranjos topológicos, entre os quais selecionamos o ForçaAtlas2. Este algoritmo configura um arranjo em que os vértices conectados tendem a ser posicionados próximos uns dos outros, nas mesmas regiões do gráfico, o que é muito conveniente para a interpretação das redes, pois os grupos de vértices ficam facilmente identificáveis e as relações entre os grupos, conseqüentemente, se tornam também evidentes. Além disso, o ForçaAtlas2 permite visualizar relações entre vértices que integram

blocos conceituais distintos, os quais embora sejam membros integrantes de uma determinada comunidade também estruturam relações de sentido dentro de outros blocos. Isso facilita a compreensão das relações integrativas entre os conceitos dentro das estruturas topológicas das redes.

Trata-se de um algoritmo de força vectorial implementado pelo software Gephi, tendo sido proposto por Jacomy et al. (2014). O ForçaAtlas2 tem sido bastante usado pela sua contribuição para a interpretação das redes. O objetivo deste algoritmo é produzir uma espacialização legível e elaborar um modelo de representação que possa ser facilmente compreendido pelos diversos utilizadores do programa, experientes ou não. ForçaAtlas2 é um layout de força dirigida que simula o comportamento de sistemas físicos. No caso específico do modelo ForçaAtlas2, os vértices se repelem uns aos outros como os mesmos polos de um ímã, enquanto as forças das arestas os atraem de volta como se fossem molas. Além destas duas forças de repulsão e atração, temos também um efeito gravitacional entre os vértices, onde as suas massas seriam somadas a partir do número de conexões do vértice. Os impulsos provenientes das resultantes destas forças (atração, repulsão e gravitação) são responsáveis por criar um movimento que converge para um estado de equilíbrio que facilita a interpretação espacial dos dados. O intento maior deste layout de visualização é transformar proximidades estruturais em aproximações visuais, facilitando as análises das conexões inter- e intracomunidades. Sobretudo, torna-se fundamental destacar, que realizamos vários testes para avaliar a robustez das configurações espaciais fornecidas pela ForçaAtlas2, no que se refere aos efeitos da estocasticidade sobre o deslocamento dos vértices. Neste sentido, após a aplicação do referido layout, as nossas redes foram diversas vezes aleatorizadas e sequencialmente reaplicávamos o ForçaAtlas2, como resultados obtivemos sempre a mesma reconfiguração inicial fornecida pelo layout.

2) A segunda interface do Gephi, o Laboratório de Dados (*Data Laboratory*), exibe os dados importados ou digitados no próprio software para a geração da rede, sendo possível a realização de edições e outros ajustes desejados, e, assim, a manipulação dos dados referentes aos vértices e às arestas. Tal dito anteriormente, em nosso estudo, os IFs representam os pesos das arestas, sendo também possível visualizar na tabela as frequências de co-ocorrências entre os pares e os resultados dos parâmetros calculados.

3) A terceira interface, a Visualização (*Preview*), permite a manipulação das configurações visuais das arestas, dos vértices e também dos seus respectivos rótulos. Sua principal função é configurar os parâmetros gráficos da rede para finalização e exportação das imagens.

2.6.7 Os padrões metodológicos de redes utilizadas em nossa pesquisa

As redes utilizadas nesse estudo foram geradas a partir dos indicadores de abordagens internalistas e externalistas das explicações evolutivas

identificados em etapa anterior, validados por especialistas. Buscamos elaborar redes que pudessem capturar as relações conceituais desses indicadores entre si e com os demais conceitos presentes nos livros. Para tanto, optamos pela construção de três tipos específicos de redes: “redes-ego”, “redes-ego-híbridas” e “redes-máximas”; sendo as mesmas descritas a seguir.

As “redes-ego” são redes construídas a partir das relações de conectividades de determinado termo (conceito-ego) dentro do texto. O recurso operacional para a geração de redes-ego está disponível no software Gephi. Desse modo, após importar o texto de cada livro devidamente tratado, definimos o conceito-ego no software, para a geração da rede-ego correspondente. Após a geração das redes-ego; calculamos os diferentes parâmetros das redes, focando nossa atenção sobre a centralidade de grau e de intermediação; calculamos os coeficientes de modularidade para atingir o devido particionamento de comunidades de conceitos que integram as redes-ego obtidas; e configuramos o layout de visualização com base na aplicação do algoritmo ForçaAtlas2. Esse procedimento foi empregado para todos os indicadores em todos os livros que compõem o *corpus* de análise.

As “redes-ego-híbridas” foram obtidas através de hibridização de redes-ego. Mais especificamente, neste capítulo serão hibridizadas as redes-ego dos termos “INTERNAL” e “EXTERNAL”. A referida estruturação de rede foi elaborada neste trabalho para que pudéssemos nos dirigir diretamente ao foco da nossa questão de pesquisa – concernente à integração das correntes internalistas e externalistas no tratamento dos livros selecionados. Afim de interpretarmos as relações integrativas entre as referidas correntes, além de uma seleção de redes-ego dos demais indicadores adotados, iremos apresentar e discutir, para todos os livros, as redes-ego-híbridas dos termos “INTERNAL” e “EXTERNAL”.

Do ponto de vista técnico-procedimental, como as redes-ego-híbridas deveriam representar a fusão das relações conectivas das redes obtidas a partir de conceitos-egos específicos para cada livro, optamos por fundir as redes-egos correspondentes através da união das suas tabelas de arestas. Desse modo, obtivemos uma rede maior que contemplava todas as conexões presentes nas duas redes-ego originais, as quais permaneceram circunscritas na topologia estrutural da nova rede-ego-híbrida obtida, por conseguinte, permitindo a interpretação da estrutura conectiva das integrações conceituais entre os conceitos-egos hibridizados. Tal como fizemos no caso das redes-egos, após a geração das redes-ego-híbridas, calculamos os coeficientes de modularidade, estabelecemos os parâmetros das redes e configuramos o layout de visualização através do algoritmo ForçaAtlas2.

2.7 Parte I: Resultados e discussões das análises dos livros.

Para sistematizar a apresentação e discussão de nossos resultados, será obedecida a seguinte sequência de etapas de análise para cada livro:

1) Inicialmente, apresentaremos e discutiremos uma tabela geral com os dados relativos às redes-egos obtidas para os termos que foram previamente selecionados e validados por meio da colaboração de especialistas, tal qual descrito na metodologia desta pesquisa. Estes termos correspondem aos indicadores das abordagens internalistas e externalistas acerca dos processos desenvolvimentais e evolutivos contemplados pelos livros. Na referida tabela geral, poderemos visualizar quais termos geraram redes-egos para cada livro, assim como os números de nós obtidos para cada uma destas redes. Quando a tabela apresenta o número de vértices entre parênteses, isso indica o valor original de vértices obtidos antes da aplicação do filtro de força-fidelidade. Esse filtro foi aplicado, como discutido na metodologia, para a remoção de ruídos provenientes de um excesso de conexões fracas entre termos no livro. O número de vértices obtido para as redes após a aplicação desse filtro é sinalizado com um asterisco (*). Por sua vez, o símbolo hashtag (#) é usado na tabela para destacar termos que são usados, no livro, em lugar de termos incluídos entre nossos indicadores, mas que podem ser considerados equivalentes a estes últimos, a exemplo do uso do termo “homeobox” em West-Eberhard (2003), que consideramos que poderíamos tomar como equivalente a “gene-*Hox*”, ainda que não seja esta, claro, uma equivalência perfeita, já que há muitos genes com homeobox que não são genes *Hox*.

A partir desta tabela, realizaremos numa primeira etapa uma análise baseada nas presenças e ausências de redes-egos para cada termo. Os espaços vazios, sinalizados em vermelho, indicam que não foram obtidas redes para o termo correspondente.

A tabela é dividida em três blocos de termos, destacados nas cores azul, verde e salmão. O primeiro bloco de termos (em azul) contempla os termos que podem ser indicadores de uma abordagem interna ou externa; por conseguinte, o seu sentido de indicação deverá ser interpretado com base na co-ocorrência com demais termos e nas suas relações de vizinhança dentro das redes que os contém. Ou seja, sendo a sua indicação dependente do contexto específico de abordagem a determinação do enfoque de concentração internalista ou externalista destes termos poderá ser definido com base nos resultados obtidos a partir das redes-egos, que serão analisadas na etapa consecutiva.

2) Esta etapa corresponde à análise de redes-egos obtidas a partir dos termos utilizados como indicadores de abordagens internalistas e externalistas nos livros. Importante destacar que não discutiremos a totalidade das redes geradas, em decorrência de seu número elevado e, conseqüentemente, do relativo grau de redundância em relação às informações relevantes contidas nas

redes dos diferentes termos para cada livro. Desse modo, optamos por selecionar para cada livro as redes mais representativas, ou seja, aquelas que melhor responderam nossas questões de pesquisa. Sendo assim, serão apresentadas e discutidas apenas as redes que puderam contribuir mais efetivamente para elucidar a nossa compreensão sobre as relações (ou ausência de relações) entre internalismo e externalismo nos livros, como base para uma interpretação no atual contexto de construção de uma síntese evolutiva estendida. O conjunto integral de redes obtidas para os livros e as respectivas tabelas, com todas as métricas obtidas, estão disponíveis nas pastas de anexos.

Em relação a pastas de anexos, as mesmas serão compartilhadas em arquivo digital e nomeadas devidamente com o título das suas redes correspondentes, para cada rede termos uma pasta com 4 (quatro) arquivos, sendo estes: 1) uma imagem da respectiva rede; 2) uma tabela de nós, onde encontra-se os valores das estatísticas gerados para cada termo da rede, como as centralidades de grau (CG) e de intermediação (CI) (sendo correspondente às colunas, “Degree” e “Betweenness Centrality” para o qual a tabela está ordenada por valores do maior para o menor); 3) uma tabela de arestas também ordenadas como as outras, onde encontra-se do maior para o menor os valores relativos aos índices de Incidência-Fidelidade que se estabeleceram entre os pares da rede. 4) uma tabela com os coeficientes do E-I Index também ordenados do maior para o menor (sendo correspondente à coluna “e”), onde encontra-se valores associados à homofilia ou heterofilia dos termos. A opção por compartilhar os arquivos de dados em pastas digitalizadas, se deu em decorrência do volume de páginas que seriam necessárias para impressão de todos os anexos. Estimamos que mais de 2.000 folhas precisariam ser utilizadas para conter uma versão completa da tese em formato Word (*.doc.). Ao mesmo passo, do ponto de vista de uma visualização prática dos dados, as tabelas dispostas no formato do Excel (*.XLS ou *.CSV) permanecem habilitadas para a manipulação dos avaliadores, o que permite uma dimensão mais ampla para análises comparativas entre os valores apresentados.

Ainda na segunda etapa, analisaremos individualmente as redes-egos selecionadas, caracterizando as suas comunidades que configuram os diferentes blocos de conceitos presentes em sua estruturação topológica (em função de suas modularidades), discutiremos também as co-ocorrências estabelecidas com os indicadores previamente selecionados; assim como as conectividades com os demais conceitos presentes nas redes que possam auxiliar a elucidação de relações desenvolvimentais e evolutivas e suas relações com o internalismo e externalismo das abordagens contidas no livro. Durante as análises, privilegiaremos as seguintes métricas, as quais foram devidamente descritas em nossa metodologia: (1) centralidade de grau dos vértices, que nos permitirá interpretar a importância local dos conceitos relacionando o número de conexões efetivadas; (2) centralidade de intermediação (*betweenness centrality*)

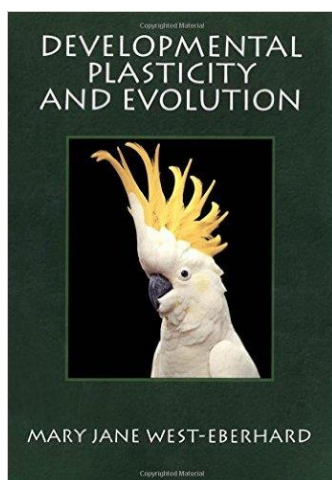
dos termos, que mede a relevância de um vértice para intermediar os fluxos de conectividade entre os demais vértices em uma rede, sendo proporcional ao número de caminhos mínimos médios que passam por um determinado vértice ao conectar outros pares de vértices. Ou seja, indica a importância dos vértices para o fluxo de informação na rede; (3) distribuição espacial dos nós e das arestas obtidas na representação gráfica da rede, em função das relações de atração e repulsão efetivadas pelo algoritmo da Força Atlas2. Este layout de visualização transforma proximidades estruturais em aproximações visuais, facilitando as análises relativas as conexões “inter” e “intra” comunidades; (4) o E-I Index dos termos, métrica que permite analisar as relações de homofilia e heterofilia dos conceitos – no que concerne aos elos conectivos que se estabelecem dentro e fora da comunidade a que os conceitos pertencem. Deste modo podemos interpretar o papel integrativo dos conceitos dentro da estruturação topológica estabelecida entre os diferentes blocos conceituais (comunidades) modularizados nas redes obtidas; e (5) serão também analisados a força-fidelidade dos pares de conceitos que permite realizarmos inferências em relação a interdependência que os conceitos estabelecem dentro das redes que discutiremos.

A partir do exame da conectividade entre os termos mais heterófilos das redes e com centralidades de grau e de intermediação mais elevadas, faremos também inferências sobre o contexto de enunciação dos conceitos-ego, i.e., dos termos utilizados para gerar redes-ego. Para tanto, analisaremos as relações entre os conceitos que estabelecem mais conexões e que são mais heterófilos na topologia das redes-egos obtidas (representado graficamente pelo aglomerado de esferas com maior calibre), os quais indicam o contexto explicativo em que o conceito-ego é referenciado. Em nosso estudo, foi por fim fundamental, dada a questão de pesquisa, atentar sempre para as relações de co-ocorrências de termos internalistas e externalistas nestas comunidades.

- 4) Numa terceira etapa de análise, enfocamos diretamente nossa questão de pesquisa, concernente à integração (ou não) de correntes de pensamento internalistas e externalistas nos livros selecionados. Para tanto, apresentaremos e discutiremos as redes-híbrida de “internal-external”, privilegiando as mesmas métricas e modos de inferência utilizados na etapa anterior: a centralidade grau e de intermediação dos vértices; a caracterização das comunidades obtidas; as co-ocorrências de termos-chaves; a força fidelidade estabelecida entre pares de conceitos; as relações de homofilia e heterofilia dos conceitos para compreender as relações integrativas entre as comunidades; e buscaremos seguir os indicativos obtidos em decorrência da distribuição espacial configurada por meio da Força Atlas2 e interpretá-los com base nas mesmas métricas que acabamos de citar.

2.7.1. Análise das redes do livro de West-Eberhard, M. J. (2003)

Figura 21: Capa do livro de West-Eberhard, M. J. (2003)



Primeira etapa de análise:

No caso de West-Eberhard (2003), em decorrência das ausências e presenças no tratamento dos nossos conceitos-chaves, foi possível obter redes-ego de 18 dos 29 termos que utilizamos como indicadores, sendo 5 dos 7 termos do bloco de termos que podem referir tanto a fatores internos quanto externos (atenção para a exclusão de “internal-external” na contagem, pois já são contabilizados individualmente como “internal” e “external”), 5 dos 11 termos no bloco relativo a fatores internos, e 8 dos 11 termos no bloco de termos concernentes a fatores externos. Este resultado sugere, em princípio, que se dá atenção no texto tanto a fatores externos quanto internos ao organismo na explicação de processos evolutivos.

Na *Tabela 1*, pode-se verificar para quais termos foram geradas redes-egos e os números de nós obtidos para cada uma destas redes, com e sem o uso do filtro de Índice-Fidelidade-Limite (IFL).

Tabela 1: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de West-Eberhard (2003).

INTERNALISTA/EXTERNALISTA	Nº nós	INTERNALISTA	Nº nós	EXTERNALISTA	Nº nós
ECO-EVO-DEVO		CONSTRAINT	48	SELECTION #	52*(1.395)
EVO-DEVO		HOMEBOX #	27	ADAPTATION	93
PLASTICITY	52*(688)	INTERNAL	95	DRIFT	46
EVOLVABILITY	25	DEVELOPMENTAL-REPATTERNING		FUNCTION	57
MODULARITY	149	DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING		EXTERNAL	88
HOMOLOGY	85	DEVELOPMENTAL-DRIVE		PRESSURE #	9
GENE	58* (1.516)	STRUCTURALISM		FUNCTIONALISM	
INTERNAL/EXTERNAL	142	HETEROCHRONY	110	EXTERNALISM	
		HETEROTOPY	39	SELECTIVE-PATTERN	
		HETEROMETRY		ADAPTIVE-RADIATION	24
		HETEROTYPY		SPECIATION	83

Legenda das notações usadas na *Tabela*: 1. Asterisco (*) indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite), entre parênteses apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro. Foram substituídos os indicadores originais pelos respectivos conceitos-ego: “selective-pressure” por “pressure”; “gene-hox” por “homeobox”; e “natural-selection” por “selection”.

No bloco de termos relativos a fatores tanto internos quanto externos (em azul), apenas não foram obtidas redes de termos que nomeiam duas subdisciplinas evolutivas: “evo-devo” e “eco-evo-devo”. Não se trata, contudo,

de que o livro não aborde assuntos relativos à evolução do desenvolvimento, mas somente que o termo “evo-devo” em si não é usado. No caso da “eco-evo-devo”, não é espantoso que não mereça grande atenção no livro, na medida em que ele foi publicado antes da emergência dessa disciplina, na segunda metade da primeira década do século XXI.

No bloco de termos internalistas (em verde), não foram obtidas redes a partir dos termos "developmental repatterning" e "developmental reprogramming". Apesar de o livro não utilizar esses termos para designar processos de repadronização ou reprogramação desenvolvimental, podemos perceber que tais processos são considerados no livro, como mostra a obtenção de redes-ego a partir de termos que se referem a tipos destes processos: "heterochrony", que resultou numa rede-ego com 110 nós, e "heterotopy", que gerou rede-ego com 39 nós. Outros termos que nomeiam tipos de processos de repadronização desenvolvimental, como "heterometry" e "heterotypy", não levaram à geração de redes. Também não foi obtida rede-ego para o termo "structuralism", mas isso apenas significa que a designação dessa corrente de pensamento não se encontra no texto.

Entre os termos do bloco internalista, a ausência de uma rede-ego para "developmental-drive" merece mais discussão, sobretudo se considerarmos que foi obtida uma rede para o termo "constraint". Isso sugere que, em relação ao viés desenvolvimental (*developmental bias*), não se encontra no livro uma interpretação em termos de um papel positivo na evolução, expresso pelo conceito de “impulso desenvolvimental” (*developmental drive*) (Arthur, 2001), enquanto está presente a interpretação em termos de um papel negativo (expressa pelo termo “restrição”/“*constraint*”), ou seja, do papel do desenvolvimento como processo que impede a origem de determinadas variantes. Esta conclusão é reforçada pela co-ocorrência de termos que integram a rede-ego gerada a partir de "constraint", tais como "limitation" e "limit", associados a termos como: "concept", "direction" e "canalization". Embora a rede-ego de “constraint” não seja discutida em mais detalhe na segunda etapa da análise, ela é apresentada na *Figura 22* em apoio à conclusão a que chegamos a respeito do modo como o viés desenvolvimental é tratado por West-Eberhard (2003).

No bloco de conceitos externalistas, não foram obtidas redes a partir dos termos "externalism" e "functionalism", mas, como no caso de “structuralism”, isso apenas significa que o livro não usa esses termos para designar as correntes filosóficas correspondentes. Outro termo para o qual não se obteve rede-ego foi "selective-pattern", mas o significado desse achado também é limitado, na medida em que redes-ego foram obtidas para outros conceitos associados a um discurso seletivo na biologia evolutiva.

associadas a respostas desenvolvimentais em decorrência de condições ambientais.

Tabela 2: Dados parciais da rede-ego do termo “adaptation” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Comunidade Roxa				Comunidade Azul				Comunidade Verde			
TERMO	CI	CG	E-Index	TERMO	CI	CG	E-Index	TERMO	CI	CG	E-Index
development	85.17	89	0.52	trait	57.88	88	0.45	phenotype	55.27	89	0.88
change	59.24	88	0.56	genetic	57.74	87	0.42	gene	53.22	86	0.88
evolution	55.92	87	0.51	selection	48.26	88	0.43				
developmental	46.6	86	0.51	phenotypic	36.89	83	0.39				
evolutionary	36.68	83	0.51	population	30.31	80	0.40				
adaptive	34.67	78	0.48	accommodation	9.75	59	0.22				
plasticity	33.4	82	0.48								

A análise de modularidade da rede-ego de "adaptation" estabeleceu quatro blocos distintos de conceitos, representados através das comunidades (clusters) destacadas na *Figura 23* em azul, roxo, vermelho e verde. Essas comunidades podem ser assim caracterizadas:

C1) Em roxo, temos uma comunidade que contém parte dos termos mais centrais e heterófilos da rede: “evolutionary”, “developmental”, “biology”, “plasticity”, “change”, “evolution”, “adaptave”. Eles se referem à mudança evolutiva com ênfase em estudos desenvolvimentais e mecanismos de plasticidade fenotípica. Em associação a estes termos mais centrais, a comunidade também inclui um conjunto de termos que têm caráter metacientífico, como “concept”; “view”; “biology”; “theory”; “importance”; “discussion”; “phenomenon”; “special”; “relation”; “research”; “problem”; “significance”; “framework”; “focus”. Em nossa interpretação, esses termos *metacientíficos* se situam nessa comunidade pelo papel central dos termos *científicos* que se encontram na mesma na proposta da autora de construir uma abordagem teórico-conceitual sobre o papel da plasticidade fenotípica na evolução.

C2) Em vermelho, temos uma comunidade que contém o conceito-ego da rede. Ainda que o termo seja mais relacionado a um discurso externalista, devido à sua relação com o conceito de seleção natural, é possível perceber uma abordagem integrada a muitos outros termos que apontam para explicações internalistas. Isso pode ser evidenciado, por exemplo, pela co-ocorrência em uma mesma comunidade com o termo “ontogeny”, o que indica a interdependência entre os conceitos, bem como pelo fato de que o termo “development” (em roxo) tem nessa rede-ego valor elevado de centralidade de

intermediação (85,17), sendo o termo com segundo maior valor para esse coeficiente em toda a rede-ego, sendo precedido apenas pelo próprio conceito-ego, “adaptation” (139,32). Outra co-ocorrência importante nesta comunidade, que reforça a interpretação de uma integração com um discurso internalista, é a do termo “heterochrony”, sugerindo que é conferido aos processos de repadronização desenvolvimental um papel importante na evolução adaptativa.

A rede do conceito-ego “adaptation” também mostra que esse conceito desempenha um papel de integração de diversas subdisciplinas biológicas, visto que os termos encontrados na mesma comunidade em que se situa o termo-ego - “phylogenetic”, “ontogeny”, “morphology”, “physiological”, “behavioral” - o associam a perspectivas filogenéticas, ontogenéticas, morfológicas, fisiológicas e comportamentais. As co-ocorrências de termos dessa natureza sugerem que o livro aborda as relações entre seleção e evolução adaptativa em diversos níveis de organização e de maneira integrada com uma perspectiva desenvolvimental.

Nessa rede-ego, é interessante destacar, ainda, o deslocamento espacial do termo “organismo”, decorrente da distribuição espacial dos vértices resultante da Força Atlas2 (que aproxima os vértices em função da força conectiva das suas arestas). Este deslocamento move o termo para uma posição centralizada entre os termos das comunidades mostradas em azul e roxo na *Figura 23*. O termo “organismo” se desloca do interior da comunidade vermelha, na qual se encontra e contém também o conceito-ego “adaptation”, para se posicionar ao lado do termo “plasticity” com o qual exhibe relação de grande força-fidelidade, sendo apenas mais fiel ao termo “individual” em toda a rede (como pode ser verificado na tabela em sua correspondente pasta de anexos). Além disso, ao seguirmos a indicação fornecida pela Força Atlas2, fizemos também uma análise relativa ao índice E-I do termo “organism” para investigar o seu papel integrativo através das suas relações de heterofilia e homofilia. Ou seja, buscamos também analisar, por meio desse índice, a conectividade deste conceito com os conceitos da sua própria comunidade (homofilia) lado a lado com sua conectividade com os conceitos presentes em outras comunidades (heterofilia). Ao analisarmos os valores obtidos para o índice E-I (trazidos em sua respectiva pasta de anexos), foi possível inferir que, de fato, o conceito realiza um importante papel integrativo, pois, suas conexões exibem distribuição homogênea entre conceitos internos e externos à sua comunidade, apresentado um índice *E-I* próximo de zero (0,12). Além de apresentar um grande número de conexões (66, sendo este o valor mais alto obtido, exceto pelo valor corresponde ao do próprio conceito-ego da rede “adaptation” que atinge 92). O termo “organismo” também possui um elevado valor de centralidade de intermediação (CI) nesta rede-ego (14,14), correspondendo a um dos 10 maiores valores na comunidade em que se encontra (que possui 38 termos), o que mais uma vez atesta seu papel de integração conceitual dentro da presente rede analisada.

Considerando os achados obtidos através da Força Atlas2, do índice *E-I* e dos valores de CI do termo, podemos dizer que o conceito de organismo perpassa os diversos blocos conceituais estruturados na moldura teórica de West-Eberhard (2003), conforme indicados pela análise de modularidade da rede-ego do termo “adaptation”. Os resultados desta rede nos indicam que no tratamento do livro se atribui ao conceito de organismo um papel integrador, enquanto unidade hierárquica fundamental para a estruturação de um modelo teórico que seja competente em elucidar as questões relativas ao papel da plasticidade desenvolvimental e fenotípica na evolução adaptativa e aos mecanismos morfogênicos que resultam na plasticidade.

Outra observação relevante, que reforça as interpretações acima, diz respeito à presença do par “level-organism” em co-ocorrência na comunidade em que se encontra o conceito-ego “adaptation” (em vermelho, na *Figura 23*). Isso indica uma ênfase sobre esse nível hierárquico de organização na abordagem dos processos adaptativos. Inclusive, veremos com a continuação da discussão dos dados que este par é recorrente na maioria das redes-ego obtidas, reiterando a fundamental importância deste nível hierárquico para a compreensão do discurso teórico do livro como um todo. Dentre as redes-ego que selecionamos para discutir, o referido par aparece nas redes de “adaptation”, “evolvability”, “modularity”, “plasticity” e “external”.

C3) A terceira comunidade, em azul, reúne conceitos relacionados a respostas populacionais a condições/fatores ambientais, considerando a ação da seleção natural, o papel das novidades fenotípicas, das mutações e da acomodação genética. Dentre os termos mais centrais desta comunidade e com os valores mais elevados de heterofilia se encontram: “environmental”, “response”, “condition”, “phenotypic”, “selection”, “population”, “trait”, “novel”, “genetic” e “accommodation”. O bloco de conceitos representado por esta comunidade é fortemente interconectado com as perspectivas teórico-conceituais representadas pelas comunidades mostradas em roxo e em verde na *Figura 23*. Esta última comunidade, em particular, é completamente circunscrita pela comunidade mostrada em azul. Estas três comunidades apresentam-se bastante integradas, formando ao centro da rede um grande aglomerado de vértices extremamente heterofilos, representados por esferas de grande diâmetro (com altos valores de centralidade de grau), e com elevados valores de grau de intermediação (ver *Tabela 2*).

C4) A comunidade em verde contempla as relações entre a expressão gênica, as influências ambientais e a construção de fenótipos alternativos. Apesar de ser uma comunidade bem pequena, com apenas seis termos (“phenotype”, “gene”, “expression”, “environment”, “alternative”, “product”), apresenta-se fortemente integrada às comunidades mostradas em azul e roxo, como discutimos acima. Os termos que compõem a comunidade verde possuem, em geral, elevados coeficientes de centralidade de intermediação (ver *Tabela 2*),

comunidades. Como esperado, esse termo exibe coeficiente de intermediação com valor elevado (502.58), seguindo pelos termos “trait” (82.86), “evolution” (44.01), “genetic” (39.88), “change” (39.44) e “phenotype” (37.66). Podemos inferir, com base na topologia estrutural obtida, em que termos de diferentes comunidades se misturam em vez de a rede mostrar uma aglomeração clara de termos das comunidades, que o termo “selection” desempenha uma função importante na conexão dentro das diferentes temáticas abordadas por West-Eberhard (2003). Isso não causa surpresa, dado o papel central do conceito de seleção em qualquer abordagem evolutiva que tenha adesão ao darwinismo.

A rede-ego do termo “selection” contém 6 (seis) comunidades, destacadas nas cores verde, amarelo, vermelho, rosa, azul-claro e azul-metálico. Elas são caracterizadas a seguir utilizando nossos parâmetros de análise e destacando algumas relações relevantes:

C1) Em azul-claro, pode ser visualizada a menor comunidade, contendo apenas três termos: “gene”, “expression”, e “environment”. Entre os termos com maiores valores de centralidade de intermediação, temos “gene” (16.23) e “expression” (15.40). Trata-se de uma comunidade extremamente heterófila com os E-Index sendo: expression (0.92), gene (0.85), environment (0.84), estes termos aparecem associam com conceitos que dizem respeito à influência de fatores ambientais para o desenvolvimento e à evolução de traços fenotípicos.

C2) Em azul-escuro, temos a comunidade que contém o conceito-ego da rede, “selection”, situado no contexto de um exemplo que envolve comportamento e aprendizado, sendo as relações de seleção hierarquicamente descritas ao nível individual e das populações. Entre os termos com maiores valores de centralidade de intermediação, obtivemos: “selection” (502.58); “population” (17.18); “individual” (13.70).

C3) Em vermelho, temos uma comunidade também pequena, com apenas quatro termos: “evolutionary”, “change”, “cause”, “process”. Entre os termos com maiores valores de centralidade de intermediação, obtivemos: “change” (39.44); “evolutionary” (4.72). Esse módulo conceitual diz respeito, pois, às relações causais e aos processos envolvidos na mudança evolutiva, que são mobilizados para estruturar as relações conceituais dentro do exemplo capturado pela rede, o qual envolve relações de aprendizado e comportamento. O par “evolutionary-change” aparece deslocado pela Força Atlas2, sendo que seu reposicionamento pode ser justificado através da força-fidelidade que os termos estabelecem na rede com “developmental-plasticity” (valores contidos na respectiva tabela de anexos) e também com “genetic-accommodation-” dentro de um contexto explicativo central no livro, que diz respeito ao papel da plasticidade desenvolvimental como fonte de fenótipos alternativos, os quais, uma vez selecionados favoravelmente, podem estabelecer regimes seletivos nos quais acomodação genética pode ocorrer.

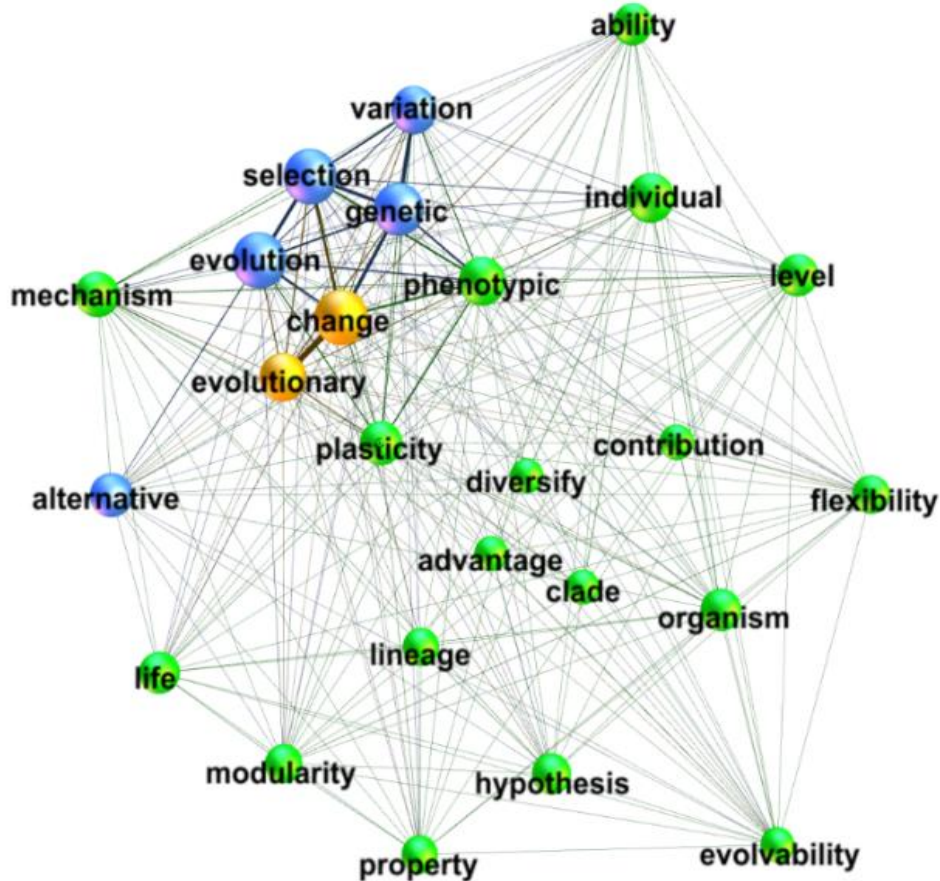
C4) Em amarelo, temos uma comunidade com seis termos: "evolution"; "development"; "phenotype"; "alternative"; "theory" e "adaptive". Entre os termos com maiores valores de centralidade de intermediação, obtivemos: "evolution" (44.01); "phenotype" (37.66); "development" (13.22); "adaptive" (8.62). Nesta comunidade, estão estruturadas relações que dizem respeito à geração de fenótipos alternativos pelo desenvolvimento como base para uma teorização sobre evolução adaptativa. A principal diferença da comunidade anterior parece dizer respeito a um significado mais teórico da presente comunidade, em contraste com um foco mais mecanístico na anterior. A comunidade mostrada em amarelo na *Figura 24* é bastante integrada às demais comunidades, como mostram os deslocamentos dos seus termos mais heterófilos para a proximidade dos termos das outras comunidades; em decorrência da ForçaAtla2. Integra também as relações de evolução de fenótipos dentro do contexto da influência de efeitos ambientais com a acomodação genética das alterações morfológicas decorrentes da plasticidade desenvolvimental.

C5) Em verde, temos uma comunidade que contém um dos termos-chave no tratamento teórico de West-Eberhard (2003), "accommodation". Os seguintes termos têm os maiores coeficientes de intermediação nesta comunidade: "genetic" (39.88); "variation" (15.83); "environmental" (13.17); "influence" (9.68). Esta comunidade apresenta-se em forte integração com as demais comunidades discutidas acima, tratando da influência do ambiente sobre a acomodação genética e a variação genética, ou seja, as possibilidades de acomodação genética a partir de traços fenótipos alternativos que emergem da plasticidade desenvolvimental sob influência ambiental.

C6) Em rosa, temos uma comunidade que exhibe relações entre mecanismos desenvolvimentais vinculados à plasticidade fenotípica. Entre os termos com maiores valores de centralidade de intermediação, obtivemos: "trait" (82.86); "developmental" (16.57); "phenotypic" (15.18); "form" (5.43); "mechanism" (4.83); "plasticity" (4.25). Como nos demais casos, esta comunidade também apresenta termos que têm interdependência com termos que compõem outras comunidades.

Do ponto de vista das co-ocorrências de termos, a rede-ego obtida para "selection" nos traz uma perspectiva que indica uma integração de abordagens internalistas e externalistas, uma vez que emerge de sua análise uma série de relações entre termos que dizem respeito ao papel da pressão seletiva exercida por variáveis ambientais e as suas consequências para as mudanças das frequências gênicas nas populações, e à plasticidade desenvolvimental como origem de fenótipos alternativos, os quais podem levar à acomodação genética.

Figura 25: Rede-ego do termo “evolvability” do livro de West-Eberhard (2003).



Na rede-ego gerada a partir do termo “evolvability” (Figura 25), o aglomerado mais coeso com altos valores de centralidade de grau, tal qual nos indica o volume das maiores esferas, na parte superior esquerda da rede: nos leva à interpretação de que o conceito-ego “evolvability” aparece no livro dentro de um contexto explicativo que se refere à plasticidade desenvolvimental de traços fenotípicos, que resulta em fenótipos alternativos ao nível do organismo individual e está associada que se relaciona fortemente com a seleção e suas implicações para as mudanças nas frequências gênicas.

O conceito-ego “evolvability” aparece nesta rede na comunidade em verde, juntamente com os termos “modularity” e “plasticity”, adotados como indicativos em nossa pesquisa. As co-ocorrências dentro da comunidade que contém o conceito-ego sugerem que o livro aborda a evolvabilidade de modo interdependente destes conceitos; ou seja, que os conceitos plasticidade e modularidade têm papel importante no entendimento da evolvabilidade dos organismos. O par “organism-level”, que também reaparece nesta rede-ego, indica a importância do nível hierárquico do organismo para a elucidação dos mecanismos desenvolvimentais associados à evolvabilidade. Temos também a

duas palavras que deverão aparecer juntas com muita frequência, elas estabelecem entre si uma relação de incidência-fidelidade muito mais forte do que poderiam estabelecer com qualquer outra palavra do texto, o que leva à formação de um módulo na rede que se limita a esses dois termos.

Por se tratar da rede-ego do termo central do livro, esta rede representa o âmago das relações conceituais construídas pela autora em seu tratamento teórico. A rede se apresenta com uma configuração topológica muito clara, que parece capturar a estrutura semântica que corresponde ao cerne da abordagem do processo evolutivo expressa no livro. As seguintes comunidades foram encontradas na análise de modularidade:

(C1) Mostrada em amarelo na *Figura 26*, esta é a comunidade que contém o conceito-ego da rede. Esta comunidade representa uma dimensão mais epistemológica no tratamento do conceito-ego, que se refere às hipóteses e às origens conceituais do termo, estando focada numa definição de plasticidade. Esta comunidade também representa questões relativas às respostas de mecanismos desenvolvimentais, ao nível do organismo, que, em decorrência das variações ambientais, resultam na plasticidade fenotípica, além de destacar o papel da plasticidade desenvolvimental na origem e seleção de novidades evolutivas.

(C2) Esta comunidade, mostrada em verde, representa uma dimensão empírica da abordagem do conceito-ego, através de exemplos que relacionam morfologia e comportamento; em correspondência às descrições de propriedades trazidas pela comunidade em amarelo que já destacava as relações de variação de traço em ambos os sentidos de mudança, de forma e habilidade ("form", "ability"). Esta comunidade contém os termos "individual" e "population", o que indica uma abordagem da plasticidade fenotípica ao nível individual e das populações.

As demais comunidades, (C3) e (C4), explicitam diferentes concentrações de abordagens que compõem o tratamento do conceito-ego da rede, integrando o conceito de plasticidade a duas dimensões conceituais dentro dos estudos da variabilidade genética. Em (C3), mostrada em azul na *Figura 26*, temos uma dimensão concernente às relações entre genótipo, fenótipo e variação da expressão de genes em decorrência de influências ambientais. Em (C4), mostrada em laranja, o foco é a acomodação genética de novos traços fenotípicos, encontrando-se nela o termo "Baldwin" (por referência ao efeito Baldwin; ver, p. ex., Weber & Depew, 2007); ou seja, a seleção e fixação de genes capazes de estabilizar novidades evolutivas decorrentes dos mecanismos de plasticidade desenvolvimental, em resposta aos efeitos de condições ambientais.

O contexto explicativo estruturado pela integração das comunidades C1, C3 e C4 reconfigura o mesmo pano de fundo das relações conceituais presentes

na maioria das redes-egos extraídas do livro, que relaciona efeitos ambientais, plasticidade desenvolvimental, surgimento de novos traços fenotípicos, acomodação genética e evolução. Este contexto aparece representado através do aglomerado de termos com maior centralidade de grau (CG) e de intermediação (CI), representados pelas esferas de maior diâmetro, fortemente conectadas e situadas no centro da rede. Dentre estes termos encontram-se parte dos termos mais heterófilos da rede, com exceção dos termos da comunidade que contém o conceito-ego “plasticity”; visto que, os conceitos integrados nesta comunidade que mantém os seus valores de E-Index em torno de 0 (zero). Ou seja, não são heterófilos nem homófilos, trata-se de conceitos fortemente ligados a concepção de plasticidade, extremamente recorrentes na abordagem do conceito-ego e que se comunicam continuamente dentro e fora da sua comunidade. Os valores obtidos para CI e CG desses termos são mostrados na *Tabela 3*.

Tabela 3: Dados parciais da rede-ego do termo “plasticity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Comunidade Azul				Comunidade Amarela				Comunidade laranja			
Termo	CI	CG	E-Index	Termo	CI	CG	E-Index	Termo	CI	CG	E-Index
phenotype	32.91	43	0.76	plasticity	165.24	51	0.09	genetic	29.38	41	0.56
gene	23.92	40	0.75	phenotypic	29.76	42	0.09	environmental	24.74	37	0.62
expression	11.83	37	0.78	trait	28.86	43	0.06	variation	14.53	37	0.51
genotype	11.2	16	0.50	selection	28.76	44	0.04				
alternative	4.93	31	0.67	evolution	27.77	44	0.09				
environment	4.15	28	0.64	change	23.85	43	0.06				
				developmental	20.72	39	0.07				
				response	18.19	32	0.12				
				development	12.41	36	0.16				
				evolutionary	11.76	34	-0.05				

O conceito "plasticity" aparece mais uma vez ao lado “organism”, como na rede de “adaptation”, novamente em decorrência da força-fidelidade desses termos: entre todos os conceitos que compõem a comunidade que abriga os dois termos, eles exibem o maior valor de força-fidelidade (como pode ser verificado na respectiva pasta de anexo da rede) mais uma vez indicado que a plasticidade é abordada neste livro sobretudo neste nível hierárquico de organização, o que não causa espanto, dado que plasticidade é um conceito tipicamente usado com referência a organismos.

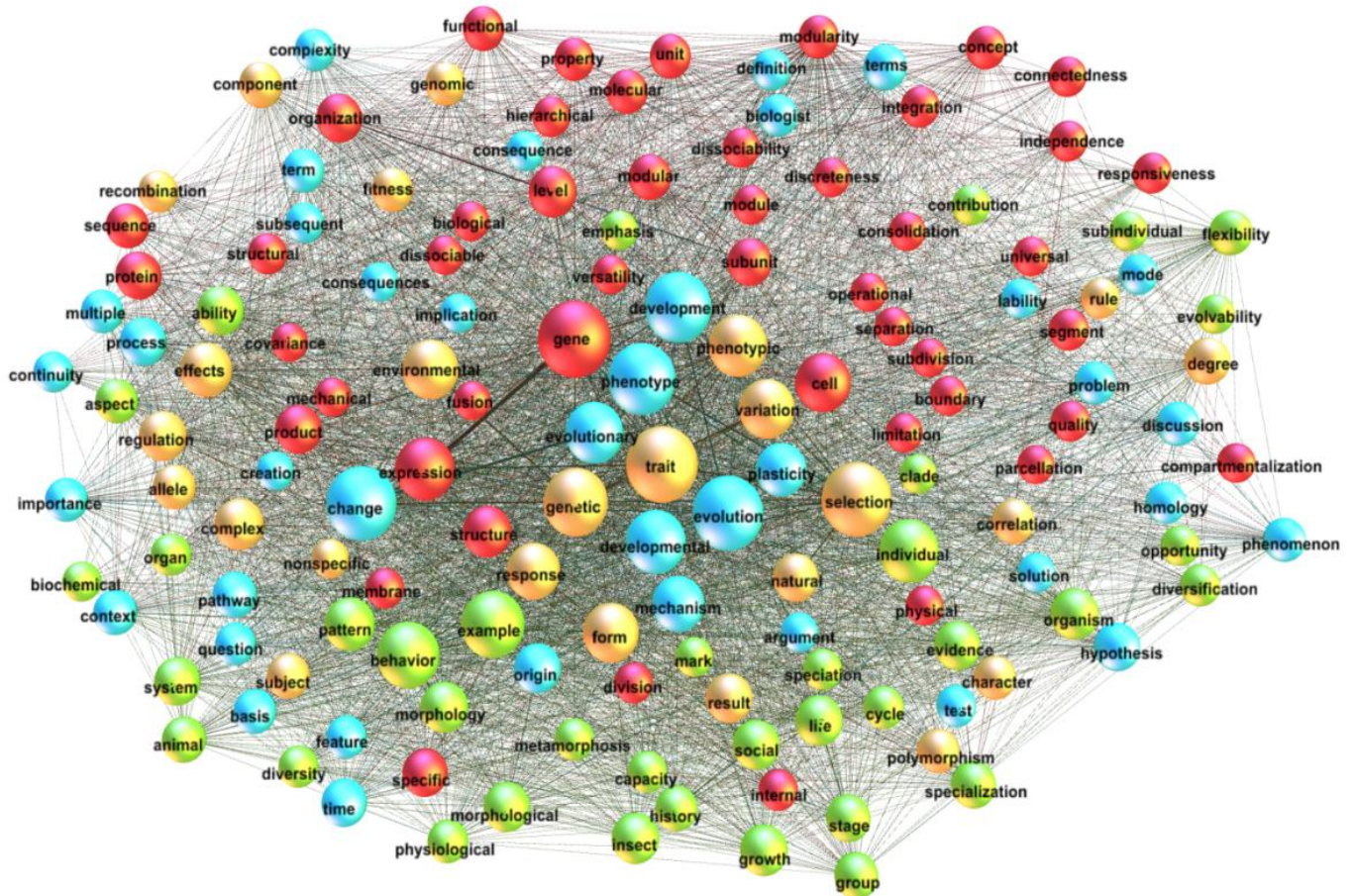
Discutiremos a seguir algumas co-ocorrências relevantes e as inferências que realizamos a partir destas. Por exemplo, a comunidade destacada em amarelo (C1) inclui o conceito-ego "plasticity", juntamente com outros indicadores que selecionamos e validamos para o tratamento das abordagens externalistas e internalistas, como "selection" e "modularity". Desse modo, tal qual a rede-ego de "selection" já nos indicava, a perspectiva seletiva estabelece

conceitualmente uma interdependência estrutural aos estudos da plasticidade fenotípica, perpassando todas as explicações desenvolvimentais e evolutivas que se organizam ao longo do tratamento da obra. Embora este resultado já pudesse ser previsto com base na rede-ego de "selection", é relevante destacarmos que esse termo não apenas aparece na rede-ego de "plasticity", mas integra a mesma comunidade desse termo. Esse resultado indica que o livro traz uma abordagem integrativa no que concerne às relações conceituais entre o externalismo e o internalismo.

Em relação à co-ocorrência dos termos "plasticity" e "modularity", podemos derivar conclusões similares às que obtivemos em relação ao termo "selection": a sua co-ocorrência na comunidade que contém o conceito-ego da rede indica um elevado grau de interdependência conceitual entre os termos. Isso nos permite afirmar que, no tratamento conceitual de West-Eberhard (2003), a compreensão das relações que se estabelecem em função da modularidade estrutural no desenvolvimento dos organismos é essencial para o entendimento da plasticidade fenotípica.

Por fim, temos o par de termos "organism-level", que também co-ocorre na mesma comunidade com o conceito-ego, "plasticity". Esse par de termos foi, como mencionado anteriormente, recorrente na maioria das redes que obtivemos para o presente livro. Além da co-ocorrência do conceito "organism" em uma mesma comunidade com "plasticity", este termo tem maior força-fidelidade com "plasticity" do que com qualquer outro termo da comunidade que os contém (como pode ser verificado na tabela de arestas no anexo da rede). Esse achado indica que, para a autora, assim como argumentamos no caso das redes-ego de "selection" e "modularity", o reconhecimento do nível hierárquico do organismo compõe outro eixo fundamental para a compreensão dos mecanismos de plasticidade desenvolvimental e de seu papel evolutivo.

Figura 27: Rede-ego do termo “modularity” do livro de West-Eberhard (2003).



A rede-ego de "modularity", mostrada na *figura 27*, assim como a rede-ego de “selection” (*figura 24*), também apresenta um padrão muito difuso de distribuição das suas quatro comunidades, em decorrência dos altos valores de heterofilia de conceitos centrais, que se mostram bastante integrados. Três comunidades mais centrais, destacadas em azul (C1), laranja (C2) e vermelho (C3), foram encontradas na análise de modularidade. Os valores obtidos para os

termos com maior centralidade de grau e de intermediação são apresentados na *Tabela 4*.

Mais uma vez em concordância com o foco central do livro, o conceito-ego "modularity" aparece conceitualmente implicado com as relações de plasticidade desenvolvimental, que resulta em traços fenotípicos alternativos, em respostas aos efeitos/condições ambientais, e as suas implicações evolutivas concernentes às alterações nos padrões de expressão gênica e mudança populacional.

Tabela 4: Dados parciais da rede-ego do termo “modularity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Comunidade Vermelha				Comunidade Azul				Comunidade Laranja			
Termo	CI	CG	E-Index	Termo	CI	CG	E-Index	Termo	CI	CG	E-Index
modularity	692.85	148	0.36	evolution	305.48	135	0.46	trait	283.20	132	0.63
gene	325.64	136	0.42	developmental	249.61	129	0.45	selection	264.07	131	0.63
expression	129.55	117	0.47	evolutionary	237.59	121	0.42	genetic	224.34	122	0.60
				phenotype	237.09	130	0.44	phenotypic	209.25	125	0.61
				change	231.10	128	0.43	variation	111.37	108	0.59
				development	198.35	127	0.41	effects	106.14	101	0.58
				plasticity	104.89	106	0.37	form	81.97	105	0.56
				mechanism	74.72	102	0.49	environmental	72.18	103	0.55
								response	64.88	91	0.53

A comunidade em verde (C4), que ficou fora da *Tabela 4* por não integrar as comunidades mais centrais apontadas, traz dois exemplos que comportam as dimensões empíricas no tratamento do termo. Um diz respeito à plasticidade no contexto do comportamento animal e o outro, à metamorfose e especialização em insetos sociais.

A rede descreve os aspectos relacionais de individualidade e interdependência desenvolvimental estabelecidos entre as múltiplas subunidades modulares da estruturação dos organismos. Esses aspectos relacionais são abordados das perspectivas de diferentes níveis de organização, incluindo: nível genético (variação de padrões de expressão gênica), celular (bioquímica e metabolismo de produtos), tissular, de módulos desenvolvimentais, de órgãos, de sistemas fisiológicos e do próprio organismo. O par “organism-level”, como poderíamos esperar, também reaparece nesta rede-ego, colocando em destaque o papel deste nível de organização quanto ao papel evolutivo da plasticidade fenotípica, como já indicado por outras redes obtidas para esse livro.

Do ponto de vista das co-ocorrências, esta rede-ego foi, entre todas obtidas para esse livro, a que mais integrou os termos-chave utilizados como indicadores em nossa pesquisa. Ela apresenta uma estrutura conceitual que abarca em uma só rede relações entre muitos destes indicadores: “gene”, “function”, “homology”, “modularity”, “plasticity”, “evolvability”, “internal”, “selection” e “speciation”. Assim, podemos dizer que o conceito-ego “modularity”

No caso das redes-ego obtidas para "heterochrony" e "heterotopy", não serão realizadas análises detalhadas das suas estruturas topológicas e das relações estabelecidas em suas comunidades, como fizemos para as anteriores. Isso porque, além das especificações estritas do tratamento dos próprios conceitos-ego das redes, muitas das relações relevantes já foram destacadas durante as discussões anteriores. Assim, nos concentraremos em algumas questões pontuais que foram significativas para os nossos interesses de pesquisa, além de discutirmos a respeito da interdependência que estas redes tiveram entre si.

Mais especificamente, duas inferências principais merecem destaque em relação aos resultados obtidos com estas redes-ego. A primeira se refere à presença do par "gradualism-saltationism", que, na rede-ego de "heterochrony", se configura com uma pequena comunidade no centro da rede. Esse resultado permite inferir que a heterocronia, como modo de reprogramação desenvolvimental, é situada, no livro em análise, como parte do cerne explicativo dos diferentes ritmos evolutivos, sendo fundamental na histórica polêmica concernente aos padrões gradualistas e saltacionistas na evolução dos seres vivos. A segunda inferência diz respeito, em ambas as redes, ao tratamento da origem das novidades evolutivas como uma consequência de mudanças desenvolvimentais decorrentes de reprogramações heterocrônicas e heterotópicas do desenvolvimento.

No que se refere à interdependência estabelecida entre as duas redes-egos, podemos inferir, a partir da sobreposição de termos que co-ocorrem em ambas, que a rede-ego de "heterotopy" (com 39 nós) é, praticamente, uma sub-rede da rede-ego de "heterochrony" (com 110 nós). Também não se trata apenas de uma diferença de número de vértices, a rede-ego de "heterochrony", atinge uma dimensão de abordagem muito mais ampla, conectando o mecanismo com diferentes linhas de pesquisas biológicas, tais como: o estudo da plasticidade, ontogêneses, morfologia, fisiologia, comportamento e filogenética. Isso conduz à interpretação de que a heterotopia se encontra inserida numa abordagem mais aprofundada que é fornecida pelo livro para o conceito da heterocronia. A proximidade de ambos os termos na mesma comunidade da rede-ego de "heterotopy" reforça a interpretação de que a heterotopia é abordada em íntima associação com a heterocronia, sendo que esta última, em sua rede-ego, apresenta uma estrutura que agrega um número maior de conceitos e comunidades.

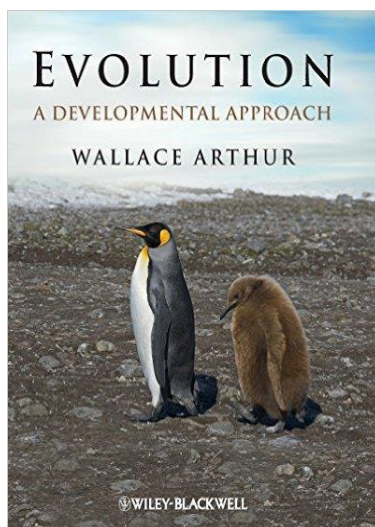
Estes resultados nos permitem concluir que o tratamento da heterotopia aparece subordinado, no livro em análise, ao tratamento da heterocronia, estabelecendo-se uma hierarquia no que concerne aos diferentes graus de recontextualização teórica dos referidos mecanismos. Assim, foi possível perceber nesse livro diferentes graus de recontextualização teórica dos quatro mecanismos de repadronização desenvolvimental utilizados como indicadores

após análise de modularidade. Este primeiro indicativo pode ser facilmente corroborado pela co-ocorrência dos demais indicadores adotados em nossa pesquisa: 1) "Modularity", que se refere a uma propriedade desenvolvimental interna, aparece na rede fortemente conectado às relações de plasticidade dos traços fenotípicos em resposta a condições ambientais; e também se correlaciona com as perspectivas e possibilidades estruturais de diversificação dos organismos – sendo que, a diversificação dos organismos é um fenômeno populacional caracteristicamente abordado em explicações externalistas. Podemos chegar a esta conclusão a partir das indicações fornecidas pelas relações de força-fidelidade entre "modularity" e os termos "flexibility", "diversity", "diversification" e "organism" (valores contidos em sua respectiva tabela de anexos). 2) "Plasticity", que também se refere a uma propriedade desenvolvimental interna, aparece na rede em conexão com as condições e efeitos de relações ecológicas e ambientais, externas. 3) "Selection", é termo vinculado a perspectiva externa, mas aparece na rede sob uma perspectiva hierárquica de níveis de organização integrando explicações adaptativas que envolvem dinâmicas interna e externas dos processos seletivos; as quais na rede perpassam desde de o nível genético molecular, metabólico celular, tissular, de unidades modulares do desenvolvimento, orgânico, ao nível populacional.

Podemos também destacar a presença dos termos "dichotomy" e "integration" que compõem a rede-híbrida de "internal-external", o que sugere que as relações de dicotomia e integralidade fatores internos e externos. Ou seja, os dois âmbitos de explicações evolutivas, o internalismo e o externalismo, são contempladas dentre as questões de plasticidade desenvolvimental dos organismos que compõem o cerne do tratamento conceitual abordado no livro de Eberhard.

2.7.2 Análise das redes do livro de Arthur, W. (2011)

Figura 30: Capa do livro de Arthur, W. (2011)



Primeira etapa de análise:

No caso de Arthur (2011), foi possível gerar redes-ego de 21 dos 29 termos que utilizamos como indicadores, sendo 6 dos 7 termos que se referem tanto a fatores internos quanto externos, 9 dos 11 termos relativos a fatores internos, e 6 dos 11 termos concernentes a fatores externos. Este resultado sugere que é dada atenção no texto tanto a fatores externos quanto internos ao organismo na explicação de processos evolutivos. Na *Tabela 5*, pode-se verificar quais termos geraram redes-egos

e os números de nós obtidos para cada uma destas redes, com e sem o uso do filtro de Índice-Fidelidade-Limite (IFL).

Tabela 5: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Arthur Wallace (2011).

INTERNALISTA/EXTERNALISTA	Nº nós	INTERNALISTA	Nº nós	EXTERNALISTA	Nº nós
ECO-EVO-DEVO		CONSTRAINT	46	SELECTION #	27*(484)
EVO-DEVO	73	HOX	40	ADAPTATION	39
PLASTICITY	53	INTERNAL	16	DRIFT	13
EVOLVABILITY	6	DEVELOPMENTAL-REPATTERNING #	99	FUNCTION	38
MODULARITY	7	DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING		EXTERNAL	18
HOMOLOGY	6	DRIVE #	17	PRESSURE	
GENE	56*(864)	STRUCTURALISM		FUNCTIONALISM	
INTERNAL/EXTERNAL	27	HETEROCHRONY	39	EXTERNALISM	
		HETEROTOPY	36	SELECTIVE-PATTERN	
		HETEROMETRY	24	ADAPTIVE-RADIATION	
		HETEROTYPY	30	SPECIATION	27

Legenda das notações usadas na Tabela 5. Asterisco (*) indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite). Entre parênteses, apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro. Foram substituídos os indicadores originais pelos respectivos conceitos-ego: "selective-pressure" por "pressure"; "gene-hox" por "homeobox"; "developmental repatterning" por "repattern" e "natural-selection" por "selection".

No bloco de termos relativos a fatores tanto internos quanto externos (em azul), apenas não foi obtida uma rede do termo que nomeia a subdisciplina evolutiva "eco-evo-devo". Este resultado apenas indica que, no tratamento da evolução construída pelo autor, não existem referências diretas a este recente campo, embora a eco-evo-devo já tenha emergido como disciplina científica à época da publicação do livro. Todavia, como veremos durante as análises das redes-egos obtidas, é possível verificar a efetiva integração das questões ecológicas com as dinâmicas desenvolvimentais e evolutivas dos organismos.

No bloco de termos internalistas (em verde), não obtivemos uma rede a partir do termo "developmental reprogramming", mas, para o conceito equivalente "developmental repatterning", obtivemos uma rede-ego. Também não foi obtida rede-ego para o termo "structuralism", mas isso apenas significa que a designação dessa corrente de pensamento não se encontra no texto.

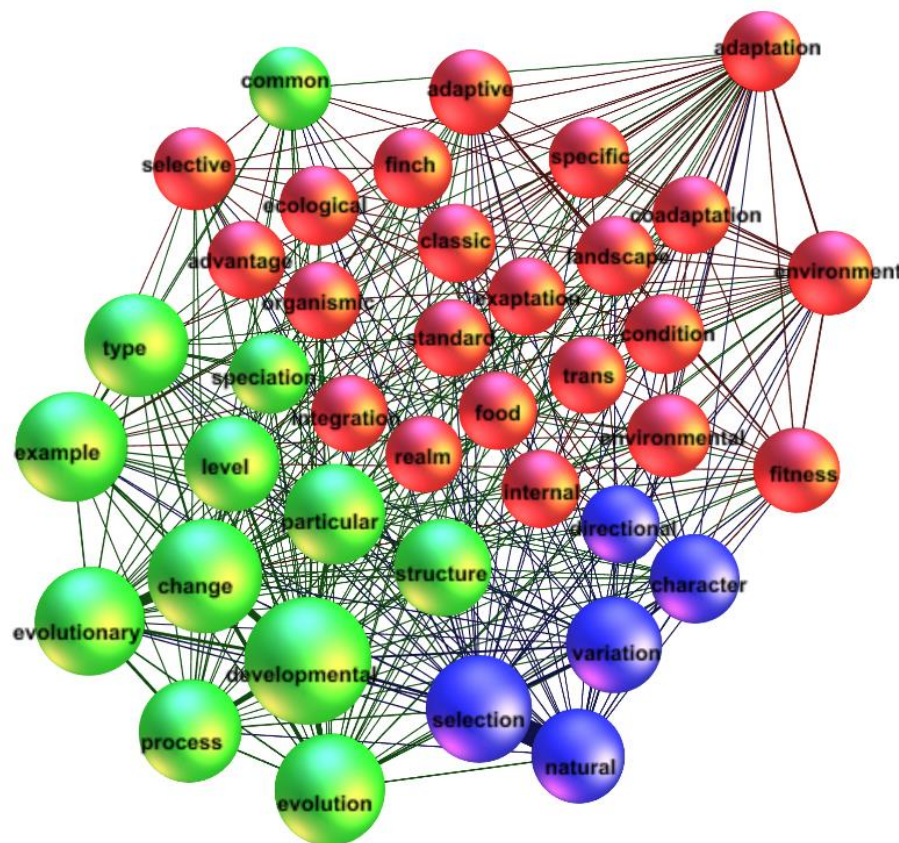
No bloco de conceitos externalistas (em salmão), não foram obtidas redes a partir dos termos "externalism" e "functionalism", mas, como no caso de "structuralism", isso apenas significa que o livro não usa esses termos para designar as correntes filosóficas correspondentes. Outros termos para os quais também não obtivemos redes-ego foram "selective-pattern" e "adaptive-radiation", mas este achado não implica não haver uma abordagem externalista

no livro, visto que redes-ego foram obtidas para outros conceitos associados a um discurso seletcionista na biologia evolutiva, assim como para o termo “speciation”.

Segunda etapa de análise:

Neste livro, selecionamos para apresentação e discussão as redes de 11 (onze) dos 22 (vinte e dois) termos para os quais obtivemos redes: “adaptation”; “selection”; “constraint”; “evo-devo”; “heterochrony”; “Heterometry”, “Heterotypy”, “heterotopy”; “re patterning”; “plasticity”. Além disso, também discutiremos a rede-ego-híbrida de “internal-external”.

Figura 31: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de Arthur, W. (2011)



A análise de modularidade da rede-ego de “adaptation” levou à identificação de três comunidades:

C1) Na *Figura 31*, temos, em vermelho, uma comunidade que contém o conceito-ego “adaptation”. Trata-se de uma comunidade que aponta para uma perspectiva mais externalista dos processos evolutivos, o que pode ser evidenciado através da co-ocorrência de termos como “environment”, “fitness”, “ecological”.

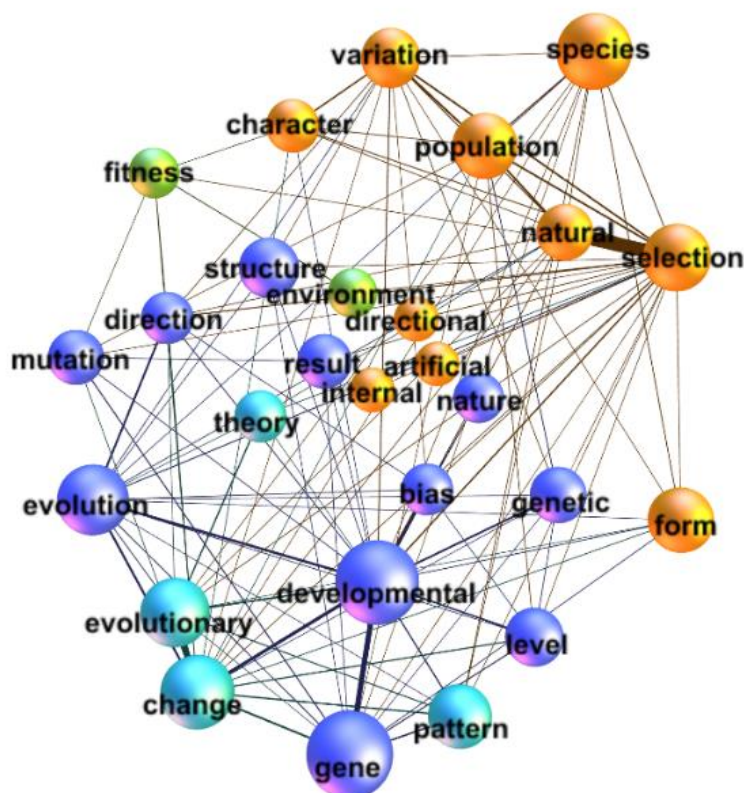
C2) Em azul, representamos uma pequena comunidade que se refere à seleção direcional de caracteres, também com uma natureza externalista, portanto.

C3: Destacada em verde, temos uma comunidade que reúne termos de caráter externalista, como “speciation”, e internalista, como “developmental”, sugerindo uma abordagem da mudança evolutiva que aponta para a relação entre processos desenvolvimentais e evolutivos, no contexto de um tratamento da adaptação. Merece atenção também a conexão entre evolução, desenvolvimento e origem das espécies, indicada pela co-ocorrência do termo “speciation” com “developmental” e vários termos relativos à mudança evolutiva. A importância desta comunidade na rede-ego de “adaptation” é indicada de termos com os maiores coeficientes de centralidade de intermediação e alta heterofilia nesta rede: “evolution” (CI: 26.35; E-I Index: 0.24), “developmental” (CI: 49.77; E-I Index: 0.35), “evolutionary” (CI: 23.46, E-I Index: 0.33) e “change” (CI: 23.06; E-I Index: 0.24).

Também vale a pena destacar a co-ocorrência dos termos “coadaptation” e “exaptation” na mesma comunidade que “adaptation”. Isso indica, de um lado, a atenção dada à necessidade de ter na devida conta a resposta de complexos de caracteres e/ou genes às mesmas pressões seletivas, num tratamento que evita um olhar atomístico sobre características que seriam selecionadas isoladamente. De outro, à presença nos seres vivos de traços funcionais que não são adaptações decorrentes de determinado regime seletivo, mas caracteres que foram selecionados em regimes seletivos anteriores (nos quais seriam adaptações) ou que não foram produtos de seleção, mas foram cooptados para uma função dada numa certa linhagem. Isso coloca em destaque, por sua vez, o papel da bricolagem no processo evolutivo.

Nesta mesma comunidade, podemos perceber o papel do nível hierárquico do organismo na abordagem da adaptação, como chave para a integração de fatores internos e externos envolvidos nos processos evolutivos. Em concordância com esta interpretação, o conceito “organismic” exibe seus maiores coeficientes de incidência-fidelidade nos pares “organismic-integration” e “organismic-level”, como pode ser comparadamente verificado na tabela de arestas da rede em sua pasta de dados em anexo.

Figura 32: Rede-ego do termo “selection” do livro de Arthur, W. (2011)



A rede-ego de "selection" traz, em consonância com a rede-ego de "adaptation", uma abordagem que relaciona processos de seleção natural com processos desenvolvimentais. A análise de modularidade indicou a existência de quatro comunidades, *Figura 32*:

C1) Em laranja, temos uma comunidade que reúne sobretudo conceitos que apontam para uma perspectiva externalista, mas também aparecem termos de carácter mais internalista, como “form” e “internal”.

C2). Em azul escura tem ênfase internalista, como mostra a co-ocorrência de bias, developmental, mutation, gene.

C3) Em verde tem apenas a co-ocorrência de fitness e ambiente, numa perspectiva externalista.

C4) a azul clara tem natureza mais metacientífica, com co-ocorrências de teoria e padrão com mudança evolutiva.

A alta centralidade de intermediação do termo "development" (30.80), menor apenas que a do conceito-ego "selection" (133.74), sugere uma perspectiva que integra externalismo com internalismo no entendimento da evolução. O termo "development" aparece em forte associação com o termo

como impulsionadores (*drivers*) da evolução, como discutido pelo próprio Arthur em outros trabalhos.

Através da análise da modularidade desta rede-ego, identificamos seis comunidades:

C1) Na comunidade mostrada em laranja na *Figura 33*, encontramos o conceito-ego da rede e uma abordagem que se baseia sobretudo num discurso internalista, com indicam termos como “form”, “development”, “bias”, mas aparecem termos externalistas, como “selective”, deslocada pela Força Atlas2 para a proximidade de “evo-devo”, indicando a importância da discussão sobre seleção na discussão deste campo pelo livro. Portanto, há alguma integração entre interpretações externalistas e internalistas nesta comunidade.

O termo “evolvability” também se encontra nesta comunidade, em associação com termos da comunidade em amarelo (C2), como “phyletic”, “force” e “constrain”), indicando que o conceito de evolvabilidade é mobilizado num contexto explicativo que foca sobre o papel das restrições em um âmbito filogenético.

Em C1, os conceitos com os maiores índices de centralidade e também mais heterófilos (posicionados na porção inferior da rede), articulam-se em um contexto explicativo que se relaciona fortemente com a questão da mudança evolutiva (“evolutionary” – “change”).

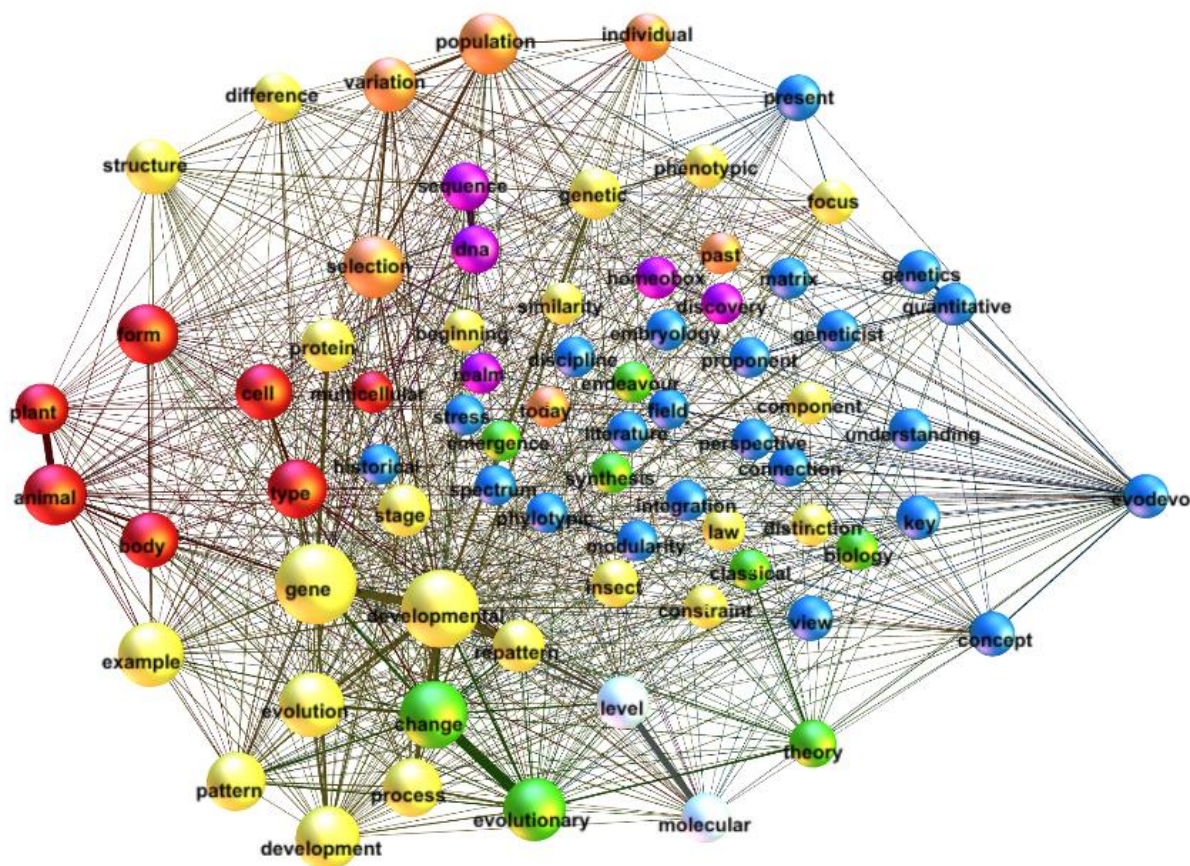
C3) Mostrada em azul escuro, esta comunidade abriga sobretudo termos metacientíficos, como “theory”, indicando uma discussão de caráter mais epistemológico. Devido à sua alta heterofilia, estes termos se deslocam para o interior da comunidade laranja, mostrando suas fortes conexões com um discurso predominantemente internalista.

C4) A comunidade mostrada em verde indica uma abordagem selecionista, concentrada sobre aspectos externalistas.

C5) Em rosa, temos uma comunidade que destaca um elemento novo, que não apareceu nas redes dos demais livros analisados, a ênfase na evo-devo como aporte para o desenvolvimento de uma genética quantitativa baseada nos estudos genéticos de matrizes de covariância, como sugerem as co-ocorrências nesta comunidade dos termos “matrix”, “covariance”, “geneticist”, “quantitative”, “concept”, “evo-devo” e “approach”.

C6) Por fim, a comunidade em azul claro articula os termos “problem”, “positive” e “negative” e não é de fácil interpretação, sugerindo uma possível referência ao papel negativo (restritor) e positivo (impulsionador) dos vieses desenvolvimentais.

Figura 34: Rede-ego do termo “evo-devo” do livro de Arthur, W. (2011)



Como é possível observar com base nos conceitos com os valores mais altos de intermediação e altamente heterófilos que compõem o contexto explicativo em que o conceito-ego é referenciado (região inferior da rede-ego, comunidades mostradas em amarelo e verde na *Figura 34*), o termo "evo-devo" aparece dentro de uma abordagem de explicações concernentes as repadronizações desenvolvimentais e ao surgimento de mudanças evolutivas. Em concordância com a rede-ego de "constraint", a rede-ego de "evo-devo" também destaca as relações desta disciplina com a genética quantitativa e, além disso, com a embriologia. Além dos termos “embryology” e “quantitative-genetics”, também aparecem na mesma comunidade o termo “modularity”, sugerindo um papel central para este conceito nos estudos em evo-devo. A comunidade mostrada em verde reforça uma dimensão epistemológica, reunindo termos fortemente associados entre si, como “emergence”, “endeavour”, “synthesis”, “classical” e “theory”. Em roxo, temos uma comunidade focada no termo “homeoboxes”, em especial, sua descoberta.

Figura 37: Rede-ego do termo “heterotypy” do livro de Arthur, W. (2011)

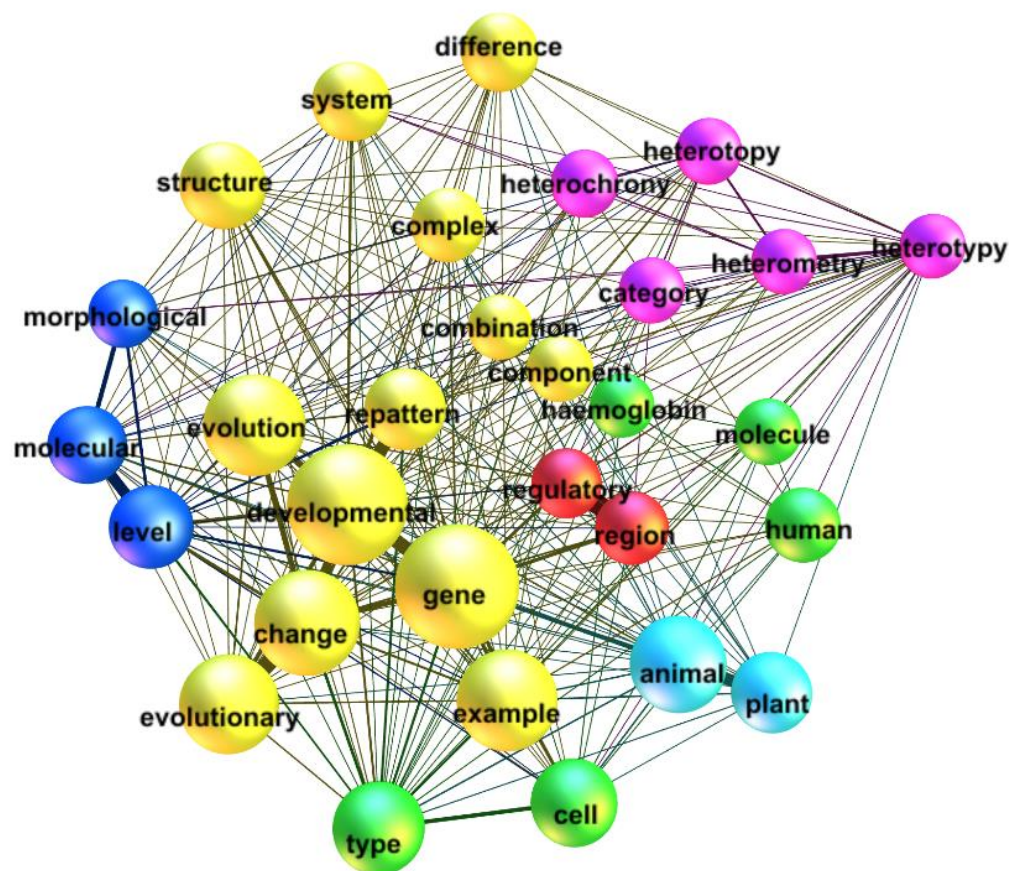
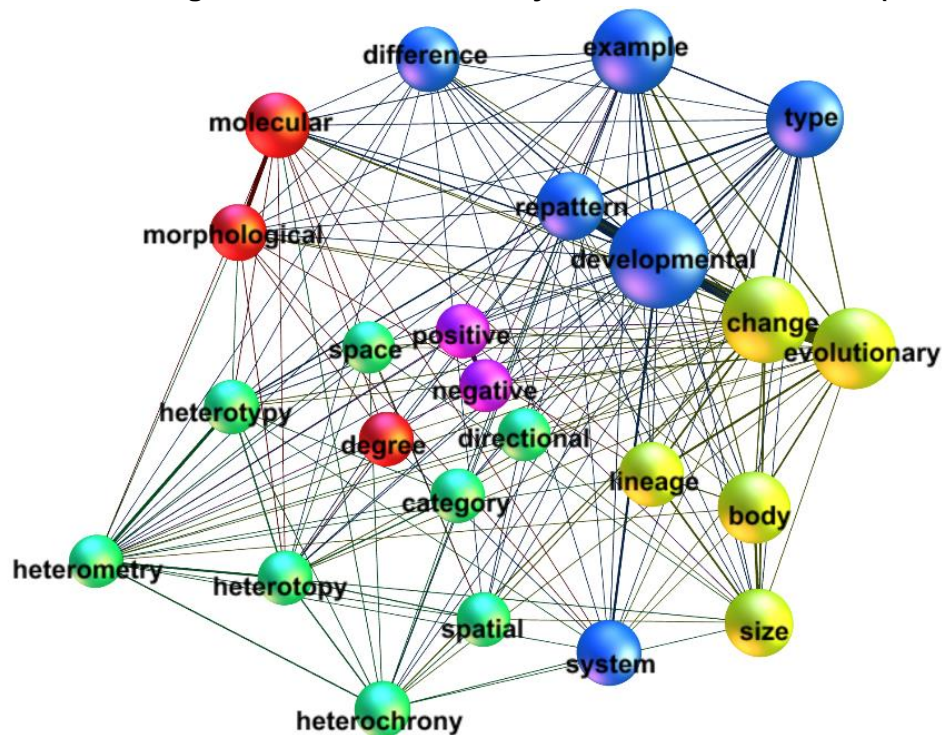


Figura 38: Rede-ego do termo “heterometry” do livro de Arthur, W. (2011)



Serão agora analisadas conjuntamente quatro redes-ego, obtidas para os termos “heterochrony”, “heterotopy”, “heterotypy” e “heterometry”, que se referem a mecanismos de reprogramação desenvolvimental e foram incluídos entre os indicadores usados em nossa pesquisa. Discutiremos estas redes juntas em decorrência da sua interdependência conceitual e também devido ao tratamento integrado que lhes foi dado pelo autor, evidente na íntima relação destes conceitos em todas as redes.

É importante destacar que, das nove obras analisadas neste estudo, este livro foi o único no qual foram geradas redes para todos estes quatro termos, além disso, com um equilíbrio no enfoque dado aos diferentes mecanismos. Em geral obtivemos, nos demais livros, resultados que alternaram entre a ausência no tratamento dos termos ou uma preponderância da heterocronia em relação aos demais mecanismos de reprogramação desenvolvimental. Além disso, “heterotypy” e “heterometry” não apareceram em nenhum outro livro analisado.

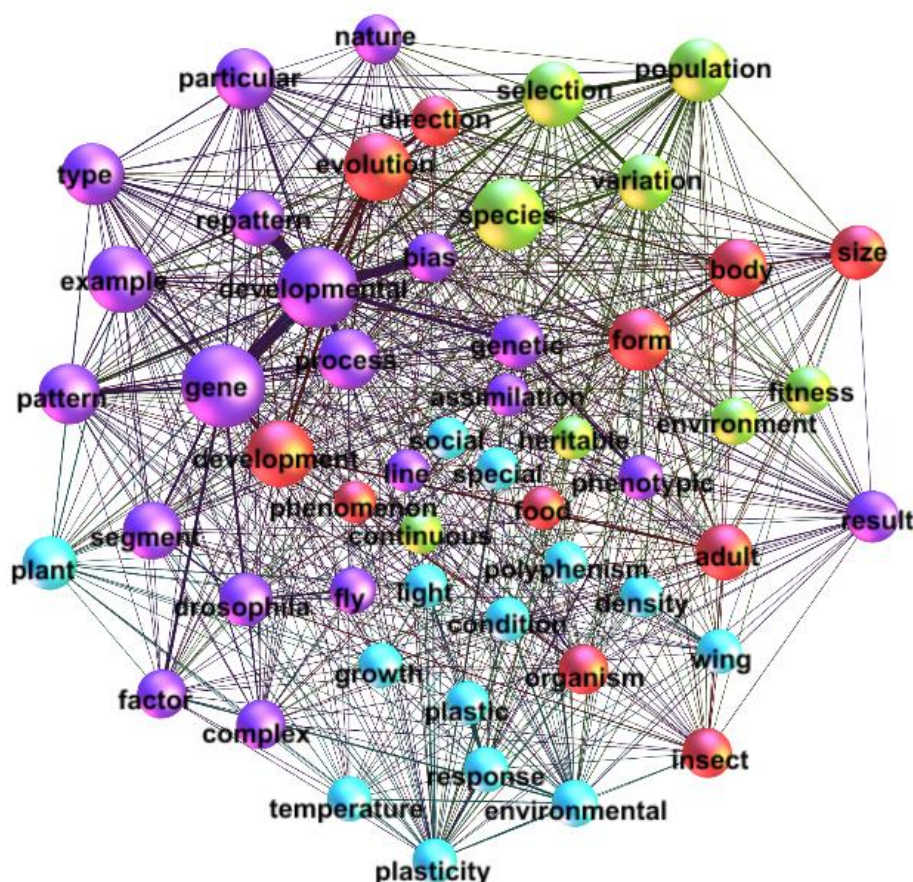
De fato, tal qual atesta o contexto explicativo que se configura para todas as redes obtidas deste livro, os processos evolutivos decorrentes das mudanças regulatórias de genes através de mecanismos de reprogramação desenvolvimental é um foco fundamental da obra. Há, assim, um esforço de definição e discussão do tratamento terminológico empregado na classificação dos respectivos mecanismos, como podemos inferir do fato de que, em todas as quatro redes, há uma comunidade que contém os quatro mecanismos em co-ocorrência com o termo “category”.

Os pares “evolutionary-change” e “developmental-repattern” aparecem em todas as quatro redes como termos com altos coeficientes de centralidade de grau e de intermediação (como nos indica o volume das correspondentes esferas e a espessura da aresta que os conectam), e apresentam um comportamento de alta heterofilia, integrando as relações entre os demais módulos na rede, Index: evolutionary (0.53); change (0.56); reppattern (0.442); developmental (0.41). Além disso, têm os mais altos valores de incidência-fidelidade obtidos nestas redes (como é possível verificar nos valores contidos nas pastas de anexo do livro, ordenadas com valores do maior para o menor).

Aparecem também em destaque nas redes o papel de regiões regulatórias do genoma e dos genes *Hox* durante os processos de reprogramação desenvolvimental. O sentido positivo e negativo dos vieses desenvolvimentais também são considerados, como mostra, por exemplo, o fato de que “positive” e “negative” compõem uma comunidade em rosa na *Figura 38*, que mostra rede-ego de “heterometry”.

Complementando os resultados obtidos na análise das quatro redes acima, a *Figura 39* mostra a rede-ego de “repatterning” (normalizado para “repattern”). Além de reforçar as interpretações discutidas nas quatro redes anteriores, a rede-ego de “repatterning” traz em uma das suas comunidades,

Figura 40: Rede-ego do termo “plasticity” do livro de Arthur, W. (2011)



O conceito-ego "plasticity", para o qual foi gerada a rede-ego mostrada na *Figura 40*, aparece dentro de um contexto explicativo que abarca relações evolutivas e desenvolvimentais, reunindo termos relativos a processos seletivos e a mudanças no padrão de expressão gênica. Isso pode ser verificado através da aglomeração de conceitos com maior centralidade de grau e de intermediação e altos coeficientes de heterofilia dentro das suas comunidades ("plasticity", "developmental", "population", "evolution", "pattern", "gene", "variation", e "selection") ver *Tabela 6* abaixo.

Tabela 6: Dados parciais da rede-ego do termo “plasticity” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

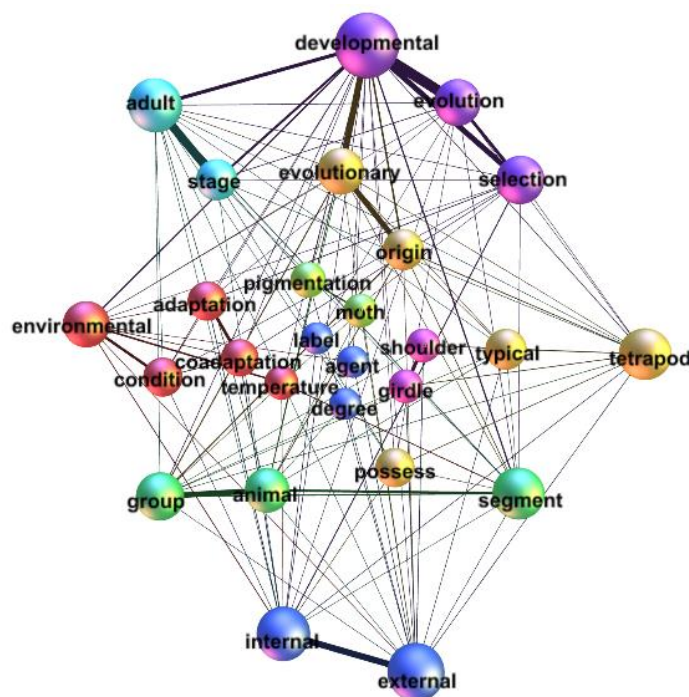
TERMOS	CG	CI	E-I Index
plasticity	52	140.10	0.57
developmental	43	32.98	0.30
population	42	27.24	0.57
evolution	41	27.09	0.56
pattern	42	26.61	0.33
gene	41	26.48	0.31
variation	41	26.02	0.51
selection	39	24.77	0.48

O conceito-ego "plasticity" aparece em uma comunidade azul claro sendo referido enquanto o conjunto de respostas plásticas desenvolvimentais do organismo em decorrência de condições/efeitos ambientais, aparece na comunidade em co-ocorrência com o termo "polyphenism", indicando a correspondência entre a plasticidade e a emergência de novos fenótipos alternativos induzidos pelo meio ambiente

O conceito-ego "plasticity", se apresenta enquanto um elemento conceitual integrador de relações externalistas e internalistas dos processos evolutivos, pois ainda que fundamentalmente atrelado a um conjunto de propriedades e mecanismos internos desenvolvimentais, configura em sua rede-ego uma comunidade em verde que agrega diversos termos indicadores de uma perspectiva internalista, tais como: "selection", "population", "variation", "species", "fitness" e "environment". Alguns indicativos sugerem essa integração: 1) encontramos "fitness" e "environment" dentro da rede-ego de "plasticity", com alta incidência-fidelidade entre si, como nos aponta o deslocamento efetivado pela ForçaAtlas2; 2) uma comunidade, mostrada em verde *Figura 40*, destaca as dinâmicas seletivas das variações em população de espécies contida em uma rede onde a plasticidade, a direcionalidade e reprogramações desenvolvimentais compõem o cerne das relações conceituais. A rede traz também os pares que compõem os conceitos de "genetic assimilation" e "developmental repatterning" dentro de uma mesma comunidade e logo, com forte associação. Isso indica que, no tratamento do livro, a reprogramação desenvolvimental e a assimilação genética de traços fenotípicos ambientalmente induzidos são mecanismos intimamente correlacionados.

Terceira etapa de análise:

Figura 41: Rede-ego híbrida dos termos "internal" e "external" do livro de Arthur, W. (2011)



A rede-ego híbrida "internal-external" nos remete às relações entre fatores internos e externos em Arthur (2011), se configuram num contexto explicativo que envolve as relações entre desenvolvimento, seleção e evolução. Isso é mostrado, nesta rede-ego, pelo fato de que os termos "selection", "development" e "evolution" são muito heterófilos e apresentam coeficientes de centralidades com valores elevados (ver *Tabela 7* abaixo).

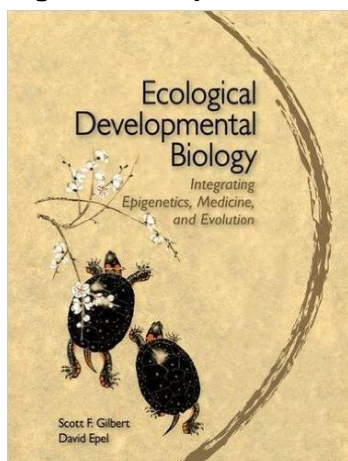
Tabela 7: Dados parciais da rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Label	CG	CI	E-I Index
developmental	21	66.93	0.80
external	17	46.24	0.64
internal	15	25.00	0.73
selection	12	11.32	0.66
evolution	11	8.61	0.63

A rede destaca relações entre estágios desenvolvimentais, origem de mudanças evolutivas e as interdependências fundamentais que estabelecem com a adaptabilidade e coadaptabilidade às condições externas ambientais e internas desenvolvimentais. É importante destacar que os termos “internal” e “external” aparecem n uma mesma comunidade, com elevada força fidelidade, o que indica que as perspectivas internalista e externalista são fortemente integradas em Arthur (2011).

2.7.3 Análise das redes do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

Figura 42: Capa do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)



Primeira etapa de análise:

No caso de Scott Gilbert (2009), foi possível gerar redes-ego de 18 dos 29 termos que utilizamos como indicadores, sendo 6 dos 7 termos do bloco de termos que podem referir tanto a fatores internos quanto externos, 7 dos 11 termos no bloco relativo a fatores internos, e 5 dos 11 termos no bloco de termos concernentes a fatores externos. Este resultado sugere que se dá atenção no texto tanto a fatores externos quanto internos ao organismo na explicação de processos evolutivos. Na *Tabela 8*, pode-se verificar quais termos geraram redes-egos e os números de nós obtidos para cada uma destas redes, com e sem o uso do filtro de Índice-Fidelidade-Limite (IFL).

Tabela 8: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

INTERNALISTA/EXTERNALISTA	Nº nós	INTERNALISTA	Nº nós	EXTERNALISTA	Nº nós
ECODEVO #	13	CONSTRAINT	13	SELECTION #	23*(304)
EVO-DEVO	7	HOX	44	ADAPTATION	
PLASTICITY	81	INTERNAL	6	DRIFT	
EVOLVABILITY		DEVELOPMENTAL-REPATTERNING		FUNCTION	102
MODULARITY	7	DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING		EXTERNAL	19
HOMOLOGY	15	DEVELOPMENTAL-DRIVE		PRESSURE #	29
GENE	55*(983)	STRUCTURALISM		FUNCTIONALISM	
INTERNAL/EXTERNAL	19	HETEROCHRONY	11	EXTERNALISM	
		HETEROTOPY	7	SELECTIVE-PATTERN	
		HETEROMETRY	6	ADAPTIVE-RADIATION	
		HETEROTYPY	9	SPECIATION	23

Legenda das notações usadas na *Tabela 8*: Asterisco (*), indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite), entre parênteses apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro. Foram substituídos os indicadores originais pelos respectivos conceitos-ego: “eco-evo-devo” por “ecodevo”; “natural-selection” por “selection” e “selective-pressure” por “pressure”.

1) no bloco de termos relativos a fatores tanto internos quanto externos (em azul) apenas não foi obtida rede-ego para o conceito de “evolvability”, este resultado nos indica que o tratamento das questões relativas a evolvabilidade desenvolvimental dos organismos não é contemplada pelo autor e deste modo, permanecendo de fora das suas abordagens.

2) no bloco de termos internalistas (em verde), não obtivemos redes a partir dos termos “developmental reprogramming” e “developmental repatterning”; contudo, estas ausências não são significativas, pois apesar destes termos mais gerais não terem sido identificados, de modo mais específico foram encontradas referências às quatro categorias que subdividem estes mecanismos: “heterometry”, “Heterochrony”, “heterotypy” e “heterotopy”. Todavia, como veremos estas redes-egos foram muito pequenas e não agregaram muitos conceitos significativos. O conceito de “developmental drive” também não gera rede-ego como foi possível para “constraint”, e tal qual observaremos nas análises das redes do livro, de fato, apenas o sentido restritor dos vieses desenvolvimentais são enfatizados pelo autor. Mais uma vez, como em todos os livros, também não foi obtida rede-ego para o termo “structuralism”, o que apenas significa que a designação dessa corrente de pensamento não se encontra nos tratamentos dos autores.

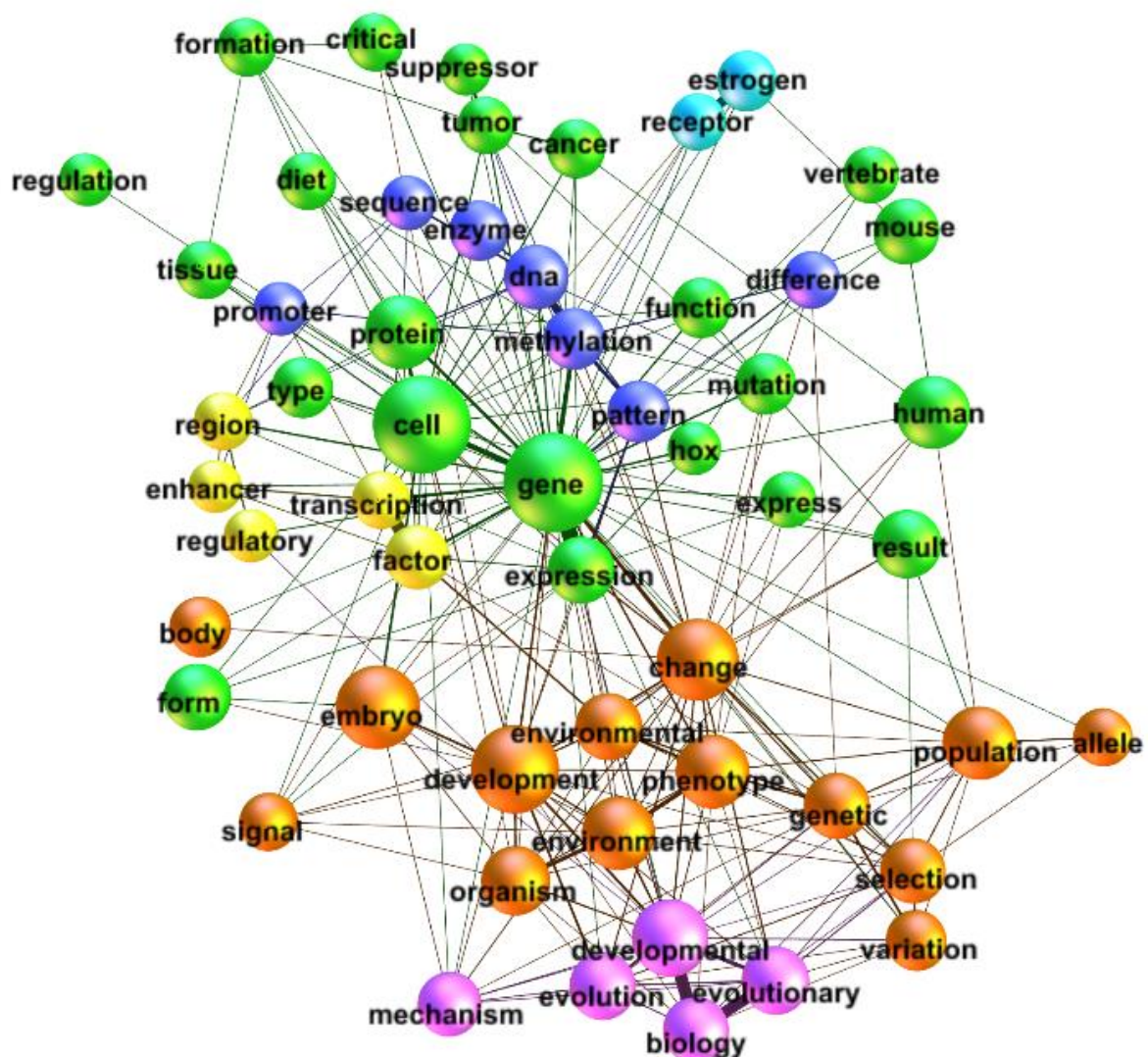
3) no bloco de conceitos externalistas, não foram obtidas redes a partir dos termos “externalism” e “functionalism”, resultado que se repetira para a maioria dos livros, mas como no caso de “structuralism”, isso apenas significado os mesmos não usam esses termos para designar as correntes filosóficas correspondentes. Outros termos para os quais também não obtivemos redes-ego foram “selective-pattern” e “adaptive-radiation”, mas como havíamos dito

anteriormente, este achado é limitado, na medida em que redes-ego foram obtidas para outros conceitos associados a um discurso seletivo na biologia evolutiva e também para o termo “speciation”.

Segunda etapa de análise:

Neste livro, selecionamos para apresentação e discussão as redes dos seguintes termos: “gene”; “plasticity”; “pressure”; “speciation”; além de rede-ego-híbrida de “internal-external”. O que representa 5 (cinco) das 19 (dezenove) redes obtidas do livro.

Figura 43: Rede-ego do termo “gene” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

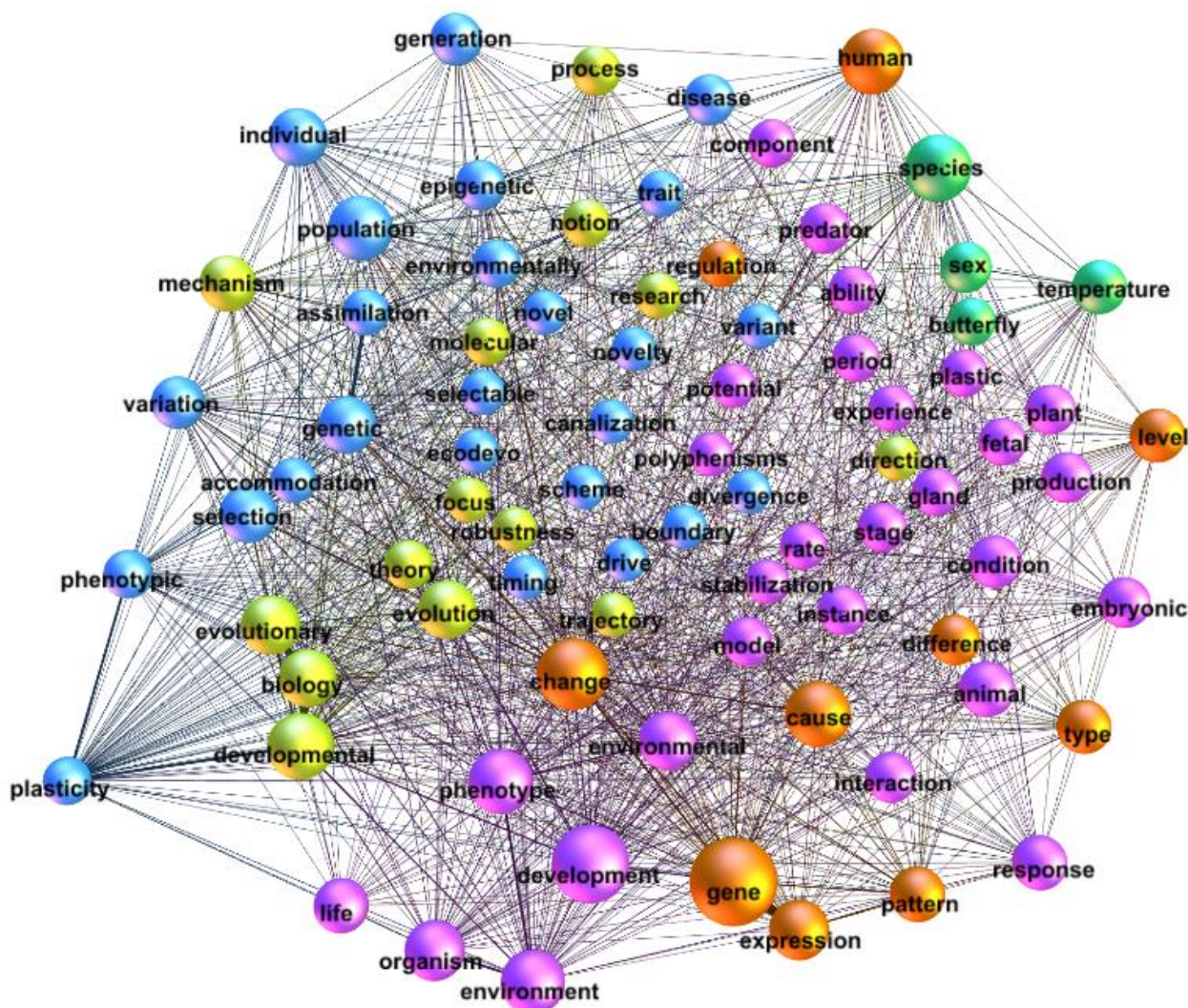


Para a rede ego "gene" podemos identificar uma comunidade em roxo ("evolutionary", "developmental", "biology" e "mechanism") que indica que a perspectiva genética da abordagem do termo aparece atrelada aos mecanismos evolutivos correlacionados aos estudos da biologia evolutiva do

desenvolvimento. Uma questão relevante em relação a presente rede-ego e que também a diferencia em relação às redes-ego do termo "gene" nos demais livros, se refere ao fato de que: subsequente aos valores mais altos dos coeficientes de centralidade de grau e de intermediação do conceito-ego "gene" (CG 54; CI 862.88), temos "cell" (CG 23; CI 76.06). Ou seja, ainda que estejamos nos referindo à rede-ego de gene, o papel funcional e o potencial explicativo das relações ao nível hierárquico celular aparecem em um tratamento conceitual que lhe confere forte relevância. Inclusive, o termo "function" aparece fortemente associado a ambos os termos, sendo os três modularizados em uma mesma comunidade verde. Em geral, para os demais livros, inclusive para as redes-ego de "function", encontrávamos sempre forte conectividade entre "function", "expression" e "gene", mas até então o papel funcional da célula não havia sido tão fortemente destacado. Este achado nos indica que no tratamento da obra as pesquisas concernentes aos estudos da evo-devo apontam para um avanço afirmativo em relação à elaboração de uma teoria celular que complementa uma perspectiva meramente centrada no papel funcional dos genes.

Sobretudo, a rede ego "gene" do presente livro apresenta uma configuração que integra os diversos níveis hierárquicos de organização dos seres vivos e as relações estabelecidas entre os diversos elementos específicos que os compõem, dentre eles: genes, alelos, mutações, hoxes, padrão de expressão, sequências regulatórias específicas, regiões promotoras, padrões de metilação, proteína, célula, formação de tecidos, dinâmicas de sinalização e os processos embriológicos na formação dos corpos, organismo, espécie, população e as relações seletivas da variação. Embora o termo "plasticity" não tenha ocorrido explicitamente na rede, podemos identificar que as relações de plasticidade estão devidamente contempladas na estruturação da mesma, o que podemos inferir através da forte conectividade estabelecida entre as mudanças fenotípicas, mudanças ambientais, desenvolvimento, meio ambiente e organismo; termos estes que aparecem destacados na comunidade em laranja, fortemente conectados entre si e em associação com as demais dinâmicas regulatórias presentes na rede. Todavia, poderemos compreender melhor o tratamento dado pelo livro às relações concernentes ao termo "plasticity" em sua própria rede-ego, a qual analisaremos a seguir.

Figura 44: Rede-ego do termo “plasticity” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

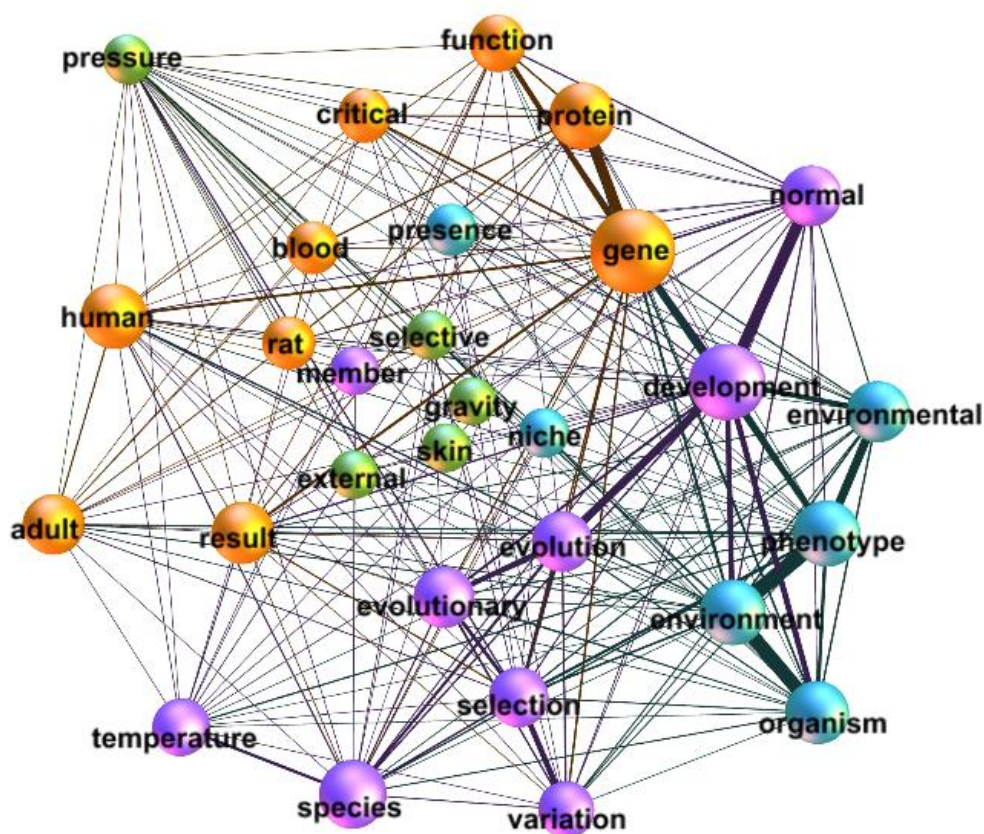


O conceito ego "plasticity" aparece em um mesmo contexto explicativo que já havia sido indicado na rede-ego de "gene" anteriormente discutida, que envolve as relações de mudança nos padrões de expressão gênica, considerando aspectos das relações internas e externas ao organismo, no desenvolvimento de variações fenotípicas em resposta às interações com as mudanças ambientais. A rede traz na comunidade azul em co-ocorrência o conceito-ego "plasticity" e o conceito-chave "selection", este fortemente associado com a perspectiva da acomodação genética e o papel da evo-devo para a compreensão dos referidos processos. Outra co-ocorrência importante, ainda na mesma comunidade de "plasticity", se refere aos conceitos de "developmental-drive" e "canalization", os quais essencialmente atrelados à noção de plasticidade desenvolvimental afirmam o sentido de positividade na orientação do surgimento de novidades evolutivas ambientalmente induzidas. A presença do termo “polyphenism” também corrobora com a referida

interpretação, indicando a correspondência entre a plasticidade e a emergência de novos fenótipos alternativos induzidos pelo meio ambiente.

Temos os conceitos “genetic” e “epigenetic” essencialmente correlacionados, visto que co-ocorrem em uma mesma comunidade, contemplados na rede-ego do conceito “plasticity”. Não podemos deixar de destacar que é primeira vez que aparece de modo explícito o conceito de epigenética. Ou seja, o tratamento conceitual do autor salienta o papel integrativo da plasticidade em interconectar as dinâmicas de processos internos e externos ao organismo; e também, o papel fundamental que a mesma desempenha para a integração conceitual entre ambas dimensões genéticas e epigenéticas dos processos de herança, considerando seus aspectos em âmbito desenvolvimental e evolutivo.

Figura 45: Rede-ego do termo “pressure” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

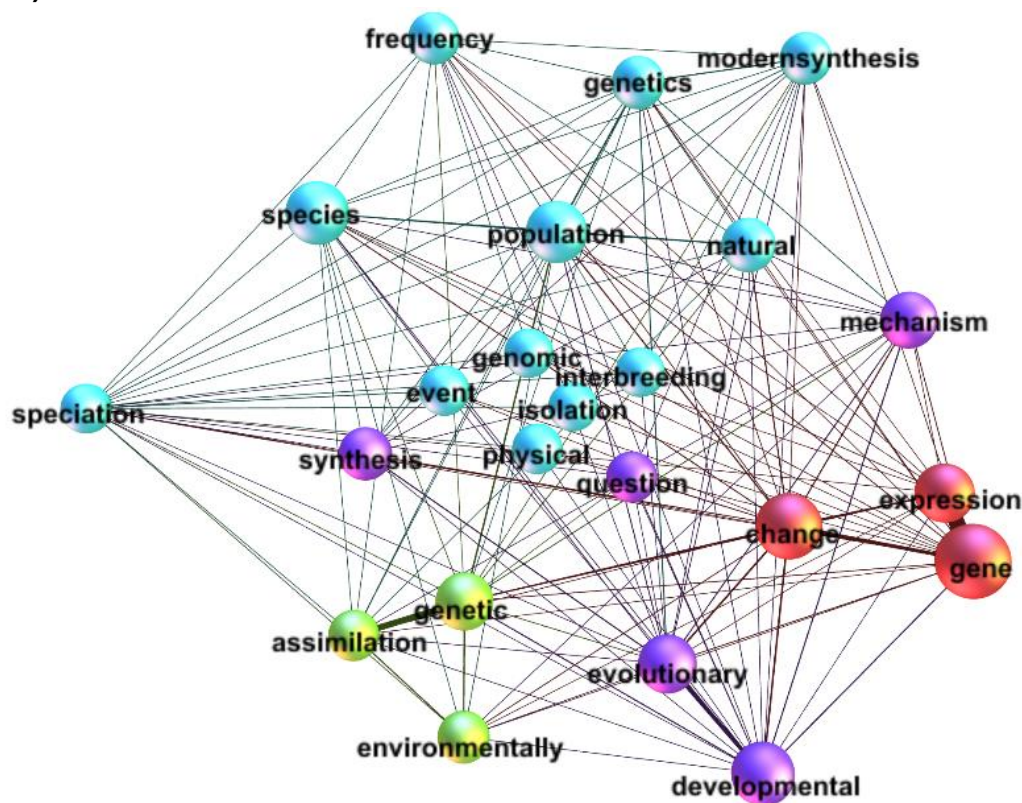


Na rede-ego "pressure", utilizada para capturar relações correspondentes ao conceito de pressão seletiva, obtivemos uma estruturação conceitual que contempla a perspectiva desenvolvimental e evolutiva das relações entre organismo, fenótipo e meio ambiente. Podemos notar que estes três últimos conceitos referidos aparecem na rede fortemente conectados, estabelecendo alta incidência-fidelidade entre si e ao termo "development", o que podemos verificar pela espessura das arestas que os conectam. Configuração que nos

aponta para o enfoque das questões associadas à plasticidade desenvolvimental. Os referidos termos também aparecem em co-ocorrência na comunidade em azul com o termo "niche" e deste modo, indicando que no tratamento da obra as questões de adaptabilidade às pressões seletivas perpassam fundamentalmente por um sentido de integração entre os estudos das dinâmicas de construção de nicho e da plasticidade desenvolvimental dos organismos. O que representa um achado relevante, pois contempla uma importante dimensão integrativa que concerne à nossa investigação sobre os rumos de uma nova síntese entre o internalismo e externalismo na evolução. Ou seja, nos fornece um sentido de orientação em relação a necessidade de um trabalho efetivo de síntese que integre os estudos referentes a adaptabilidade às pressões seletivas, a construção de nicho e a plasticidade desenvolvimental.

Também obtivemos altos valores de centralidade de intermediação para o conceito de "organism" (CI: 10.08, entre os dez maiores da rede), o qual sendo também bastante heterófilo (E-I Index 0.56) integra diversas relações entre os blocos conceituais modularizados na rede. O que nos indica que a referida síntese apontada é também interdependente do reconhecimento do organismo enquanto nível hierárquico fundamental; e logo, da relevância dos seus papéis funcionais enquanto unidade organizacional que responde ativamente aos estímulos do meio – transformando a si próprio e também modificando o ambiente ao seu redor.

Figura 46: Rede-ego do termo "speciation" do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)



A rede-ego “speciation”, tal qual nos indicam os valores dos termos com mais altos coeficientes de centralidade de grau, intermediação e elevada heterofilia (“gene”, “change”, “evolutionary”, “developmental”), o conceito-ego aparece dentro do contexto explicativo de mudanças desenvolvimentais e evolutivas decorrentes de mudanças nos padrões de expressão gênica.

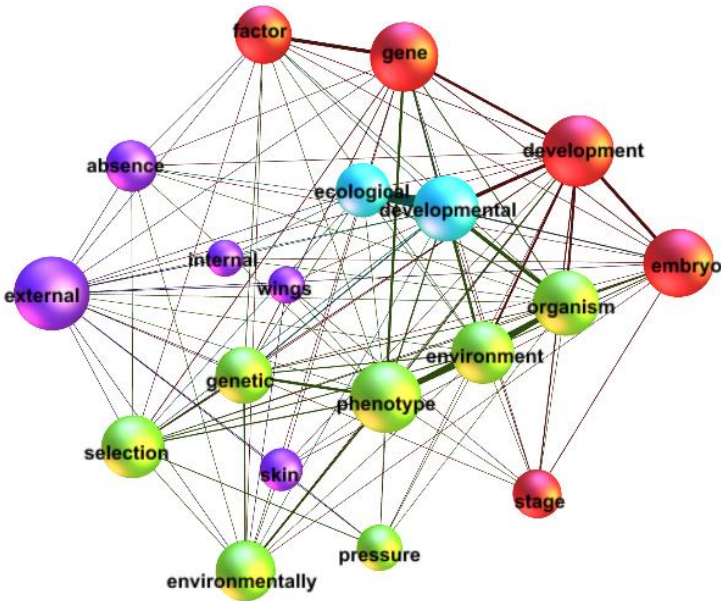
Tabela 8: Dados parciais da rede-ego do termo “speciation” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Label	CG	CI	E-I Index
gene	20	19.13	0.80
change	20	13.27	0.80
developmental	19	9.32	0.57
evolutionary	18	6.20	0.55

Na rede ego “speciation” temos em azul uma comunidade que comporta termos que associam o conceito-ego a uma perspectiva clássica das abordagens presentes na síntese moderna, tais como: as questões de especiação envolvendo as mudanças nas frequências gênicas das populações naturais em decorrência do isolamento e do inter cruzamento entre seus membros. Por outro lado, temos em roxo uma comunidade que destaca a questão da emergência de uma nova síntese que incorpora na interpretação das dinâmicas de especiação, novos mecanismos decorrentes de uma perspectiva desenvolvimental evolutiva. Esta referida perspectiva na rede associa-se ao construto de relações conceituais que envolvem as mudanças dos padrões de expressão gênica (comunidade em vermelho) em correlação com as dinâmicas de assimilação genética ambientalmente induzidas (comunidade em verde).

Terceira etapa de análise:

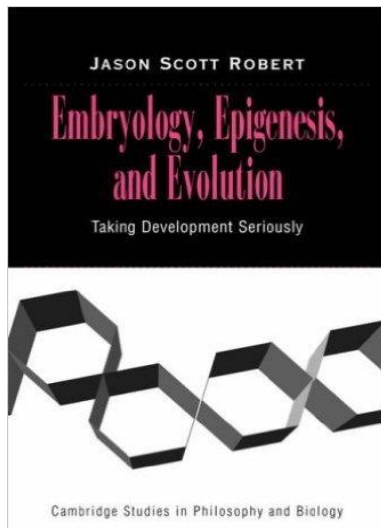
Figura 47: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)



A rede-ego "internal-external" traz, como indicativo direto de integração do livro na abordagem efetivada entre o internalismo e externalismo na evolução, a co-ocorrência dos termos "internal" e "external" modularizados na comunidade (em roxo); resultado que atesta que os referidos conceitos-egos são tratados em íntima associação. Encontramos também os conceitos "organism", "phenotype" e "environment" (em verde) que aparecem na rede fortemente conectados como podemos notar pelo posicionamento e espessura das arestas que os conectam, estabelecendo alta incidência-fidelidade entre si, e aos termos "developmental" e "ecological" (em roxo), o que aponta para o enfoque de questões associadas ao estudo ecológico e desenvolvimental da plasticidade fenotípica dos organismos enquanto resposta às condições ambientais. O par "ecological" e "developmental" estabelece o maior coeficiente de incidência-fidelidade obtido para todos os demais pares de conceitos em toda a rede, um resultado que nos indica que o sentido de integração entre o internalismo e o externalismo na evolução, no tratamento da presente obra, perpassa por uma essencial interconectividade entre o ecológico e o desenvolvimental. Sendo assim, de fato, como nos sugere o próprio título do livro "Ecological Developmental Biology", dentre as múltiplas tarefas empreendidas por uma nova síntese evolutiva, encontra-se o esforço de integrar a perspectiva desenvolvimental e evolutiva dos estudos contemporâneos com a dimensão ecológica das relações que o organismo estabelece com seu entorno.

2.7.4 Análise das redes do livro de Scott Robert, J. (2004)

Figura 48: Capa do livro de Scott Robert, J. (2004)



Primeira etapa de análise:

No caso de Scott Robert (2004), foi possível gerar redes-ego de 14 dos 29 termos que utilizamos como indicadores, sendo 6 dos 7 termos do bloco de termos que podem referir tanto a fatores internos quanto externos, 3 dos 11 termos no bloco relativo a fatores internos, e 5 dos 11 termos no bloco de termos concernentes a fatores externos. Sendo este também um livro que integra tanto fatores externos quanto internos ao organismo na explicação de processos evolutivos. Na *Tabela 9*, pode-se verificar quais termos geraram redes-egos e os números de nós obtidos para cada uma destas redes, com e sem o uso do filtro de Índice-Fidelidade-Limite (IFL).

Tabela 9: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Scott Robert, J (2004)

INTERNALISTA/EXTERNALISTA	Nº nós	INTERNALISTA	Nº nós	EXTERNALISTA	Nº nós
ECO-EVO-DEVO		CONSTRAINT	12	SELECTION#	47
EVO-DEVO	50	HOMEBOX #	48	ADAPTATION	14
PLASTICITY	9	INTERNAL	29	DRIFT	12
EVOLVABILITY	11	DEVELOPMENTAL-REPATTERNING		FUNCTION	75
MODULARITY	23	DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING		EXTERNAL	29
HOMOLOGY	7	DEVELOPMENTAL-DRIVE		PRESSURE	
GENE	70	STRUCTURALISM		FUNCTIONALISM	
INTERNAL/EXTERNAL	45	HETEROCHRONY		EXTERNALISM	
		HETEROTOPY		SELECTIVE-PATTERN	
		HETEROMETRY		ADAPTIVE-RADIATION	
		HETEROTYPY		SPECIATION	

Legenda das notações usadas na Tabela 9. Asterisco (*), indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite), entre parênteses apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro. Foram substituídos os indicadores originais pelos respectivos conceitos-ego: "gene-hox" por "homeobox"; e "natural-selection" por "selection".

1) no bloco de termos relativos a fatores tanto internos quanto externos (em azul) apenas não foram obtidas redes de termos que nomeiam a subdisciplina evolutiva: "eco-evo-devo". Este resultado apenas indica que no tratamento do autor não existem referências diretas ao recente campo da eco-evo-devo. Todavia, como veremos posteriormente durante as análises das redes do livro, é possível verificar a efetiva integração das questões ecológicas com as dinâmicas desenvolvimentais e evolutivas dos organismos em seu tratamento.

2) no bloco de termos internalistas (em verde), não obtivemos redes-ego a partir do termo "developmental reprogramming", "developmental repatterning", "Heterochrony", "heterotopy", "Heterometry", e "Heterotypy". Resultado que nos indica que no livro as questões relativas as reprogramações desenvolvimentais não contempladas. Também não foi obtida rede-ego para o termo "structuralism", como para os demais livros, o que apenas significa que a designação dessa corrente de pensamento não se encontra no texto.

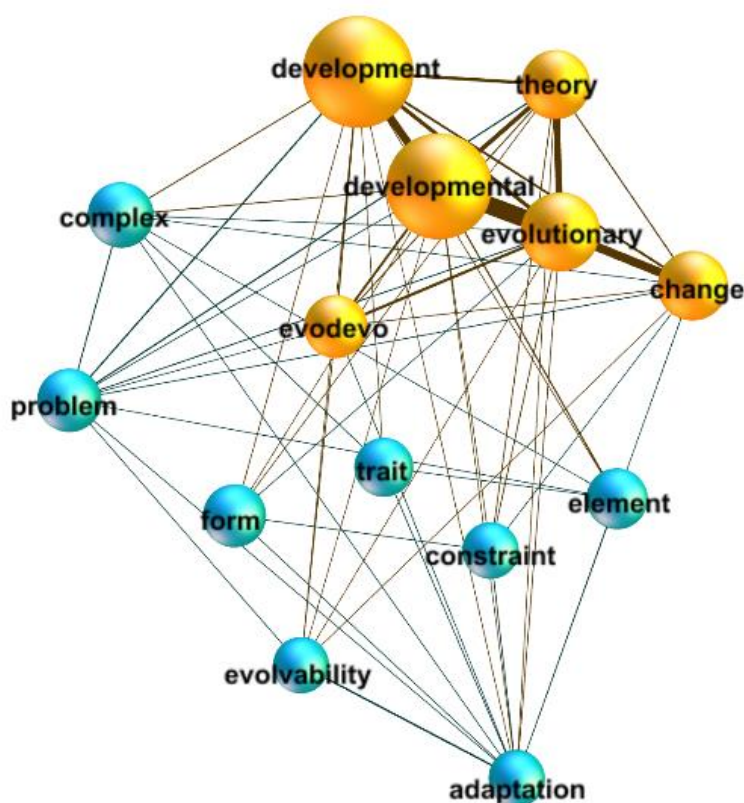
3) No bloco de conceitos externalistas, foram apenas obtidas redes-ego a partir dos termos: além de "external", "adaptaiton" "selection", "fuction" e "drift"; deste modo ficaram de fora as questões relativas às dinâmicas de especiação e de radiação adaptativa, referentes aos conceitos "speciation" e "adaptive radiation" que não geram redes-ego. Também não foram geradas redes-ego para os termos "externalism" e "functionalism", significando apenas que o livro não usa esses termos para designar as correntes filosóficas correspondentes. Outro termo para que também não obtivemos rede-ego foi "selective-pattern", mas como vimos, é um resultado limitado, na medida em que redes-ego foram

obtidas para outros conceitos associados a um discurso seletivo na biologia evolutiva.

Segunda etapa de análise:

Neste livro, selecionamos para apresentação e discussão as seguintes redes: “adaptation”; “evo-devo”; “selection”; “constraint”; “evolvability”; “modularity”; “gene”; “hox”; “function”; e “internal-external”. O que representa 9 (nove) das 15 (quinze) redes obtidas para o livro.

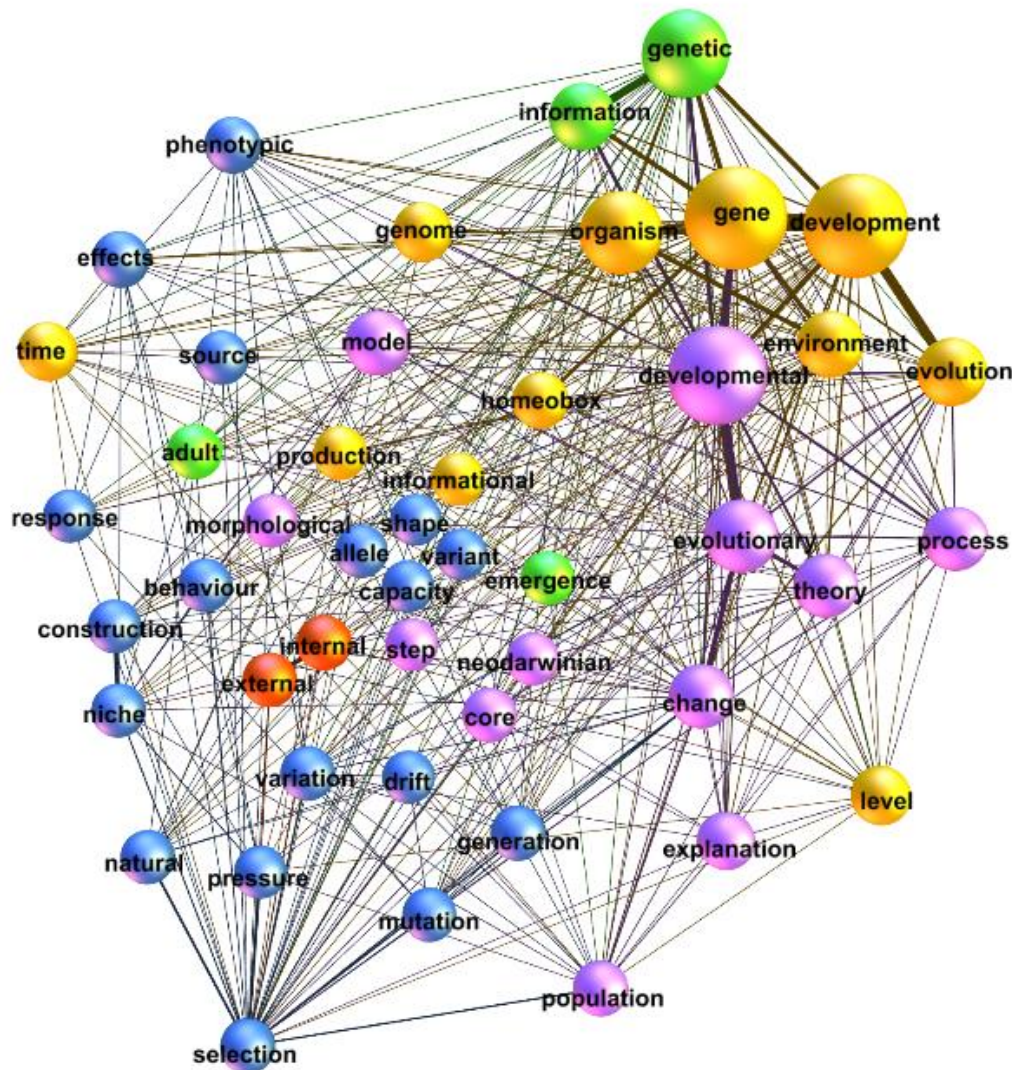
Figura 49: Rede-ego do termo “adaptation” do livro de Scott Robert, J. (2004)



A rede-ego "adaptation" do presente livro configurou uma rede pequena e de fácil leitura, na qual o conceito-ego aparece dentro de um contexto explicativo que se refere ao problema da complexidade para elaboração de uma teoria que integre uma compreensão da adaptabilidade dos processos desenvolvimentais envolvidos surgimento de mudanças evolutivas; visto que temos na rede-ego de adaptation os maiores coeficientes de grau e intermediação relativos aos termos: “adaptation” (CG: 13, CI: 8.92); “development” (CG: 12, CI: 6.35); “developmental” (CG: 12, CI: 4.75); “evolutionary” (CG: 11, CI: 2.77); “change” (CG: 10, CI: 1.70); “complex” (CG: 8, CI: 1.56); “problem” (CG: 10, CI: 1.79); “theory” (CG: 9, CI: 1.13).

Podemos também observar na comunidade azul e intimamente associados, os termos "evolvability", "adaptation" e "constraint" em co-ocorrência, três dos conceitos-chaves utilizados como indicadores em nossa pesquisa. Resultado que nos indica que no tratamento do livro a referida compreensão concernente à adaptabilidade das mudanças evolutivas, tal qual proposto pelo autor, está intimamente atrelada aos estudos da evolvabilidade e das restrições desenvolvimentais.

Figura 50: Rede-ego do termo “selection” do livro de Scott Robert, J. (2004)



A rede-ego "selection" traz, como indicativo direto da integração das relações entre abordagens internalistas e externalistas das dinâmicas desenvolvimentais e evolutivas, uma comunidade modularizada em vermelho que contém exclusivamente os termos “internal” e “external”. O que aponta diretamente para um tratamento integrado das duas referidas dimensões de abordagens evolutivas; além disso, os termos estabelecem entre si maior incidência-fidelidade que com qualquer outro termo da rede. O conceito-ego "selection" aparece em um contexto explicativo que relaciona a dinâmica das

informações genéticas conectando relações entre gene, organismo e desenvolvimento, onde é enfatizado as interações com o meio ambiente e processos desenvolvimentais e as mudanças evolutivas emergentes nas populações. Tal qual nos aponta os maiores coeficientes de intermediações e altas heterofilias relativos aos termos: “development”; “genetic”; “organism”; “developmental”; “gene”; “evolutionary”; “change”; “environment”; “evolution”; e “information”.

Tabela 10: Dados parciais da rede-ego do termo “selection” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus respectivos E-Index.

Label	CG	CI	E-I Index
development	41	100.76	0.56
genetic	37	55.68	0.83
organism	35	55.65	0.48
developmental	37	51.91	0.40
gene	37	51.02	0.45
evolutionary	31	28.09	0.41
environment	31	28.06	0.48
change	30	27.07	0.40
evolution	24	14.27	0.33
population	21	14.14	0.42
process	22	9.15	0.36
information	20	7.45	0.80

Podemos também enfatizar o tratamento hierárquico na abordagem das relações do termo "selection", a qual busca integrar um conjunto de explicações concernentes aos múltiplos níveis de ação das pressões seletivas. O termo "level", inclusive, em decorrência da configuração espacial fornecida pela força Atlas2, aparece deslocado do interior da sua comunidade amarela pareando-se com termo "explanation" - com o qual estabelece alto índice de incidência-fidelidade (valores que podem ser comparados na tabela da sua respectiva pasta de anexos), sendo menor que apenas alguns poucos pares que estes termos estabelecem com os termos mais centrais e heterófilos da rede, já citados acima. Resultado que, em uma rede-ego de "selection", aponta para a ênfase direcionada aos diferentes níveis de explicação das relações seletivas. Também as demais conexões (formação de pares) que o termo "level" estabelece corrobora com a referida interpretação de decomposição hierárquica das relações seletivas, as quais destacam: além de nível de explicação, teoria de níveis, nível de processos, nível de mudanças evolutivas, nível ambiental, nível do desenvolvimento, nível do organismo, nível de gene e genoma, nível de seleção, nível evolutivo, nível interno e externo, nível de gerações, nível de emergência, nível de construção de nicho, nível de pressões seletivas, nível de fenótipo, dentre outros.

A rede-ego “evo-devo” configura um contexto explicativo que relaciona o campo da biologia evolutiva do desenvolvimento aos estudos das mudanças de padrão da expressão gênica e o surgimento de mudanças evolutivas. Tal qual nos aponta os maiores coeficientes de centralidades de grau e intermediação dos termos: “development”, “developmental”, “evolutionary” “gene”, “evolution”, “biology”, “change” e “organism”, sendo estes termos perfeitamente integrados as demais comunidades. Como podemos observar na *Tabela 11* abaixo, parte destes termos são heterófilos e outros apresentam seu coeficiente de E-I Index em torno de 0 (zero) e deste modo, estabelecem igualitariamente conexões com membros internos e externos a sua comunidade.

Tabela 11: Dados parciais da rede-ego do termo “evo-devo” contendo as métricas para os termos com maiores valores de centralidade de grau e de intermediação, com seus E-Index.

Label	CG	CI	E-I Index
evodevo	49	128.72	0.06
development	48	109.55	0.58
developmental	46	91.39	0.04
evolutionary	41	57.84	0.55
Gene	38	35.79	0.47
evolution	33	31.54	0.57
Biology	36	30.96	-0.05
Change	27	23.13	-0.11
organism	31	19.08	0.35

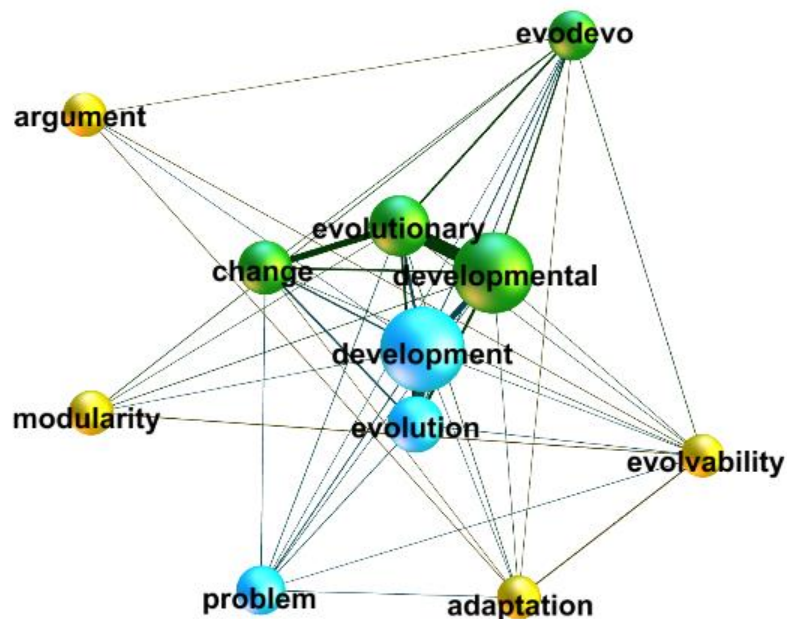
Observamos nesta rede uma co-ocorrência relevante que aparece na comunidade em amarelo e que jamais ocorreu em nenhuma outra rede analisada, a qual se refere a presença dos termos “evo-devo” e “devo-evo”. Tal co-ocorrência evoca uma bidimensionalidade complementar em relação aos sentidos de explicação que conectam os processos desenvolvimentais e evolutivos. Ou seja, teríamos: uma perspectiva que busca contribuir para uma compreensão do papel do desenvolvimento para evolução adaptativa dos organismos; e de modo complementar, inversamente, uma segunda perspectiva que busca uma compreensão do papel da evolução para as mudanças adaptativas do desenvolvimento.

Outro resultado importante obtido nesta rede se refere a presença de uma comunidade vermelha que contém os termos: “programme”, “genetic”, “information” e “epigenetic”; a co-ocorrência dos termos “genetic” e “epigenetic” em uma mesma comunidade, aponta para um segundo sentido de complementação das abordagens desenvolvimentais e evolutivas, a qual se refere a integração das dimensões de herança genéticas e epigenéticas. Do ponto de vista de uma análise comparada dos livros, esse resultado mais uma

vez aproxima o tratamento dos autores Scott Robert e Gilbert Scott, pois os seus respectivos livros foram os únicos que destacaram explicitamente admissão epigenética de uma nova síntese evolutiva correlacionada aos estudos da evo-devo. O que nesta rede aparece também sugerido pela co-ocorrência na comunidade em amarelo dos termos: "explanation", "problem", "theory", "synthesis", "genetic", "model", "challenge" e "inheritance".

Na comunidade em verde, mais uma vez, a rede destaca o papel dos homeoboxes para a dinâmica regulatória dos processos desenvolvimentais; e em amarelo entramos também o termo "DST" que se refere as contribuições das pesquisas desenvolvimentais dentro do campo da "Developmental Systems Theory". Na comunidade em roxo são trazidos em co-ocorrência os termos "evolvability", "modularity" e "adaptation", indicando mais um sentido de síntese integrativa concernente aos estudos da evo-devo, que se refere a interdependência dos processos adaptativos que correlacionam a modularidade e a evolvabilidade dos organismos. O mesmo resultado se repete na rede-ego "evolvability" que trazemos centralizada abaixo, ratificando a perspectiva de abordagem do termo no tratamento do livro.

Figura 52: Rede-ego do termo "evolvability" do livro de Scott Robert, J. (2004)



tratamento do autor as análises seletivas e funcionais representam elos essenciais de integração das relações hierárquica de processos desenvolvimentais e evolutivos. Destacando o sentido de orientação das concentrações das abordagens funcionais efetivados pelo livro, aparecem na comunidade em roxo, dois pares de conceitos com altos coeficientes de centralidades e estabelecendo forte incidência-fidelidade entre si, sendo estes: "gene-development" e "environment-organism".

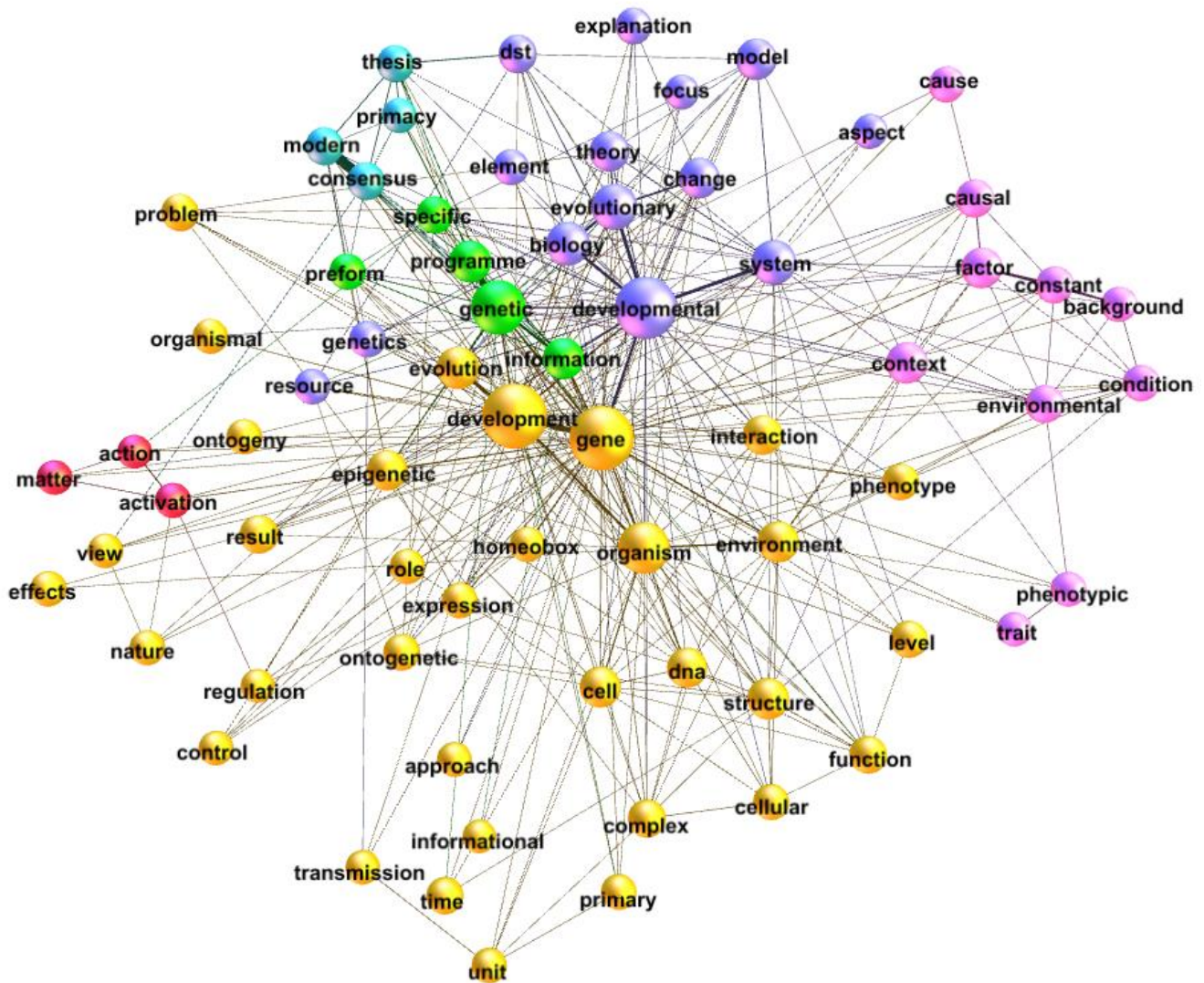
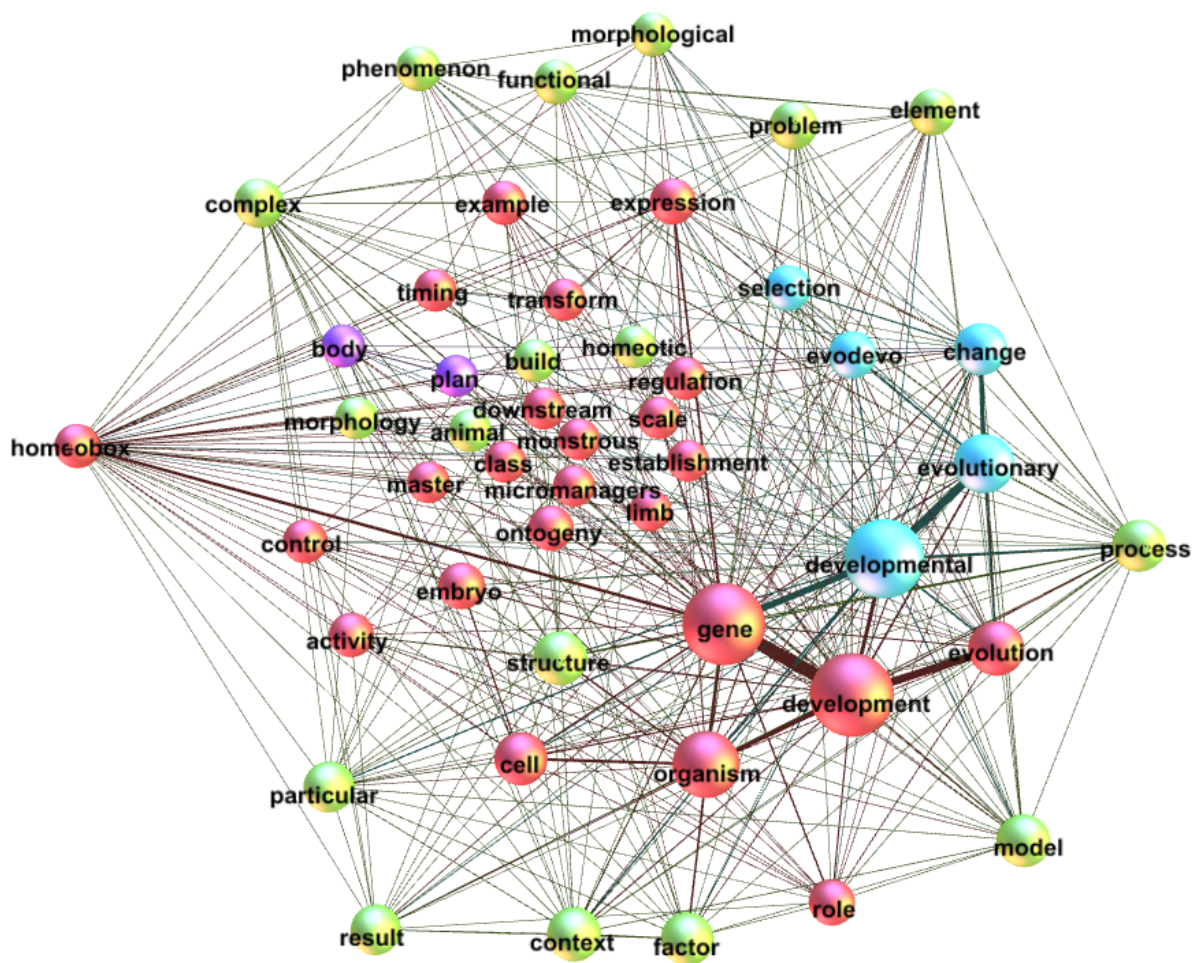


Figura 55: Rede-ego do termo “homeobox” do livro de Scott Robert, J. (2004)

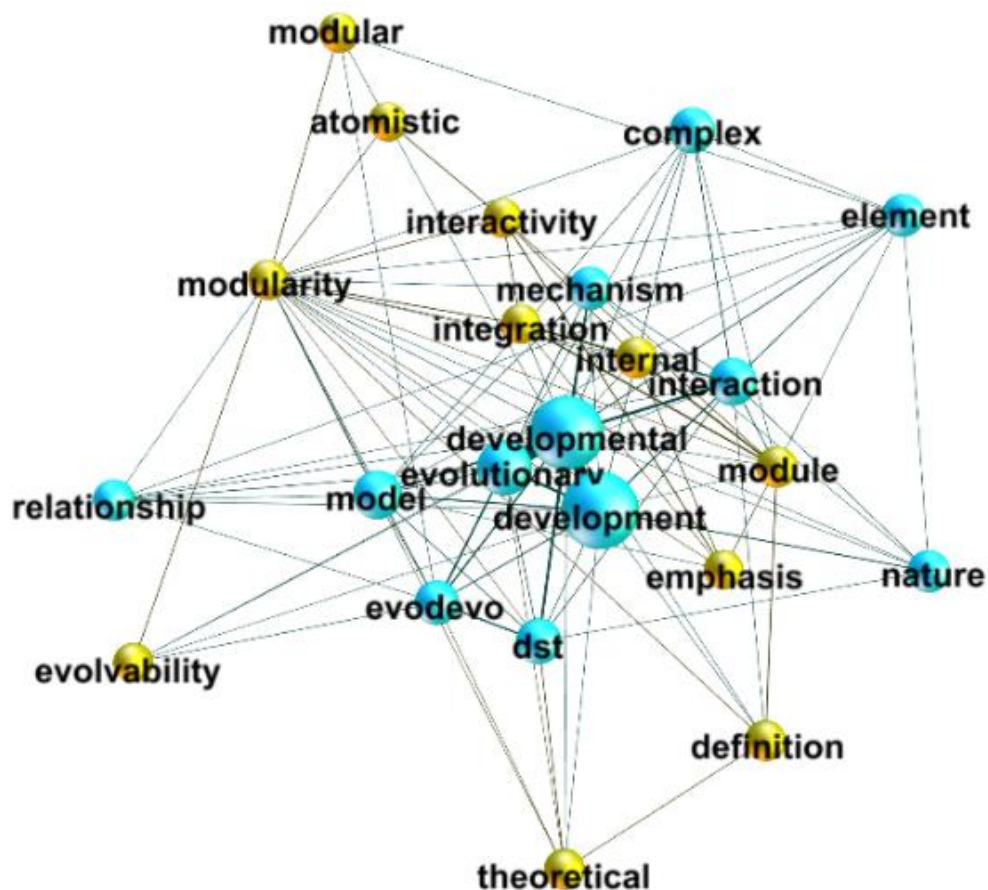


Discutiremos agora as redes-ego "gene" e "homeobox" (Figuras 54 e 55) conjuntamente, em decorrência de se tratarem de conceitos correlacionados e de trazerem em suas redes informações similares. Em ambas as referidas redes encontramos o enfoque direcionado para as relações de controle informacional dos processos regulatórios do desenvolvimento e implicações evolutivas decorrentes. O termo homeobox que é um termo comum a ambas as redes, em sua rede-ego e dentro da comunidade vermelha que o contém aparece associados a termos como: "master", "micromanagers", "control", "activity", "regulation", "expression", "ontogeny", "embryo", "development", "organism" e "evolution", os quais em correlação ratificam o enfoque da abordagem acima referido. Ainda na rede-ego de “homeobox”, encontramos em destaque em uma comunidade roxa que comporta apenas os termos "body" e "plan", o que releva o papel fundamental desses genes específicos para os estudos relativos aos padrões de estruturação dos planos corporais dos organismos multicelulares.

Em ambas as redes o contexto explicativo em que os conceitos-egos são trazidos, destacam fundamentalmente o papel dos genes e as suas relações com o desenvolvimento embriológico e ontogenético dos organismos e o surgimento

de mudanças evolutivas. Na rede-ego de gene é possível identificar, na comunidade em amarelo, o tratamento de questões relativas a plasticidade desenvolvimental e fenotípica dos organismos em decorrência das interações externas ambientais; embora o conceito "plasticity" não apareça explicitamente na rede, a referida comunidade traz fortemente associados os termos "interaction", "organism", "environment" e "phenotype", corroborando com a interpretação sugerida. Também não podemos deixar de destacar, na rede-ego "gene" na comunidade em amarelo, a presença do termo "epigenetic" na mesma comunidade do conceito-ego, o que mais uma vez corrobora com a indicação de que, no tratamento do livro, ambas as dimensões genéticas e epigenéticas das dinâmicas de herança desenvolvimental e evolutivas são efetivamente contempladas.

Figura 56: Rede-ego do termo “modularity” do livro de Scott Robert, J. (2004)

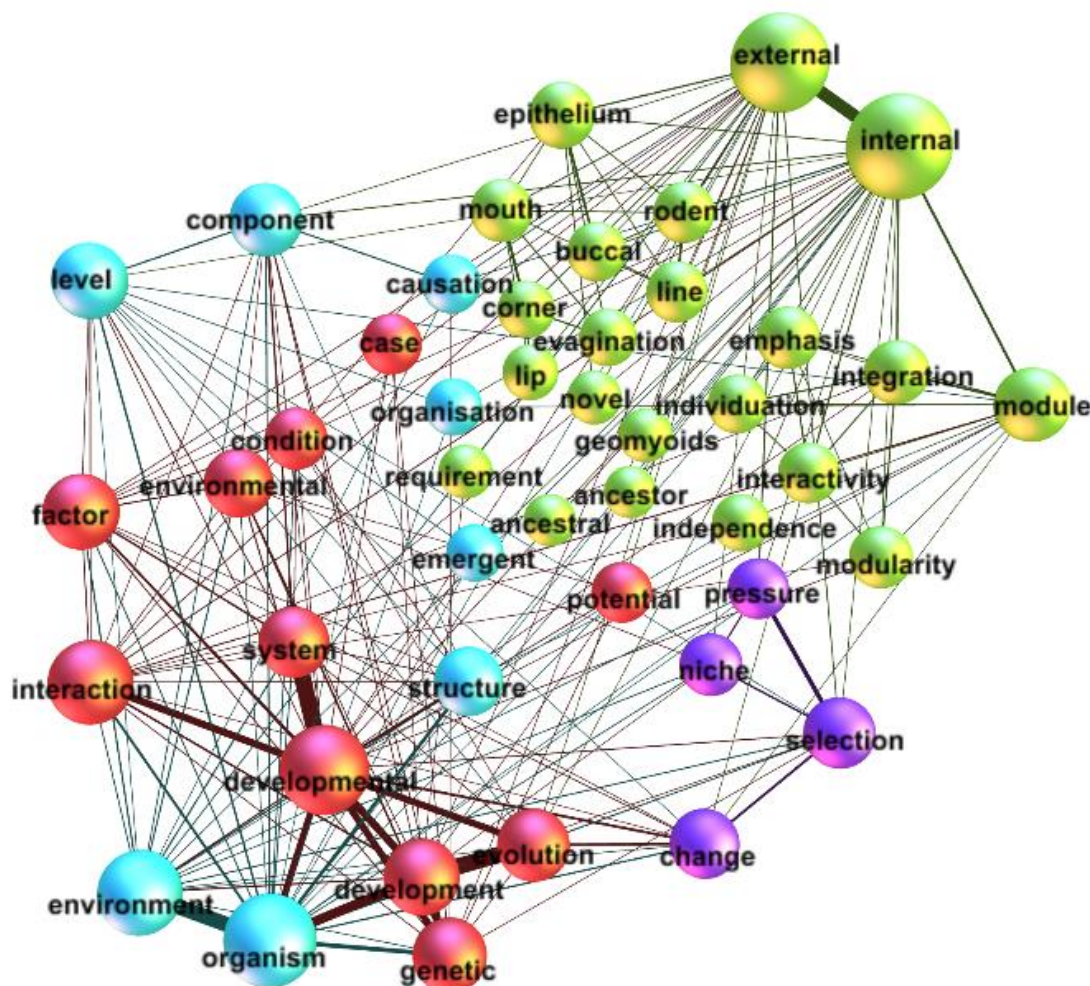


A rede-ego "modularity" aparece na perspectiva de elaboração de um modelo desenvolvimental evolutivo, o qual associa-se as relações e sobreposições dos estudos da evo-devo e DST. Como nos indica os termos com maiores centralidades de intermediação, representados pelas maiores esferas localizadas ao centro da rede. A rede traz uma abordagem da modularidade que destaca o papel atomístico dos módulos, enquanto unidade morfofuncional do desenvolvimento; bem como, as interdependências desenvolvimentais que se

estabelecem através das interatividades entre os mesmos. A rede aponta os estudos da modularidade com um elemento essencial de integração das relações internas desenvolvimentais para a elaboração de um modelo teórico desenvolvimental evolutivo. Como nos indica a presença dos termos associados: "internal", "integration", "theoretical", "model", "evolutionary" e "developmental". Em co-ocorrência na comunidade em amarelo encontramos os termos "evolvability" e "modularity", mais uma vez indicando que no tratamento do livro existe uma ênfase de que: das propriedades intrínsecas concernentes as unidades morfofuncionais do desenvolvimento (módulos desenvolvimentais), decorrem implicações essenciais para compreensão das perspectivas de evolvabilidade dos organismos.

Terceira etapa de análise:

Figura 57: Rede-ego híbrida dos termos “internal” e “external” do livro de Scott Robert, J. (2004)



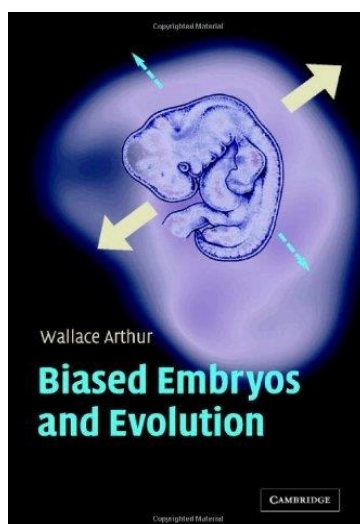
Como evidência direta da integração dos processos desenvolvimentais e evolutivos temos a presença dos termos "internal" e "external" modularizados em uma mesma comunidade destacada em verde. O referido par aparece em forte

associação estabelecendo alta incidência-fidelidade entre si. Os conceitos-ego são trazidos em uma rede que configura um contexto explicativo que se refere às relações entre o organismo e o meio ambiente; destacando, como podemos visualizar na comunidade em vermelho, as relações genéticas, desenvolvimentais e evolutivas que se estabelecem através das interações de fatores e condições ambientais com os sistemas desenvolvimentais dos organismos.

Em roxo temos uma comunidade que responde a uma importante dimensão integrativa das relações internalistas e externalistas dos processos desenvolvimentais e evolutivos, a qual se refere aos estudos relativos das dinâmicas de construção de nicho e as alterações dos padrões de pressão seletiva decorrentes. A referida comunidade comporta os termos "niche", "change", "selection" e "pressure" fortemente associados. Também como já havia sido destacado na rede-ego "function", a rede "internal-external" ao trazer em associação os termos "causation", "level" e "organization", aponta para a perspectiva de uma análise funcional que busque integrar as relações dos processos causais que ocorrem nos diversos níveis hierárquicos de estruturação desenvolvimental e evolutiva dos organismos. A rede também enfatiza, como na rede anterior analisada (rede-ego "modularity"), os estudos da modularidade como um elemento essencial de integração das relações internas desenvolvimentais; como nos indica a presença dos termos associados: "internal", "integration", "modularity", "module", "interactivity" e "independence".

2.7.5 Análise das redes do livro de Arthur W. (2004)

Figura 58: Capa do livro de Arthur W. (2004)



Primeira etapa de análise:

No caso de Arthur Wallace (2004), foi possível gerar redes-ego de 14 dos 29 termos que utilizamos como indicadores, sendo 5 dos 7 termos do bloco de termos que podem referir tanto a fatores internos quanto externos, 5 dos 11 termos no bloco relativo a fatores internos, e 4 dos 11 termos no bloco de termos concernentes a fatores externos. Resultado que demonstra que no texto são considerados tanto fatores externos quanto internos ao organismo na explicação de processos evolutivos. Na *Tabela 12*, pode-se verificar quais termos geraram redes-egos e

os números de nós obtidos para cada uma destas redes, com e sem o uso do filtro de Índice-Fidelidade-Limite (IFL).

Tabela 12: Tabela geral dos dados das redes-ego obtidas no livro de Arthur Wallace (2004).

INTERNALISTA/EXTERNALISTA	Nº nós	INTERNALISTA	Nº nós	EXTERNALISTA	Nº nós
ECO-EVO-DEVO		CONSTRAINT	16	SELECTION #	26*(432)
EVO-DEVO	28	GENE-HOX #	7	ADAPTATION	23
PLASTICITY	5	INTERNAL	41	DRIFT	22
EVOLVABILITY		DEVELOPMENTAL-REPATTERNING		FUNCTION	
MODULARITY	3	DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING	20	EXTERNAL	33
HOMOLOGY	9	DEVELOPMENTAL-DRIVE		SELECTIVE-PRESSURE	
GENE	32* (450)	STRUCTURALISM		FUNCTIONALISM	
INTERNAL/EXTERNAL	52	HETEROCHRONY	12	EXTERNALISM	
		HETEROTOPY		SELECTIVE-PATTERN	
		HETEROMETRY		ADAPTIVE-RADIATION	
		HETEROTYPY		SPECIATION	

Legenda das notações usadas na *Tabela 12*. Asterisco (*), indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite), entre parênteses apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro. Foram substituídos os indicadores originais pelos respectivos conceitos-ego: "gene-hox" por "hox"; e "natural-selection" por "selection".

1) No bloco de termos relativos a fatores tanto internos quanto externos (em azul) apenas não foram obtidas redes de termos que nomeiam a subdisciplina evolutiva "eco-evo-devo", indicando que no tratamento do autor não existem referências diretas ao recente campo da eco-evo-devo. Todavia, como veremos posteriormente durante as análises das redes do livro, foi possível verificar a efetiva integração das questões ecológicas com as dinâmicas desenvolvimentais e evolutivas dos organismos. Também foram encontradas referências ao conceito de "evolvability", não sendo possível gerar uma rede-ego para o mesmo, visto que a temática não perpassa o discurso do autor.

2) no bloco de termos internalistas (em verde), não obtivemos uma rede a partir do termo "developmental repatterning", mas trata-se de um resultado sem significado, visto o conceito equivalente de "developmental reprogramming" gera sua rede-ego; contudo, o livro gera rede-ego apenas de "heterochrony", não sendo possível obter redes-ego para os demais mecanismos de reprogramação desenvolvimental ("heterotypy", "heterotopy" e "Heterometry"). O conceito de "developmental drive" também não gera rede-ego, indicando que no livro se considera apenas o sentido restritivo de restrição dos vieses desenvolvimentais. Também não foi obtida rede-ego para o termo "structuralism", que como dito para outros livros, significando apenas que a designação dessa corrente de pensamento não se encontra no texto.

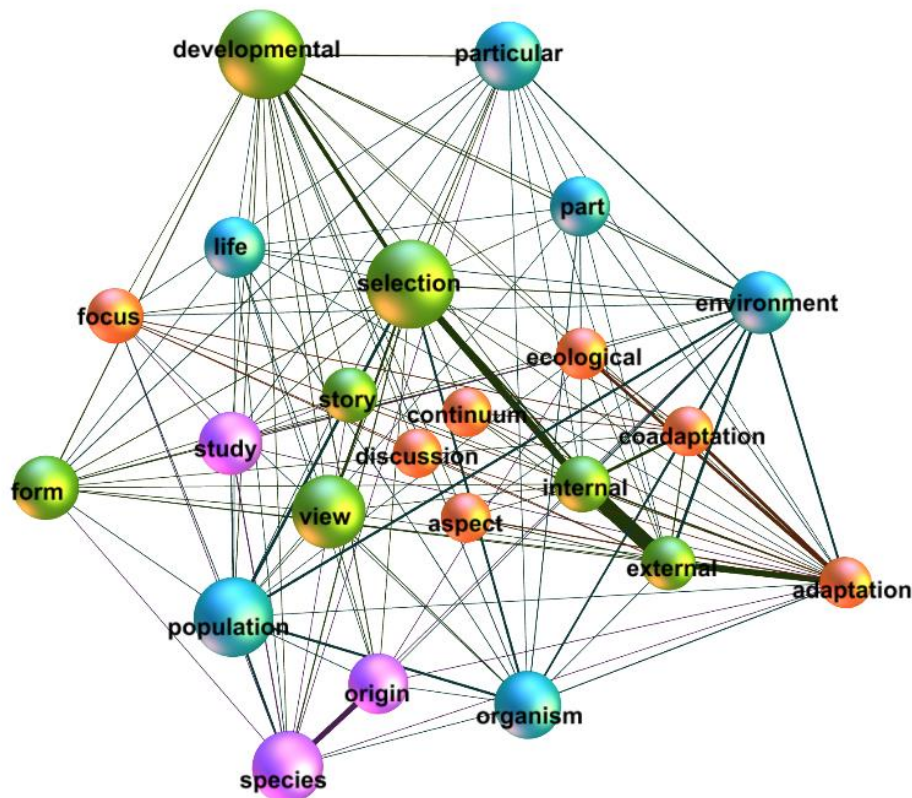
3) No bloco de conceitos externalistas, foram apenas obtidas redes-ego a partir dos termos: além de "external", "adaptaiton" "selection" e "drift"; deste modo ficaram de fora as questões relativas às dinâmicas de especiação e de radiação adaptativa, referentes aos conceitos "speciation" e "adaptative radiation" que não

geram redes-ego. Também não foram geradas redes-ego para os termos "externalism" e "functionalism", significando apenas que o livro não usa esses termos para designar as correntes filosóficas correspondentes. Outro termo para que também não obtivemos rede-ego foi "selective-pattern", mas como vimos, é um resultado limitado, na medida em que redes-ego foram obtidas para outros conceitos associados a um discurso seletivo na biologia evolutiva.

Segunda etapa de análise:

Neste livro, iremos discutir as seguintes redes: "adaptation"; "selection"; "constraint"; "reprogramming" "evo-devo"; "heterochrony"; e a rede-ego híbrida "internal-external". Comentaremos ao total: 7 (sete) das 15 (quinze) redes geradas pelo livro.

Figura 59: Rede-ego do termo "adaptation" do livro de Arthur W. (2004)

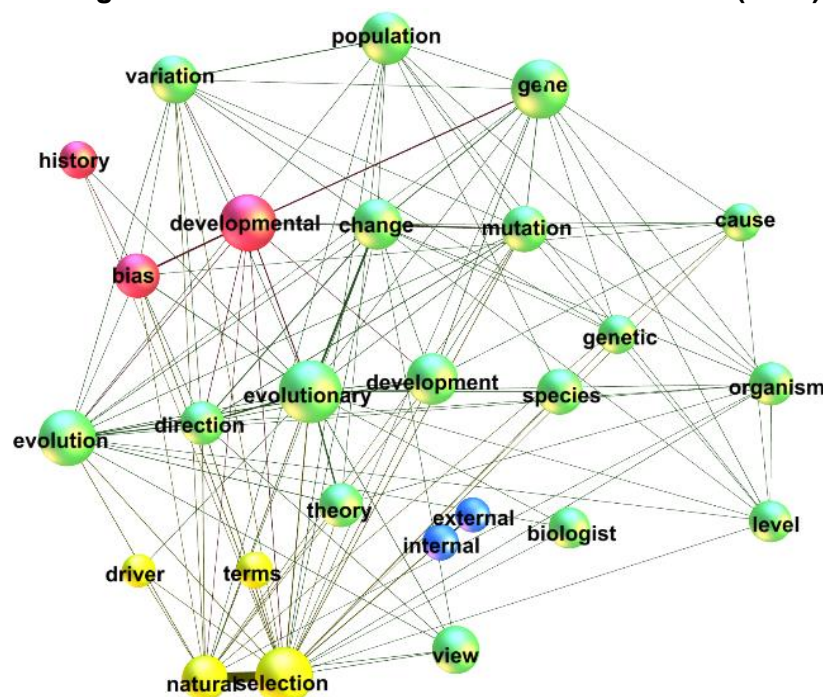


A rede-ego "adaptation" traz como evidência direta de que as questões da adaptabilidade dos organismos no tratamento do livro integram as dinâmicas internas e externas dos processos desenvolvimentais e evolutivos, a presença dos termos "internal" e "external" modularizados em uma mesma comunidade, destacada em verde, e de tal modo que os mesmos estabelecem entre si o maior coeficiente de incidência-fidelidade de toda a rede; o que pode ser facilmente identificado através da espessura da aresta que conecta os dois termos. Ambos os termos aparecem também fortemente associados ao conceito de "seleção", indicando uma perspectiva de abordagem que se desdobra em duas dimensões

de análises das dinâmicas seletivas: a primeira que se refere a uma seleção externa, no sentido externalista darwiniano clássico; e a segunda que se refere a uma seleção interna, no sentido primeiramente apontado por White (1965) e que dirige as abordagens seletivas aos processos de integração e co-adaptação das estruturas internas do organismo. Deste modo, antes mesmo que uma mudança evolutiva pudesse ser exposta aos efeitos da seleção externa, esta teria que primeiramente ultrapassar o filtro de uma seleção interna, a qual traz exigências coordenativas para o desenvolvimento de um organismo viável. A referida interpretação também pode ser corroborada ao verificarmos as altas incidências-fidelidades dos pares "adaptation-external" e "coadaptation-internal" que aparecem na rede fortemente associados. O que nos permite afirmar que no tratamento do livro, as questões de adaptabilidade têm o seu enfoque principal direcionado às dinâmicas de seleção do desenvolvimento, incluindo os processos de adaptação e co-adaptação às necessidades das seleções internas e externas ao organismo.

Podemos também destacar que a rede-ego "adaptation" apresentou uma estrutura topológica de comunidades bastante difusas, no sentido das mesmas não ocuparem regiões distintas da rede, os termos das diferentes comunidades aparecem entrelaçados, indicando um elevado grau de integração e baixa modularidade. O que nos leva a concluir que o conceito-ego da rede é um elemento conceitual integrativo que perpassa conectando continuamente os distintos blocos conceituais ao longo do discurso do livro. Ou seja, no livro, as diferentes concentrações de abordagens conceituais se integram através das perspectivas seletivas internas e externas dos processos desenvolvimentais e evolutivos.

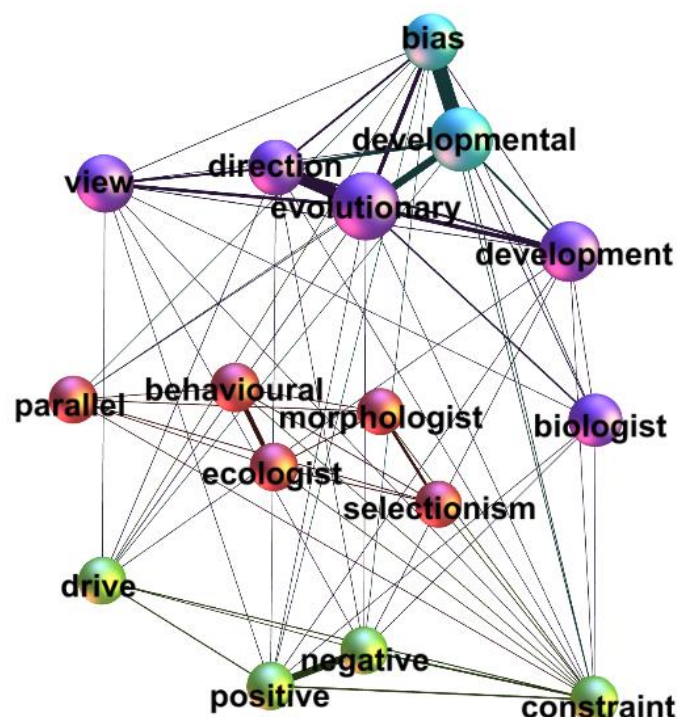
Figura 60: Rede-ego do termo “selection” do livro de Arthur W. (2004)



A rede-ego "selection" deste livro, assim como no livro de Scott Robert (2004), traz como indicativo direto da integração das relações entre abordagens internalistas e externalistas das dinâmicas desenvolvimentais e evolutivas, uma comunidade modularizada em azul que contém exclusivamente os termos "internal" e "external", indicando que os mesmos estabelecem entre si maior incidência-fidelidade que com qualquer outro termo da rede. Resultado que aponta diretamente para um tratamento integrado das duas referidas dimensões de abordagens evolutivas. O conceito-ego "selection" aparece em um contexto explicativo que aborda as questões dos vieses desenvolvimentais e os sentidos de direcionalidade desenvolvimental e evolutivo e as suas explicações concernentes ao entendimento das dinâmicas de origens das mudanças evolutivas. Em vermelho temos uma comunidade que contém os termos "history", "developmental", "bias", o que nos indica que no tratamento do livro existe uma ênfase numa perspectiva filogenética dos vieses desenvolvimentais que complementam as análises seletivas das mudanças evolutivas.

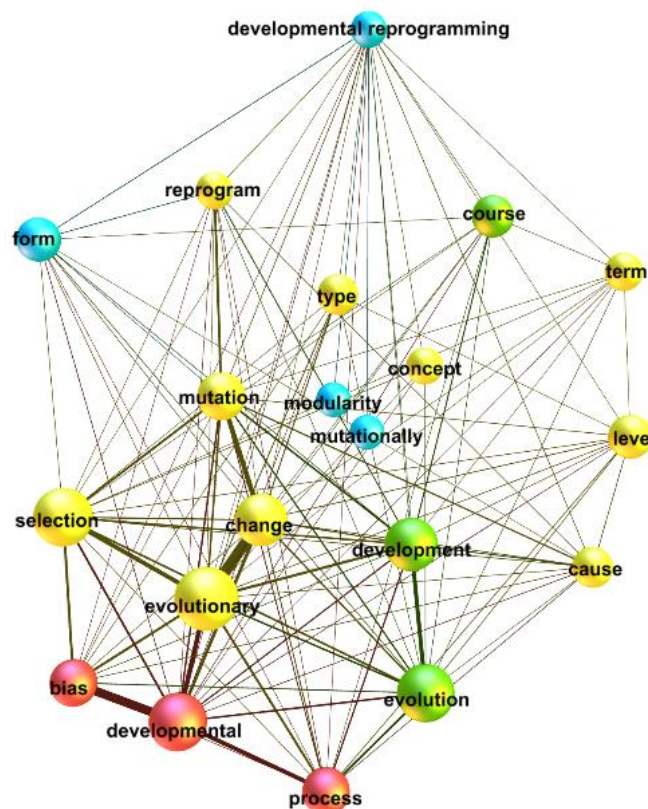
Podemos também enfatizar o tratamento hierárquico na abordagem das relações do termo "selection", a qual busca integrar um conjunto de explicações concernentes aos múltiplos níveis de ação das pressões seletivas. Na rede de "selection" o termo "level" aparece pareado com termo "organism", indicando a importância desse nível hierárquico de organização para a compreensão das dinâmicas seletivas. O termo "level" também estabelece outros pares significativos que indicam a perspectiva hierárquica das análises seletivas presentes nas abordagens do autor, tais como: "level-gene", "level-selection", "level-population", "level-variation", "level-change", e "level-mutation".

Figura 61: Rede-ego do termo “constraint” do livro de Arthur W. (2004)



O conceito-ego "constraint" aparece em um contexto explicativo que aborda as questões dos vieses desenvolvimentais e os sentidos de direcionalidade que se estabelecem ao longo dos cursos desenvolvimentais e evolutivos dos organismos. Como nos aponta o aglomerado de esferas de maior calibre posicionado na parte superior da rede, correspondendo aos termos com maiores centralidades de grau e de intermediação, também com altos coeficientes de heterofilia. Na comunidade em verde e fortemente associados, encontramos em co-ocorrência os termos: "drive", "positive", "negative" e "constraint". A presença destes termos correlacionados indica que no tratamento do livro são considerados tanto o sentido de positividade, quanto o sentido de negatividade dos vieses desenvolvimentais; ou seja, tanto uma propensão facilitada para percorrer determinadas rotas para o desenvolvimento, quanto a impossibilidade ou menor probabilidade de se estabelecer outros percursos desenvolvimentais. Na comunidade em vermelho encontramos em co-ocorrência os termos "parallel", "behavioural", "ecologist", "selectionism" e "morphologist"; o que nos indica que paralelamente às questões dos vieses desenvolvimentais as explicações evolutivas devam ser complementadas às perspectivas seletivas dentro dos âmbitos morfológicos, comportamentais e ecológicos.

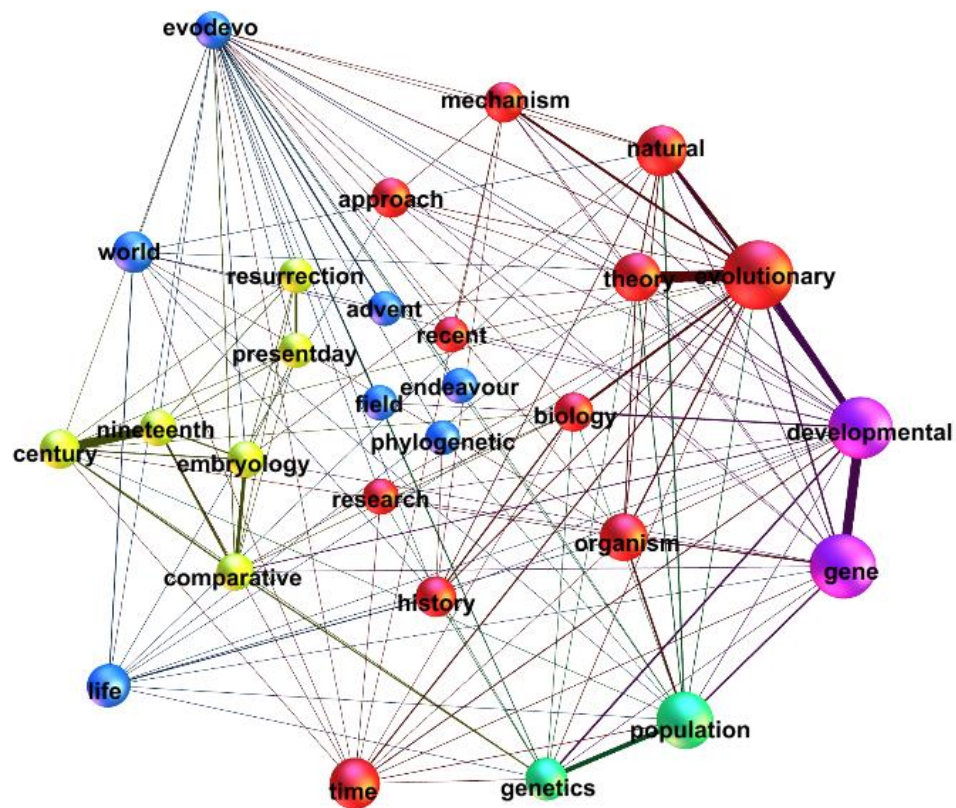
Figura 62: Rede-ego do termo “developmental-reprogramming” do livro de Arthur W. (2004)



A rede-ego "developmental reprogramming" aparece em um contexto explicativo que aborda em âmbito desenvolvimental e evolutivo as questões relativas à seleção de mudanças evolutivas. Como nos sugerem os termos com

os mais altos coeficientes de centralidade de grau e de intermediação na rede, sendo estes: "selection" (CG: 17 e CI: 4.88), "evolution" (CG: 17 e CI: 4.88), "developmental" (CG: 17 e CI: 4.88), "evolutionary" (CG: 17 e CI: 4.88) e "change" (CG: 16 e CI: 2.48). Do ponto de vista das co-ocorrências significativas que integram a referida rede, temos a presença do conceito "modularity" que se associa as questões dos vieses desenvolvimentais como destacamos. Desse modo, podemos afirmar que o tratamento do livro aponta para um sentido de síntese integrativa dos estudos desenvolvimentais e evolutivos que busque congregar os estudos associados dos vieses, das reprogramações e das modularidades desenvolvimentais, visto que estão intimamente implicados nas dinâmicas de adaptabilidade das novidades evolutivas dos organismos.

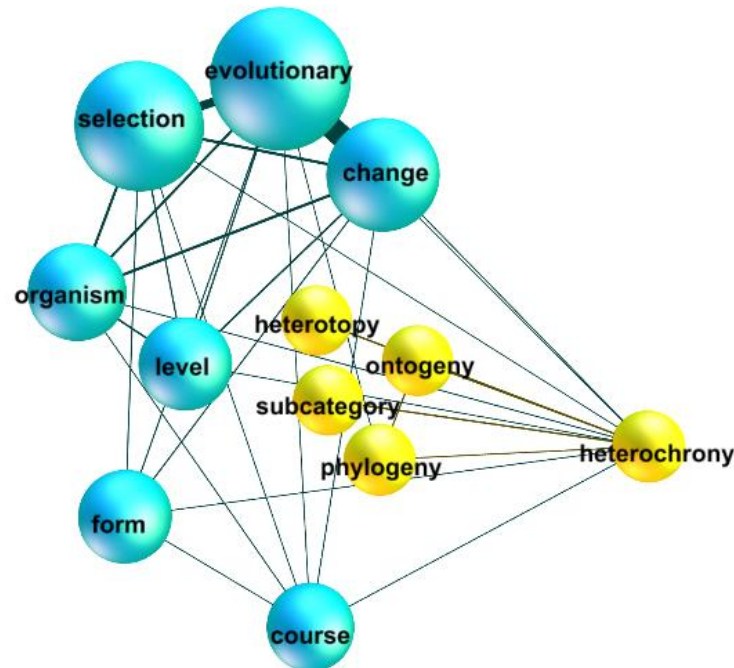
Figura 63: Rede-ego do termo “evo-devo” do livro de Arthur W. (2004)



Para a rede-ego "evo-devo" que representa os elos conceituais estruturados dentro de um campo de estudos, é esperado que os blocos conceituais representados através das suas comunidades correspondam às múltiplas dimensões integradas pela disciplina. Deste modo, na abordagem do autor são destacadas as respectivas dimensões integradas através dos estudos da "evo-devo": 1) em azul, o esforço efetivado pelo campo para a elaboração de uma perspectiva filogenética que integre aspectos desenvolvimentais e evolutivos, trazendo fortemente associados os termos "endeavour", "philogenetic" e "field"; 2) uma comunidade em amarelo que destaca o sentido de ressurreição, efetivado nos dias atuais pelos estudos da "evo-devo", em relação às pesquisas concernentes a embriologia comparada no século XIX,

trazendo fortemente associados os termos "nineteenth", "century", "embryology", "comparative", "presentday", "resurrection"; 3) em vermelho, uma comunidade que destaca uma perspectiva histórica das dinâmicas desenvolvimentais evolutivas; 4) em roxo, uma dimensão que comporta as dinâmicas associadas à genética desenvolvimental; e 5) em verde, também a genética de populações.

Figura 64: Rede-ego do termo “heterochrony” do livro de Arthur W. (2004)



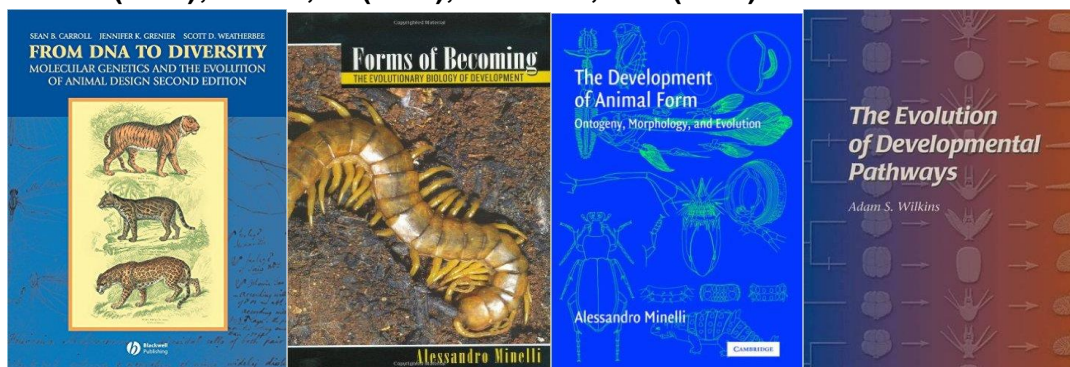
A rede-ego “Heterochrony” configura um contexto explicativo que tem como cerne as questões relativas a seleção das mudanças evolutivas, visto que os maiores coeficientes de centralidade correspondem aos termos "selection", "evolutionary" e "chage". Na mesma comunidade em azul na qual os referidos termos aparecem, encontramos também o termo "level" que estabelece alguns pareamentos significativos, sendo eles: "organismo-level" e "level-selection". A presença destes pares traz duas indicações essenciais para a compreensão relativa a seleção de mudanças evolutivas decorrentes de processos heterocrônicos: uma se refere à perspectiva seletiva que se dirige aos vários níveis hierárquicos de organização dos seres vivos; e outra se refere ao reconhecimento dos papéis funcionais do organismo enquanto unidade hierárquica fundamental.

Na comunidade em amarelo que contém o conceito-ego encontramos os termos "phylogeny" e "ontogeny", o que indica que dos processos heterocrônicos decorrem explicações concernentes às mudanças nos cursos ontogenéticos e filogenéticos das espécies. Ainda na mesma comunidade verificamos também a presença do termo "heterotopy", que também é um dos conceitos-chave utilizados como indicadores em nossa pesquisa, mas que não foi possível obter uma rede-ego para o termo, este apenas aparece na rede-ego "heterochony"

A rede-ego "internal-external", reafirma o sentido das interpretações que realizamos para a rede-ego "adaptaion", que no tratamento do livro as questões de adaptabilidade têm o seu enfoque principal direcionado às dinâmicas de seleção do desenvolvimento, incluindo os processos de adaptação e co-adaptação às necessidades seletivas internas e externas ao organismo. Mais uma vez encontramos altas incidências-fidelidades dos pares "adaptation-external" e "coadaptation-internal" que aparecem na rede fortemente associados (como pode ser verificado na respectiva pasta de anexos da rede), estes compondo o cerne mais coeso de relações na comunidade em amarelo que contém os conceitos-ego "internal-external". Como havíamos dito anteriormente, neste livro as diferentes concentrações de abordagens conceituais se integram através das perspectivas seletivas internas e externas dos processos desenvolvimentais e evolutivos. Ainda na mesma comunidade em amarelo temos a ênfase nas relações de diferença de fitness, meio ambiente e aspectos ecológicos, e deste modo, destacando elementos presentes em dinâmicas externas de processos seletivos. Todavia em perspectiva internalista, na comunidade em verde, destaca-se as relações dos vieses desenvolvimentais canalizando rotas ontogenéticas para os cursos embriológicos dos organismos. Ou seja, a rede-ego analisada, de fato, integra ambas as dimensões internalistas e externalistas dos processos desenvolvimentais e evolutivos. Sobretudo, traz sua ênfase nos processos de adaptação e co-adaptação decorrentes das dinâmicas de seleção interna e externa, além de relevar a direcionalidade intrínseca dos processos desenvolvimentais.

2.7.6 Análise das redes dos livros de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); e Wilkins, A.S. (2002)

Figura 66: Capas dos livros de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); e Wilkins, A.S. (2002)



No que se refere aos quatro livros acima citados no título deste tópico e com as suas respectivas capas em destaque na *figura 66*, obtivemos pouquíssimos indicativos de integração entre o externalismo e internalismo dos processos evolutivos. Como havíamos discutido anteriormente durante o nosso primeiro capítulo teórico, a tendência de integração entre as referidas correntes do pensamento evolutivo encontra-se ainda em um estágio inicial de elaboração

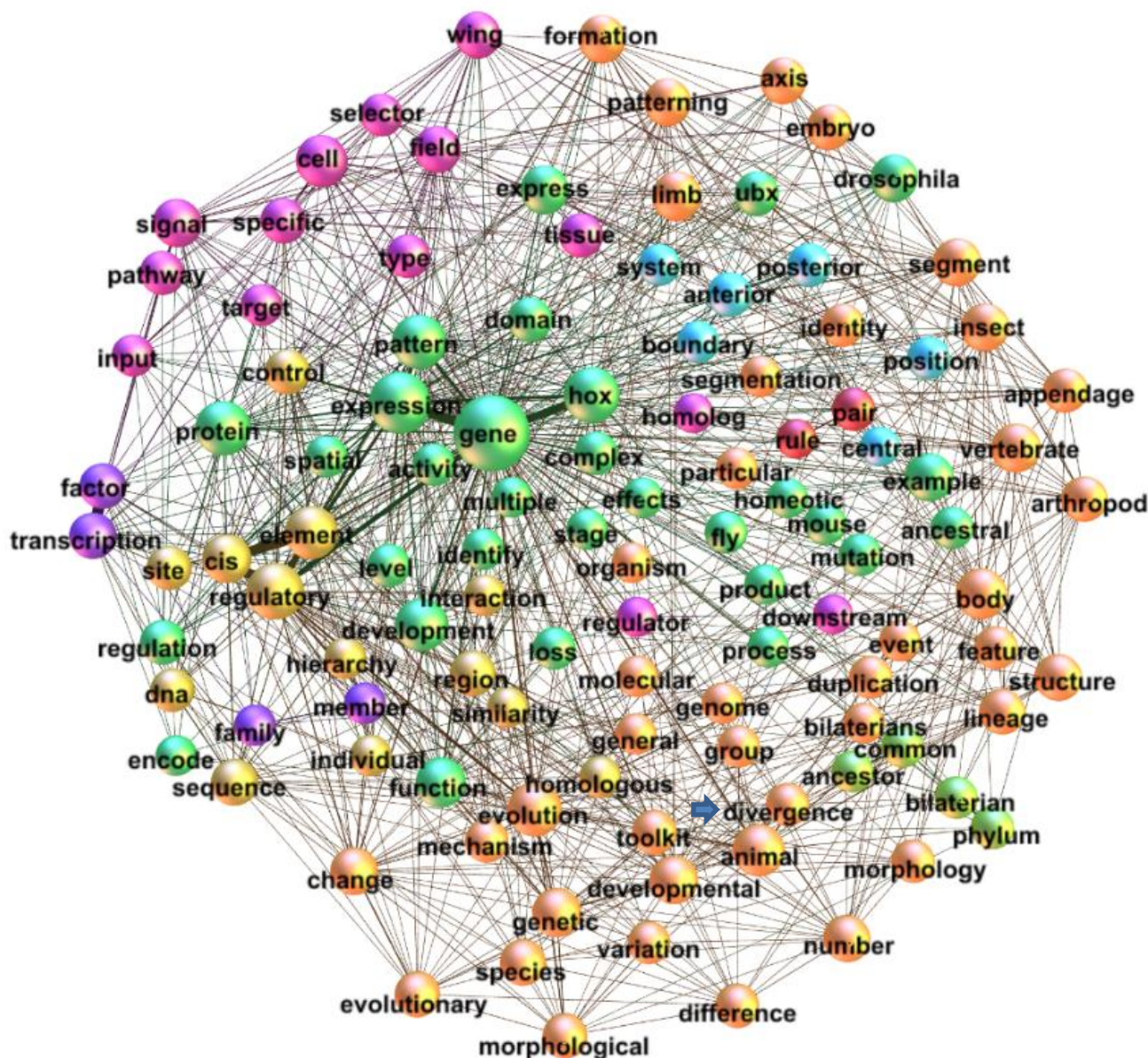
dentro do campo da biologia evolutiva do desenvolvimento; e sendo assim, poderíamos esperar que a integração em foco não estivesse ainda, de fato efetivada, em todas as obras analisadas, condição esta que foi verificada para os quatro livros discutidos neste tópico. Ou seja, praticamente não encontramos elos integrativos entre as duas correntes em questão, sendo que estes livros trazem essencialmente uma abordagem internalista dos processos regulatórios desenvolvimentais e sem contemplar relações com processos externos aos organismos.

Ainda que tenha sido possível a obtenção de um número considerável de redes a partir dos indicadores que utilizamos, tal qual aparece destacado na *Tabela 13* com os resultados gerais das redes de todos os livros analisados, a qual segue ao fim do presente capítulo, as redes agregaram basicamente termos que foram empregados exclusivamente no tratamento de relações internas desenvolvimentais. Deste modo, não foram encontradas co-ocorrências de termos que indicassem o tratamento integrado com elementos externos aos organismos – para os quatro referidos livros não existe o enfoque em relações ambientais e ecológicas, na construção de nicho, nem nas respostas plásticas desenvolvimentais decorrentes dos efeitos de condições externas; e também do ponto de vista das concepções de herança, não são levados em consideração o papel da epigenética e suas implicações transgeracionais. Como é possível observar nas redes obtidas destes livros, as quais seguem em suas respectivas pastas de anexos, o tratamento conceitual contemplado pelos quatro livros compreende, sobretudo, as questões de regulação gênica desenvolvimental envolvida nos processos de morfogênese. Por conseguinte, as redes destes livros agregam em associação apenas conceitos envolvidos nas referidas dinâmicas regulatórias, tais como: genetic, gene, expression, protein, molecular, regulatory, patterning, control, sequence, segment, cis, trans, hox, homeobox, toolkit, regulator, enhancer, promoter, axis, anterior, posterior, segmentation, upstream, downstream, fator, transcription, signal, target, embryo, development, position, morphology, physiology e structure.

A fim de exemplificar a caracterização da abordagem estritamente internalista, trazemos abaixo na *Figura 67* a rede-ego “gene” do livro de Carroll (2005); onde se configura uma rede com mais de 100 vértices, na qual não se encontra qualquer indicativo de tratamento das dinâmicas de processos que se dão acima do nível do organismo. A exceção do conceito de “divergence” presente na comunidade destacada em laranja, mas que inclusive, não aparece em um contexto explicativo das dinâmicas de especiação, sendo tratado no âmbito filogenético da anatomia comparada; sobretudo, perpassando relações de homologia. Nesta rede, tal qual ocorrido para a grande maioria das redes obtidas destes quatro livros em questão, não foram encontradas relações entre o internalismo e externalismo na evolução e conseqüentemente, não sendo justificável a seleção das mesmas para serem discutidas em detalhes; visto que

não respondem a nossa questão fundamental de pesquisa: como tem se efetivado as relações integrativas entre o internalismo e o externalismo no recente campo da biologia evolutiva do desenvolvimento?

Figura 67: Rede-ego do termo “gene” do livro de Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. (2005)



2.8 Síntese dos resultados e análise comparativa dos livros

2.8.1 West-Eberhard, M. J. (2003)

O livro traz uma perspectiva hierárquica, abordando as relações entre seleção e evolução adaptativa em diversos níveis de organização, dando destaque aos aspectos integrativos dos processos desenvolvimentais. No tratamento do livro, atribui-se ao conceito de organismo um papel integrador enquanto unidade hierárquica fundamental para a estruturação de um modelo teórico que elucide as questões relativas aos mecanismos de plasticidade

desenvolvimental e suas dinâmicas morfogenéticas. Também traz o conceito de evolvabilidade fortemente associado às implicações filogenéticas da plasticidade desenvolvimental e à evolução de novos traços fenotípicos dos organismos.

No enfoque da autora, destaca-se também a compreensão das relações que se estabelecem em função da modularidade no desenvolvimento dos organismos, que se mostra essencial para o entendimento da plasticidade fenotípica expressa pelos mesmos. A modularidade exhibe, desse modo, forte potencial para integrar, de modo complementar, as explicações concernentes aos demais mecanismos internos desenvolvimentais; relacionando sua dinâmica aos processos de regulação gênica, homologia, evolvabilidade, seleção natural e especiação.

Foi possível perceber nesse livro diferentes graus de aprofundamento teórico dos quatro mecanismos de repadronização desenvolvimental utilizados como indicadores em nossa pesquisa: total ausência da heterometria e da heterotipia; para heterotopia, foi observado um nível ainda inicial de aprofundamento; por fim, para a heterocronia, é atingido um nível mais elevado de aprofundamento. Este mesmo achado foi encontrado para Arthur (2004), o que pode ser explicado pela maior frequência de discussões sobre heterocronia, principalmente, e heterotopia até o começo do século XX. Em outros livros, foram encontrados resultados diferentes. Em Wilkins (2002), apenas a heterocronia é abordada. Em Gilbert e Epel (2009), apesar de haver menção aos quatro mecanismos de reprogramação desenvolvimental, as suas redes foram muito pequenas, trouxeram poucos conceitos-chaves associados e sem co-ocorrência relevantes para nossa investigação; sobretudo, não integraram as perspectivas internalistas e externalistas das abordagens evolutivas. Em Arthur (2011), temos um maior equilíbrio no enfoque dos diferentes mecanismos de reprogramação desenvolvimental. Nos demais livros, não foram encontradas referências a nenhum dos mecanismos em questão (Minelli, 2003, 2009; Carroll; 2005).

2.8.2 Arthur, W. (2011)

O livro tem como cerne explicativo o tratamento das reprogramações desenvolvimentais e suas implicações desenvolvimentais e evolutivas. Aborda também a questão da direcionalidade dos vieses desenvolvimentais e a sua relevância para explicar as mudanças evolutivas e a variabilidade de caracteres sobre a qual a seleção natural atua. São abordados tanto o papel positivo (como impulsionadores, *drivers*) quanto o papel negativo (como restrições) dos vieses desenvolvimentais. Também merecem atenção a co-adaptação e exaptação de características e o nível hierárquico do organismo como chave de integração entre relações internas e externas dos processos evolutivos. As questões de evolvabilidade são explicadas a partir de relações que envolvem as restrições filogenética dos grupos.

Merece destaque também um elemento novo que não apareceu nas redes dos demais livros analisados: a ênfase na evo-devo como aporte para o desenvolvimento de uma genética quantitativa baseada nos estudos genéticos das matrizes de covariância e a sua interdependência com os estudos embriológicos contemporâneos. O autor enfatiza a descoberta dos “*homeoboxes*” destacando a significância das dinâmicas regulatórias desenvolvimentais envolvendo regiões regulatórias específicas do genoma e dos genes *hox* durante os processos de reprogramações desenvolvimentais. Ele enfoca o papel positivo e negativo, em termos evolutivos, dos sentidos de direcionalidade desenvolvimental e evolutiva que se estabelecem em decorrência destes mecanismos. Quanto à plasticidade, no tratamento do livro as dinâmicas de reprogramação desenvolvimentais e a assimilação genética de traços fenotípicos ambientalmente induzidos são abordados como mecanismos intimamente correlacionados.

2.8.3 Scott Robert, J. (2004)

O tratamento da obra aponta para um avanço em relação à elaboração de uma teoria celular que complemente uma perspectiva meramente centrada no papel funcional dos genes. Traz uma abordagem que busca integrar através dos processos regulatórios desenvolvimentais os diversos níveis hierárquicos de organização dos seres vivos. Confere também destaque aos mecanismos de plasticidade desenvolvimental envolvendo as relações de mudança nos padrões de expressão gênica decorrentes de respostas aos efeitos das condições internas e externas ao organismo; e o desenvolvimento de variações fenotípicas associadas aos referidos processos. O livro afirma o papel positivo do surgimento de novidades evolutivas ambientalmente induzidas na evolução e sua contribuição para explicação dos polimorfismos expresso pelas populações. Além do papel integrativo da plasticidade, ao interconectar processos internos e externos ao organismo, o livro também enfatiza o papel fundamental que ela desempenha na integração conceitual dos processos genéticos e epigenéticos de herança, considerando seus aspectos em âmbito desenvolvimental e evolutivo.

No tratamento da obra, as questões de adaptabilidade às pressões seletivas perpassam fundamentalmente por um sentido de integração entre os estudos das dinâmicas de construção de nicho e da plasticidade desenvolvimental dos organismos. Neste sentido, indica a necessidade de um trabalho efetivo de síntese que integre os estudos referentes à adaptabilidade às pressões seletivas, à construção de nicho e à plasticidade desenvolvimental dos organismos. Aponta também para o reconhecimento do organismo enquanto nível hierárquico fundamental, destacando a relevância dos seus papéis funcionais enquanto unidade organizacional que responde ativamente aos estímulos do meio, transformando, deste modo, a si próprio e também modificando o ambiente ao seu redor. A integração entre o internalismo e o

externalismo na evolução, no tratamento da presente obra, perpassa por uma interconexão entre o ecológico e o desenvolvimental.

2.8.4 Gilbert, Scott F.; Epel, David (2009)

Neste livro, a compreensão das mudanças evolutivas adaptativas está intimamente atrelada aos estudos da evolvabilidade e das restrições desenvolvimentais. Também enfatiza o tratamento hierárquico na abordagem da seleção natural, o qual busca integrar um conjunto de explicações concernentes aos múltiplos níveis de ação das pressões seletivas. Assim como em Scott Robert (2004), aparece uma ênfase sobre as relações de construção de nicho como um elemento importante da integração seletiva das relações entre o interno e externo. Eles também foram os únicos autores que destacaram explicitamente a dimensão epigenética de uma nova síntese evolutiva em correlação aos estudos da evo-devo. O livro também evoca uma complementaridade das explicações que conectam os processos desenvolvimentais e evolutivos, referindo-se as perspectivas “evo-devo” e “devo-evo” dos estudos contemporâneos.

O livro aporta em seu tratamento um sentido de síntese integrativa concernente aos estudos da evo-devo, o qual se refere a interdependência dos processos adaptativos que correlacionam a modularidade e a evolvabilidade dos organismos. Em Gilbert e Epel (2009), o conceito de função é um elemento conceitual integrativo que conecta os diferentes blocos conceituais estruturados ao longo do discurso do autor, visto que aponta para a perspectiva de uma análise funcional que busque integrar processos causais que ocorrem em diversos níveis hierárquicos no desenvolvimento e na evolução dos organismos. Destaca também o papel fundamental dos genes que contém os homeoboxes para os estudos relativos aos padrões de estruturação dos planos corporais dos organismos multicelulares, assim como suas relações com o desenvolvimento embriológico e ontogenético dos organismos e o surgimento de mudanças evolutivas.

Estes autores conectam fatores externos e internos através do tratamento de questões relativas à plasticidade desenvolvimental e fenotípica dos organismos em decorrência de fatores ambientais, contemplando tanto processos genéticos quanto epigenéticos da herança desenvolvimental dos organismos. Também é enfatizada no livro o papel da modularidade, destacando o papel de módulos enquanto unidades morfofuncionais do desenvolvimento, bem como as interdependências desenvolvimentais que se estabelecem através das interações dos módulos. Deste modo, os estudos da modularidade ganham destaque como um elemento essencial de integração dos processos internos desenvolvimentais.

2.8.5 Arthur W. (2004)

Neste livro, as abordagens seletivas têm o seu enfoque principal direcionado às dinâmicas de adaptabilidade do desenvolvimento, incluindo os processos de adaptação e co-adaptação às necessidades seletivas internas e externas ao organismo. Os diferentes blocos conceituais concentrações de abordagens conceituais se integram através das perspectivas seletivas internas e externas dos processos desenvolvimentais e evolutivos, respectivamente. Assim como em outro livro do mesmo autor incluído no estudo (Arthur, 2011), são considerados no tratamento do livro tanto o papel positivo quanto o papel negativo dos vieses desenvolvimentais na evolução, ou seja, tanto uma propensão facilitada para percorrer determinadas rotas no desenvolvimento, quanto a impossibilidade ou menor probabilidade de se estabelecer outros percursos desenvolvimentais. Paralelamente, o livro nos indica também que explicações evolutivas que apelam aos vieses desenvolvimentais devem ser complementadas com abordagens seletivas, que considerem aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos.

Em relação ao tratamento da heterocronia, o livro traz duas indicações essenciais para a compreensão relativa à emergência e seleção de novas mudanças evolutivas: uma se refere a uma perspectiva seletiva que se oriente aos vários níveis hierárquicos de organização dos seres vivos; e outra se refere ao reconhecimento dos papéis funcionais do organismo enquanto unidade hierárquica fundamental. Sobretudo, o livro traz o indicativo de que explicações fundamentais sobre as mudanças na ontogenia e filogenia das espécies decorrem da heterocronia. No que concerne às rotas de uma síntese integrativa dos estudos desenvolvimentais e evolutivos, o livro aponta para estudos que busquem congregar a investigação dos vieses, das reprogramações e da modularidade desenvolvimentais, todos intimamente implicados nas dinâmicas de emergência de novidades evolutivas.

2.8.6 Síntese dos Livros de Carroll, S; G. et. al, (2005); Minelli A. (2003); Minelli, A. (2009); Wilkins, A.S. (2002)

As redes obtidas para estes quatro livros não integram as perspectivas internalistas e externalistas dos processos evolutivos. Condição esta que torna a leitura interpretativa das suas redes desinteressantes do ponto de vista do foco principal da nossa pesquisa, o qual se dirige as rotas integrativas das referidas correntes do pensamento evolutivo. Contudo, em relação à caracterização dos livros, este resultado é muito importante, visto que nos permitiu, em detrimento aos demais livros, caracterizá-los como trabalhos que contemplam apenas uma perspectiva internalista; e sobretudo, focada na morfogênese e na regulação gênica do desenvolvimento.

2.8.7 Quadro comparativo dos resultados das redes dos livros analisados

Para que possamos visualizar um quadro comparativo mais amplo, trazemos abaixo na Tabela 13, um resultado geral com todas as redes obtidas

para todos os livros, sendo que os espaços vermelhos sinalizam ausência de redes obtidas para o termo correspondente e valores em vermelho sinalizam às redes que não foram selecionadas para serem discutidas, em detrimento aos sinalizados em preto, os quais correspondem as redes que integraram relações entre o externalismo e o internalismo evolutivo.

Tabela 13: Quadro comparativo dos resultados das redes obtidas para os livros analisados

	Arthur (2004)	Arthur (2011)	Carroll et. al (2005)	Scott, e Epel (2009)	Minelli (2003)	Minelli (2009)	Scott Robert (2004)	West-Eberhard (2003)	Wilkins (2002)
INTER/EXTER									
ECO-EVO-DEVO				13#					
EVO-DEVO	28	73		7	11		50		20#
PLASTICITY	5	53		81			9	52*(655)	10
EVOLVABILITY		6					11	25	
MODULARITY	3	7	18	7			23	149	49
HOMOLOGY	9	6		15	79	27	7	85	70
GENE	32* (450)	56*(864)	113*(1.142)	55*(983)	54*(863)	32 (431)	70	58* (1.516)	107*(2.220)
INTERNAL/EXTERNAL	52	27		19	60	46	45	142	91
INTERNALISTA									
CONSTRAINT	16	46	15	13	8		12	48	93
HOX	7	40	55*(561)	44	22*(298)	24	48#	27#	158
INTERNAL	41	16		6	25	35	29	95	55
DEVELOPMENTAL-REPATTERNING		99#							
DEVELOPMENTAL-REPROGRAMMING	20								
DEVELOPMENTAL-DRIVE		17#							
STRUCTURALISM									
HETEROCHRONY	12	39		11	15			110	45
HETEROTOPY		36		7				39	
HETEROMETRY		24		6					
HETEROTYPY		30		9					
EXTERNALISTA									
SELECTION	26*(432)	27*(484)	35	23*(304)	10	50	47	52*(1.395)	188
ADAPTATION	23	39	8			13	14	93	
DRIFT	22	13					12	46	11
FUNCTION		38	36	102	69	61	75	57	25*(838)
EXTERNAL	33	18		19	49	22	29	88	72
SELECTIVE-PRESSURE				29#				9#	82#
FUNCTIONALISM									
EXTERNALISM									
SELECTIVE-PATTERN									
ADAPTIVE-RADIATION			45#					24	26#
SPECIATION		27		23				83	24

Legenda das notações usadas na Tabela 13. Asterisco (*), indica o número de vértices da rede-ego adotada após a aplicação do IFL (Índice-Fidelidade-Limite), entre parênteses apresentamos os valores originais sem o filtro. 2. Hashtag (#) indica substituição dos termos validados (indicadores em nossa pesquisa) por termos equivalentes no contexto de abordagem do livro.

2.9 – Considerações Finais Parte I

Com base nos resultados obtidos para os 9 livros, chegamos à conclusão de que 5 (cinco) deles fazem uma integração de processos internos e externos ao organismo na construção da explicação evolutiva: West-Eberhard (2003); Arthur (2004, 2011); Scott Robert (2004); e Gilbert & Epel (2009). Em 4 (quatro) livros não foram encontrados indicativos de tal integração: Minelli (2003; 2009), Carroll (2005) e Wilkins (2002).

Esta distinção entre livros que integram ou que não integram as perspectivas internalista e externalista mostra que a convergência dos estudos evolutivos que envolvem as dinâmicas dos processos internos e externos ao organismo ainda não ocorre como uma norma nos estudos da evo-devo. Afinal, de um conjunto de obras relevantes para este campo de pesquisas, praticamente metade delas não aportou a perspectiva de tal integração. Diante deste quadro e da relevância desta integração para avanço na compreensão dos fenômenos evolutivos, podemos entender que ainda há muito a ser feito para chegar a uma maior integração de internalismo e externalismo na biologia evolutiva.

Entre os livros que geraram redes significativas para a nossa pesquisa, verificamos que os autores através de diferentes concentrações de abordagens trazidas em seus textos, alcançaram importantes elos de integração entre o internalismo e externalismo. Por meio das análises de suas redes conceituais, foi possível identificar determinadas rotas para avançarmos no desenvolvimento de uma moldura teórica mais ampla, que compatibilize as contribuições advindas de ambas correntes do pensamento. Baseando-se nas orientações obtidas através das nossas análises, identificamos a necessidade de aprofundamento de pesquisas que possam integrar internalismo e externalismo nas seguintes direções:

- 1) O tratamento hierárquico das análises seletivas dos processos desenvolvimentais que releve o papel funcional dos vários níveis de organização dos organismos. Sobretudo, é necessário preencher uma lacuna no conhecimento biológico, relativa ao desenvolvimento de uma teoria celular e do organismo, dando maior ênfase à importância destes níveis de organização no entendimento dos seres vivos, em contraste com a maior importância conferida ao nível molecular na segunda metade do século XX. Avanços nessa direção têm sido feitos, como mostra, por exemplo, o trabalho de Moreno e Mossio (2015);
- 2) Os estudos sobre a modularidade dos sistemas desenvolvimentais dos organismos, dada ao reconhecimento do seu papel essencial para integração dos demais processos desenvolvimentais;
- 3) O estudo dos vieses desenvolvimentais, de suas implicações para a origem das mudanças fenotípicas e o repertório de variantes submetidas à seleção natural e de seus papéis positivos e negativos na evolução.

- 4) Os mecanismos de herança genética e epigenética e suas implicações evolutivas;
- 5) A construção de nicho e suas implicações para o papel dos organismos na evolução;
- 6) Os estudos da plasticidade desenvolvimental e fenotípica, que corresponderam, de acordo com nossa análise, ao elemento primordial da integração entre os fatores internos e externos na evolução, visto que este conceito interconecta relações entre todos os conceitos-chaves presentes nos diferentes blocos conceituais obtidos em nossas redes. A plasticidade desenvolvimental dos organismos apareceu essencialmente atrelada a mecanismos de reprogramação desenvolvimental, às mudanças genéticas decorrentes de assimilação, aos mecanismos de herança genética e epigenética, aos vieses desenvolvimentais, à modularidade dos sistemas desenvolvimentais, à construção de nicho, à evolvabilidade dos organismos, à adaptação e co-adaptação às necessidades internas e externas ao organismo.

2.10 – Parte II: Hibridizações de redes-ego na composição de redes-máximas

A decisão de hibridizarmos as redes-ego obtidas durante a análise cujos resultados foram relatados na primeira parte deste capítulo foi fundamentada na ideia de que valeria a pena examinar a interconexão dos conceitos emergente de sua hibridização. Foram então geradas redes a partir da fusão das redes-ego de um mesmo termo (conceito-ego) nos diferentes livros. Estas redes integraram o conjunto de relações conceituais obtidas para um determinado conceito-ego em todo o conteúdo textual dos nove livros analisados. Resolvemos chamar estas redes de "redes-máximas" de um determinado conceito "x". Assim, a rede-máxima de "evolvability", como exemplo, corresponde à hibridização das redes-ego obtidas para os diversos livros. A elaboração das redes-máximas seguiu um procedimento similar ao usado para gerar as redes-ego-híbridas ("internal-external"); ou seja, foram geradas a partir da união das tabelas de arestas de redes-ego individuais. Assim, ao fundirmos as tabelas de arestas das redes de um conceito-ego, obtemos a "rede-máxima" do termo.

Diferente das análises realizadas durante a primeira parte deste capítulo, ao invés de realizar inferências relativas às abordagens individuais dos livros, refletiremos a respeito da moldura teórica da evo-devo, tendo como base as comunidades obtidas na análise de modularidade de redes conceituais construídas a partir do conceito-ego na análise de 9 (nove) livros representativos dentro do campo. A partir da análise interpretativa das "redes-máximas", buscaremos compreender o papel integrativo dos conceitos-ego dentro da moldura teórica da disciplina; descrever os elos encontrados entre concepções externalistas e internalistas; e discutir as descontinuidades e as possíveis rotas

através da alta incidência-fidelidade entre os termos “synthesis” (amarelo) e “integration” (em azul juntamente com “recent” e “future”), os aparecem aproximados em decorrência do efeito da configuração espacial fornecida pela ForçaAtlas2. Em relação às diferentes temáticas integradas na rede que podemos identificar através da presença de conceitos-chave na rede máxima, destacamos:

- 1) A relação da evo-devo com uma síntese integrativa das dimensões genéticas e epigenéticas da herança, o que nos é indicado através da co-ocorrência dos termos que compõem a comunidade mostrada em rosa na Figura 69: "modern", "programme", "genetic", "epigenetic", "phenotypic" e "information".
- 2) Uma perspectiva de resgate dos estudos internalistas desenvolvimentais que caracterizavam as abordagens das pesquisas embriológicas desenvolvidas no século XIX, o que nos é indicado através da co-ocorrência, na comunidade mostrada em verde-claro, dos termos "presentday", "resurrection", "nineteenth", "century" e “embryology”. Este achado é relevante no contexto da nossa pesquisa, a qual partiu da especulação de que a evo-devo, no atual contexto de reestruturação teórica dos estudos evolutivos, reintegra as abordagens internalistas abandonadas com a consolidação da síntese moderna em meados do século XX.
- 3) Podemos também destacar a presença do termo “devo-evo”, que co-ocorre na mesma comunidade de “evo-devo”. Isso nos indica um duplo sentido de abordagens das relações que se estabelecem entre a evolução e o desenvolvimento, ou seja, como estes fenômenos se influenciam mutuamente, torna-se necessário compreender tanto o papel do desenvolvimento durante a dinâmica evolutiva, quanto o papel da evolução na explicação das mudanças desenvolvimentais.
- 4) Outro achado significativo se refere à configuração da comunidade mostrada em roxo, a qual inclui os termos “phenotypic”, “plasticity”, “adaptation” e "modularity". Isso indica o papel da plasticidade fenotípica e da modularidade na compreensão da evolução e da origem das adaptações, no âmbito da perspectiva desenvolvimental trazida pela evo-devo.
- 5) Também é relevante destacar a co-ocorrência dos termos “repattern”, “constraint”, “evolutionary” e “novelty” na mesma comunidade, mostrada em laranja. Este resultado indica o papel da reprogramação e dos vieses desenvolvimentais na compreensão do surgimento de novidades evolutivas, investigado da perspectiva da evo-devo. Contudo, o sentido

Em concordância com a rede-máxima de “selection”, a rede-máxima de “adaptation” destaca também a importância de compreender a dinâmica seletiva na mudança evolutiva sob a influência dos vieses desenvolvimentais, como indica a co-ocorrência dos seguintes termos na comunidade mostrada em azul escuro na *Figura 70*: “selection”; “directional”; “variation” e “character”, associados ao termo “constraint”, que se encontra na comunidade mostrada em verde, mas tem relação importante com os termos “variation” e “directional”, devido à Força Atlas2. Esta rede também destaca a importância dos estudos da evo-devo relativos à heterocronia e seu papel na evolução, como nos indica a presença do termo “heterochrony” na comunidade amarela em associação com termos como: “philogenetic”; “ontogeny”, physiological” e “morphological”.

Podemos também destacar a co-ocorrência na comunidade em rosa de “plasticity”, “adaptive”, “landscape”, o que indica a convergência dos estudos sobre plasticidade e paisagens adaptativas na evo-devo. Desse modo, é colocada em destaque a dinâmica da reconfiguração de novas paisagens adaptativas, que surgem e se modificam em decorrência da plasticidade fenotípica que, via assimilação, altera a arquitetura genética das populações e, conseqüentemente, promove alterações no potencial de adaptação futura. Temos, ainda, mais dois indícios que corroboram esta interpretação: 1) a co-ocorrência do termo “volvability” na mesma comunidade do conceito-ego “adaptation”; e 2) as fortes conectividades estabelecidas entre “genetic”, “accommodation” (na comunidade mostrada em laranja) e “selection” (em azul escuro), termos que aparecem unidos em função da ForçaAtlas2.

Do ponto de vista da integração entre as diversas áreas de estudo da Biologia, a rede nos indica que as pesquisas sobre evo-devo podem integrar estudos comportamentais, morfológicos, fisiológicos, filogenéticos e ecológicos, como nos indica a co-ocorrência dos seguintes termos na comunidade mostrada em amarelo: “behavioral”, “morphological”, “physiological”, “phylogenetic” e “ecological”. Na perspectiva da integração entre abordagens internalistas e externalistas na evolução, temos a presença dos termos “internal” e “external” em co-ocorrência na mesma comunidade, mostrada em azul claro, na qual encontramos associados os pares “adaptation-external” e “coadaptation-internal”. Isso sugere que a evo-devo traz, como elemento-chave de integração entre estes modos de abordagens dos fenômenos evolutivos, um enfoque que busca abarcar, ao mesmo tempo, as dinâmicas de adaptação e co-adaptação às exigências seletivas externas e internas ao organismo, respectivamente. De modo complementar, a rede também nos indica uma perspectiva hierárquica sobre a seleção natural, como indicado pelos pares que se estabelecem com o conceito “level” que, na rede-máxima de “adaptation”, aparece articulando processos genéticos, morfológicos, fisiológicos, desenvolvimentais, orgânicos, individuais, comportamentais, de espécies, populacionais, ecológicos e evolutivos. A rede traz também o termo “exaptation” na comunidade mostrada

A co-ocorrência de alguns termos na comunidade mostrada em azul na *Figura 71*, que contém o conceito-ego “plasticity”, fornece indícios a respeito das linhas de pesquisas dos estudos da plasticidade na evo-devo: “epigenetic”; “environmental”, “condition”, “response”, “phenotypic”, “genetic”, “accommodation”, “assimilation”; “potential”, “responsiveness”, “drive”, “inheritance”, “canalization”, “polyphenism”; “divergence”. Estes termos, que aparecem intimamente articulados, destacam a importância das pesquisas relativas à herança epigenética em associação com as respostas plásticas fenotípicas decorrentes do efeito de condições ambientais. De modo complementar, aponta também para o papel da herança epigenética em potencializar a capacidade de resposta plásticas das gerações futuras; conectando estes estudos também com pesquisas relativas aos vieses de impulsos desenvolvimentais facilitados (drive). Podemos também destacar a ênfase na plasticidade desenvolvimental e fenotípica dos organismos como mecanismo capaz de orientar o surgimento de mudanças evolutivas. Ao mesmo passo, que também sendo essencial para compreender a emergência de polifenismos nas populações (fenótipos descontínuos que são ambiente induzidos). Além de destacar a perspectiva de mudança da estrutura genética das populações via assimilação genética das respostas plásticas, enfatiza também o impacto desta variabilidade sobre as dinâmicas de especiação.

Na comunidade mostrada em laranja, encontramos o termo “repattern” em co-ocorrência com os termos “bias”, “developmental” e “direction” cuja presença na rede-máxima de “plasticity”, indica que os estudos no campo da evo-devo têm visando elucidar como os mecanismos de reprogramações e os vieses desenvolvimentais estabelecem conexões com a plasticidade desenvolvimental e fenotípica dos organismos. Este resultado aponta para mais um sentido de convergência de estudos correlacionados dentro da moldura teórica da evo-devo. O mesmo também podemos dizer em relação ao termo “modularity”, que aparece na comunidade mostrada em amarelo, indicando a necessidade de compreender a modularidade dos sistemas desenvolvimentais, no que diz respeito à explicação da plasticidade fenotípica e desenvolvimental dos organismos. Ainda na mesma comunidade amarela, temos também a co-ocorrência dos termos “morphology” e “behavior”, apontando para a perspectiva de uma integração entre explicações morfológicas e comportamentais na compreensão da plasticidade.

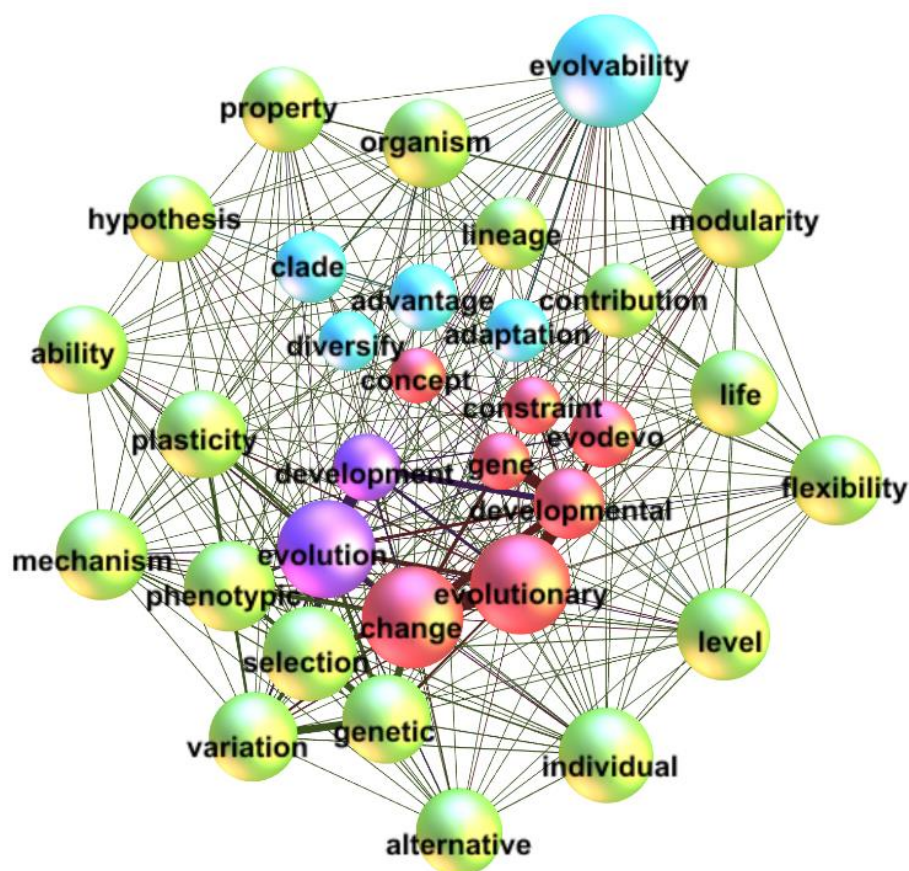
evolutiva, em termos mais gerais, desde os anos 1980, e o papel facilitador ou impulsionador só tem recebido maior atenção nos últimos dez anos.

Na mesma comunidade em que se encontram “constraint” e “drive”, temos a co-ocorrência dos termos “bias”, “developmental”, “direction”, “canalization”, “evolutionary” e “change”. Isso coloca em destaque os avanços das pesquisas em evo-devo sobre a compreensão do papel da canalização e dos vieses desenvolvimentais na mudança evolutiva.

Assim como na rede-máxima de “selection” e “plasticity”, temos na rede-máxima de “bias” uma modularidade limitada (0,33), o que fornece um indício do potencial integrativo do conceito-ego no que diz respeito à interconexão das diferentes comunidades de conceitos identificados na rede. Este resultado conduz ao reconhecimento do elevado papel integrativo dos vieses desenvolvimentais dentro da moldura teórica da evo-devo. Sobretudo, como nos indica a co-ocorrência de termos-chave, há uma relação importante entre os conceitos de viés desenvolvimental, modularidade e evolvabilidade dos organismos, visto que os termos “modularity” e “evolvability” co-ocorrem na mesma comunidade, mostrada em vermelho. O sentido de convergência e integração destes conceitos foi um resultado muito recorrente em nosso trabalho, tanto na análise individual dos livros, quanto na análise das redes-máximas.

A rede-máxima de “evolvability”, mostrada na *Figura 73*, corrobora estas interpretações, uma vez que nela identificamos mais uma vez uma forte integração entre os mesmos conceitos. Embora pertencentes a comunidades distintas, os termos “modularity” e “evolvability” aparecem próximos devido à elevada incidência-fidelidade e à distribuição espacial decorrente da ForçaAtlas2. Como podemos ver na *Figura 73*, os termos-chave “plasticity” e “constraint” também estão presentes na rede, o primeiro na mesma comunidade de “modularity”, o que indica uma relação importante entre os conceitos de evolvabilidade, modularidade, plasticidade e viés desenvolvimental na moldura teórica da evo-devo.

Figura 73: Rede-máxima do termo “evolvability”



2.11 Os sentidos de convergência na integração das pesquisas em evo-devo.

Ao longo do presente capítulo, confeccionamos redes-ego e redes-máximas de termos-chave em busca de compreender se e como se articulam as abordagens externalistas e internalistas na evo-devo, como um meio de discutir perspectivas para uma síntese estendida. Entre os resultados obtidos e as interpretações feitas, é particularmente notável a recorrência de indicações de um sentido de convergência entre os estudos de alguns dos mecanismos investigados: os vieses, as repadronizações, a modularidade, a plasticidade e a evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais. A partir desses achados, podemos identificar pontes integrativas na moldura teórica representada nas redes conceituais que construímos a partir dos 9 livros analisados.

No que concerne à convergência e integração dos estudos sobre a modularidade e a evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais, tal qual apontado pelas diversas co-ocorrências e elevados valores de incidência-fidelidade obtidos para estes termos nas redes analisadas, podemos concluir que o entendimento da evolvabilidade dos sistemas desenvolvimentais demanda

uma compreensão de sua modularidade. Ou seja, parte do que interrogamos a respeito dos potenciais de evolvabilidade de uma determinada espécie pode ser respondido com base na modularidade de seu sistema desenvolvimental. Neste sentido, torna-se possível, através da investigação da modularidade desenvolvimental, buscar compreender as perspectivas para o surgimento de variações adaptativamente viáveis. Sendo assim, poderíamos inferir a respeito do potencial de evolvabilidade dos organismos ao buscarmos descrever a dinâmica dos processos desenvolvimentais que se articulam e se estabilizam através da sua modularidade.

Todavia, a evolvabilidade em nossos resultados, recorrentemente, também mostrou fortes relações com os vieses desenvolvimentais, o que nos indica outro sentido de convergência a ser explorado nos estudos sobre evo-devo. Isso nos permite afirmar que a compreensão da evolvabilidade dos organismos está também apoiada em questões que se dirigem ao entendimento de vieses intrínsecos aos sistemas desenvolvimentais. Desse modo, durante a investigação dos potenciais de evolvabilidade de uma determinada espécie, torna-se relevante identificar os sentidos de orientação intrínsecos ao seu sistema desenvolvimental, os quais poderiam restringir (“constraint”) ou facilitar (“drive”) o surgimento de variações adaptativamente viáveis.

Em relação à convergência dos estudos sobre as reprogramações e a plasticidade dos sistemas desenvolvimentais, teríamos uma condição similar aos mecanismos tratados anteriormente. Ou seja, podemos afirmar que parte das respostas plásticas decorrentes de efeitos ambientais pode ser explicada a partir de reprogramações desenvolvimentais. Desse modo, torna-se relevante compreender como têm lugar diferentes tipos de reprogramação desenvolvimental (heterocronia, heterotopia, heterotipia, heterometria) associadas à emergência de respostas plásticas induzidas pelos efeitos de condições ambientais. Por conseguinte, o sentido de convergência entre estes conceitos mostra a importância de relacionar o efeito de condições ambientais, as respostas plásticas provenientes de reprogramações desenvolvimentais e as variações fenotípicas decorrentes.

As redes analisadas no presente estudo também apontaram para uma convergência entre os estudos acerca da plasticidade e dos vieses desenvolvimentais. Nossos resultados indicaram que a compreensão da plasticidade pode ser em parte apoiada no entendimento dos vieses desenvolvimentais. É relevante, assim, relacionar a plasticidade desenvolvimental e fenotípica com ambos os papéis dos vieses desenvolvimentais, tanto negativo, restritivo (“constraint”), quanto positivo, facilitador ou impulsionador (“drive”), os quais, em virtude do efeito de condições ambientais, podem canalizar o surgimento de respostas desenvolvimentais plásticas. Note-se, ainda, tal qual nos indicaram as recorrentes associações dos referidos conceitos com os termos “epigenetic” e “genetic-accommodation”, que

as dimensões transgeracionais destas análises teriam como suporte explicativo tanto a herança epigenética, quanto a acomodação genética das variações fenotípicas decorrentes da plasticidade expressa pelos organismos.

Para complementar os sentidos de convergência que relacionam os estudos da plasticidade com os demais mecanismos desenvolvimentais tratados, podemos destacar as íntimas associações que são também estabelecidas com a modularidade desenvolvimental dos organismos. Trata-se então da compreensão de que as respostas plásticas em uma dada população, do mesmo modo que são canalizadas através dos vieses desenvolvimentais, estariam também intrinsecamente subordinadas às possibilidades de variações congruentes/ajustáveis com a articulação modular dos seus sistemas desenvolvimentais. Desse modo, parte do entendimento e da caracterização das respostas plásticas decorrentes do efeito de condições ambientais pode ser fundamentada na descrição dos processos desenvolvimentais que se articulam e se estabilizam em função da sua modularidade.

Por fim, sem perder de vista o foco principal do nosso trabalho, não podemos deixar de enfatizar que foi através investigação das relações entre o internalismo e externalismo na evolução, que pudemos identificar os referidos sentidos de convergência das pesquisas apontadas. Deste modo, entendemos o fortalecimento das pontes integrativas apontadas na análise das redes geradas a partir de 9 livros do campo da evo-devo, devem potencializar as perspectivas de integração entre estas duas correntes de pensamento, que, conforme nossos resultados mostraram, vêm se desdobrando em cerca da metade desses livros.

2.12 Considerações Finais

O presente trabalho de pesquisa procurou investigar as perspectivas de integração de abordagens internalistas e externalistas na evo-devo. Através do tratamento metodológico que empregamos para o uso de redes conceituais para a análises do conteúdo de 9 livros representativos deste campo do conhecimento, foi possível avaliar que esta integração está presente na evo-devo, mas ainda não é uma característica de todo o campo. Foi possível, ainda, destacar diversas conexões relevantes que podem servir como diretrizes para potencializar a efetivação da síntese entre o internalismo e o externalismo evolutivo.

Os resultados obtidos nos possibilitaram visualizar o papel integrativo de conceitos-chave dentro da moldura teórica da evo-devo. Ao mesmo passo, nos conduziram à identificação de uma forte convergência entre os conceitos de evolvabilidade, modularidade, plasticidade e reprogramações e vieses desenvolvimentais. Estes referidos sentidos de convergência dos estudos em evo-devo, abrem novas perspectivas para um entendimento mais integrado da dinâmica dos processos desenvolvimentais e evolutivos. Do mesmo modo, que integram as dimensões de abordagens internalistas e externalistas na evo-devo.

Rumo a uma nova síntese estendida, já contemporaneamente em elaboração, acreditamos que o esforço teórico de articular os dois segregados hemisférios do pensar evolutivo, o internalista e o externalista, poderemos auxiliar na estruturação de um dimensionamento mais global das intrínsecas relações que se estabelecem entre o desenvolvimento e evolução. Esperamos que o presente trabalho tenha logrado tanto fornecer uma caracterização consistente do conteúdo dos livros analisados, quanto servir de orientação para futuros trabalhos de pesquisa utilizando redes conceituais para analisar obras importantes no cenário contemporâneo do pensamento evolutivo.

Referências Bibliográficas do Capítulo II

A. Clauset, M. E. J. Newman, and C. Moore, "Finding community structure in very large networks," *Physical Review E*, vol. 79, no. 6, p. 066111, 2004.

Adamic, A. L., Huberman, B. A.: *Growth dynamics of the World Wide Web*. *Nature* 401 (1999) p.131.

Aguiar, M. S. F. Redes de palavras em textos escritos: Uma análise da linguagem verbal utilizando redes complexas. Dissertação (Programa de Pós-graduação em Física) | Universidade Federal da Bahia, Salvador, 2009.

Albert, R., Jeong, H. and Barabasi, A-L. 1999. *Diameter of the world wide web*. *Nature* 401, 130-131.

Almiron, M. G.; Ramos, H. S.; Oliveira, E. M. R.; de Menezes, J. G. M.; Guidoni, D. L.; Stancioli, P. O.; da Cunha, F. D.; de Aquino, A. L. L.; Mini, R. A. F.; Frery, A. C. & Loureiro, A. A. F. (2010). *Redes complexas na modelagem de redes de computadores*. Em XVIII Simpósio Brasileiro de Redes de Computadores e Sistemas Distribuídos, pp. 1–49. Sociedade Brasileira de Computação.

Amundson, R. The changing role of the embryo in evolutionary thought: roots of evo-devo. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.

Arthur W. Biased Embryos and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press; 2004.

Arthur, W. 2001. *Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution*. *Evolution & Development* 3(4): 271-278.

Arthur, W. *Evolution: A Developmental Approach*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011.

Atlan, Henri (1979) *Entre le cristal et la fumée, Essai sur l'organisation du vivant*. Seuil, Paris.

Balcan, D., Colizza, V., Goncalves, B., Hu, H., Ramasco, J. J., & Vespignani, A. (2009a). Multiscale mobility networks and the spatial spreading of infectious diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 106(51), 21484–21489, doi:10.1073/pnas.0906910106.

Balcan, D., Goncalves, B., Hu, H., Ramasco, J. J., Colizza, V., & Vespignani, A. (2010). Modeling the spatial spread of infectious diseases: The global epidemic and mobility computational model. *Journal of Computational Science*, 1, 132–145.

Balcan, D., Hu, H., Goncalves, B., Bajardi, P., Poletto, C., Ramasco, J. J., Vespignani, A. (2009b). Seasonal transmission potential and activity peaks of the new influenza A(H1N1): A Monte Carlo likelihood analysis based on human mobility. *BMC Medicine*, 7, 45, doi:10.1186/1741-7015-7-45.

Baptiste, E., F. Bouchard & R.M. Burian (2012) 'Philosophy and Evolution: Minding the Gap Between Evolutionary Patterns and Tree-Like Patterns', in M. Anisimova (ed), *Evolutionary Genomics: Statistical and Computational Methods*, Vol.2 (New York, Humana Press: Springer): 81–112

Baptiste, Eric, 2013. *Les gènes voyageurs*. Paris : Belin Litterature et Revues. ISBN 9782701158853.

Barabasi A.L. and Albert R. *Emergence of Scaling in Random Networks*, Science 286, 1999.

Barabasi, A. L., Jeong, H., Neda, Z., Ravasz, E., Schubert A., Vicsek, T.: *Evaluation of the social network of scientific collaborations*. *Physica A* (2002) 590–614.

Barabási, Albert-László. *Linked: How everything is connected to everything else and what it means for Business, Science, and everyday life*. Cambridge: Plume, 2003.

Barbosa, D. A. B. L., Avelino, L. D., Souza, R. F., Oliveira, C. C. G. F. e Justel, C. (2011), "Medidas de centralidade e detecção de comunidades em rede de co-autoria", *Anais do XLIII Simpósio Brasileiro de Pesquisa Operacional*, pp. 1-10.

Bascompte, J. and P. Jordano. 2007. The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 567-593.

Bascompte, J., Jordano, P. and Olesen, J. M., (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance, *Science*, 312, 431–433.

Bastolla, U. et al. 2009. *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity.* – Nature 458: 1018–1020.

Bavelas, A. and D. Barrett (1951). *An experimental approach to organizational communication.* Personnel 27:366-371.

BIDERMAN, Maria Tereza Camargo. *Teoria linguística: teoria lexical e linguística computacional.* São Paulo: Martins Fontes, 2001.

Biggs, Norman. 1986. Graph theory, 1736-1936. Oxford [Oxfordshire]; New York: Clarendon Press.

Blondel, V. D., Guillaume, J-L., Lambiotte, R. e Lefebvre, E. (2008), “Fast unfolding of communities in large networks”, J. Stat. Mech, P10008.

Borgatti, S.P. (1995). *Centrality and AIDS.* Connections 18(1) 112-115.

Borgatti, S.P., (2005). *Centrality and network flow.* Social Networks 27 (1), 55–71.

Brachman, Ronald J. (1977), *What's in a Concept: Structural Foundations for Semantic Networks*, International Journal of Man-Machine Studies 9: 127–152.

Brachman, Ronald J. (1979). On the epistemological status of semantic networks, in Findler (1979) 3- 50.

CALDEIRA, S. M. G. (2005). *Caracterização da Rede de Signos Linguísticos: Um modelo baseado no aparelho psíquico de Freud.* Dissertação de mestrado em Modelagem Computacional, Centro de Pósgraduação e Pesquisa da Fundação Visconde de Cairu. Salvador, Fundação Visconde de Cairu.

CALDEIRA, S. M. G.; PETIT LOBÃO, T. C.; ANDRADE, R. F. S.; NEME, A. e MIRANDA, J. G. V. (2006). *The network of concepts in written texts.* The European Physical Journal B, v. 49, pp. 523-529.

CALDEIRA, Sílvia G M. *Caracterização da rede de signos linguísticos: Um modelo baseado no aparelho psíquico de Freud.* 2005. 131 f. Dissertação de Mestrado - Centro de Pesquisa e Pós-Graduação da Faculdade Visconde de Cairu (CEPPEV), Salvador, 2005.

CANCHO, R. F. *The structure of syntactic dependency networks: insights from recent advances in network theory.* In: ALTMAN, G.; LEVICKIJ, V.; PEREBYINIS, V. The Problems of quantitative linguistics, Chernivtsi: Ruta, 2005. P.60-75.

CANCHO, Ramon Ferrer i., SOLÉ, Ricard V. *The small world of human language.* Proc. R. Soc. London, Ser. B 268, 2261, 2001.

CANCHO, Ramon Ferrer i., SOLÉ, Ricard V., KÖHLER, R. Patterns in syntactic dependency networks. *Physical Review E* 69, 051915, 2004.

Carroll, S; Grenier, J. K. & Weatherbee, S. D. From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design. Oxford: Blackwell, 2005.

Chung-Yuan Huang, Chuen-Tsai Sun and Hsun-Cheng Lin (2005). *Influence of Local Information on Social Simulations in Small-World Network Models*. Journal of Artificial Societies and Social Simulation vol. 8, no. 4.

Cohn, B. S. and M. Marriott (1958). *Networks and centres of integration in Indian civilization*. Journal of Social Research I: 1 -9.

Csardi, G. and Nepusz, T. (2006). *The igraph software package for complex network research*. Inter Journal, Complex Systems.

Cunha, M. V.; Miranda, J. G. V. ; Pereira, H. B. B. . *Incidência Fidelidade aplicada a rede semântica de títulos*. In: IV Brazilian Workshop on Social Network Analysis and Mining (BraSNAM 2015), 2015, Recife - PE. Anais do XXXV Congresso da Sociedade Brasileira de Computação (CSBC 2015). Porto Alegre (RS): Sociedade Brasileira de Computação (SBC), 2015. p. p.17.

Czepiel, J.A. (1974). *Word of mouth processes in the diffusion of a major technological innovation*. Journal of Marketing Research 1 I: 172-I 80.

D. Ganley, C. Lampe, (2009). *The ties that bind: Social network principles in online communities*. Decision Support Systems 47 (3), 266-274.

DEL-VECCHIO, R.R., GALVÃO, D.J.C., LIMA, L.S., et al., 2009, "Medida de centralidade da Teoria dos Grafos aplicada a Fundos de Ações no Brasil". In: Pesquisa Operacional na Gestão do conhecimento, pp. 533-545.

DOROGOVTSSEV, S. N. e MENDES, J. F. F. *Language as an evolving word web*.

Duncan J. Watts and Steven H. *Collective dynamics of small-world networks*. Strogatz. Nature 393 (6684): 1998.

Dupper, M., Millard, H., Lyons, P.; *Shifting concepts, changing contexts: the new schools' drive for change*. Adv Health Sci Educ Theory Pract. 2015 Jul 15.

Ebel, H., Mielsch, L.I, and Bornholdt, S., Scale-free Topology of E-Mail Networks, *Physical Review E*, 66(3), 035103(R), 2002

Erdos, P., Renyi, A.: *On Random Graphs* I. Publ. Math. Debrecen 6 (1959). 290–297.

FADIGAS, I.; HENRIQUE, T.; PEREIRA, H.; SENNA, V.; MORET, M. *Análise de redes semânticas baseada em títulos de artigos de periódicos científicos: o caso dos periódicos de divulgação em educação matemática*. Educação Matemática Pesquisa, São Paulo, v. 11, n. 1, p. 167-193, 2009.

FALOUTSOS, M.; FALOUTSOS, P. e FALOUTSOS, C. (1999). *On power-law relationships of the Internet topology*. Proceedings of the conference on Applications, technologies, architectures, and protocols for computer communication, pp. 251-262.

Faust, K. (1997). *Centrality in Affiliation Networks*. Social Networks 19: 157-191.

Fewell JH. 2003. *Social insect networks*. Science 301:1867–1870.

Freeman, L. (1978). *Centrality in social networks: Conceptual clarification*. Social Networks, 1(3), 215-239.

Freeman, L. C. *A set of measures of centrality based upon betweenness*. Sociometry, v. 40, p. 35-41, 1977.

Freeman, L. C. *Centrality in social networks conceptual clarification*. Social Networks, v. 1, p. 215-239, 1979a.

Freeman, L., (2003). Finding social groups: a meta-analysis of the southern women data. In: Breiger, R., Carley, K., Pattison, P. (Eds.), Dynamic Social Network Modeling and Analysis. The National Academies Press, Washington, DC, pp. 37–77.

Freeman, L., Roeder, D., & Mulholland, R. (1979b). *Centrality in Social Networks: II. Experimental Results*. Social Networks, 2(80), 119-141

Freeman, Linton C. *The Development of Social Network Analysis: A Study in the Sociology of Science*, Empirical Press, Vancouver, BC, 2004.

Gilbert, Scott F.; Epel, David, *Ecological Developmental Biology: Integrating Epigenetics, Medicine, and Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc. 2009.

GRASSI, R., STEFANI, S., TORRIERO, A., 2009, "Centrality in Organizational Networks", International Journal of Intelligent Systems, v. 25, pp. 253-265.

Guelzim, N., Bottani, S., Bourguin, P. and Kepes, F. (2002). *Topological and causal structure of the yeast transcriptional regulatory network*. Nature Genetics 31, 60- 63.

Guimaraes, P.R., P. Jordano, J. N. Thompson. (2011). *Evolution and coevolution in mutualistic networks*. Ecology Letters 14:877-885.

Hall, B. & Olson, W. (Ed.). Keywords and concepts in evolutionary developmental biology. Cambridge: Harvard University Press, 2003.

Hartley, R.T. and Barnden, J.A (1997). *Semantic Networks: Visualizations of Knowledge*. Trends in Cognitive Science, 1(5), pp 169-175, 1997.

Huneman, Philippe. A Pluralist Framework to Address Challenges to the Modern Synthesis in Evolutionary Theory Biological Theory 9 (2):163-177 (2014)

HUSSAIN, D. M. A., 2007, "Destabilization of Terrorist Networks through Argument Driven Hypothesis Model", Journal of software, v. 2, n. 6, pp. 22-29.

I. J. Farkas, H. Jeong, T. Vicsek, A.-L. Barabási, and Z.N. Oltvai *The topology of transcription regulatory network in the yeast, Saccharomyces cerevisiae*. Physica A 318, 601-612 (2003).

J. Arquilla e D. Ronfeldt, *Redes e Netwars: The Future of Terror, Crime e Militância* (RAND: Santa Monica, CA), de 2001.

J. G. White, E. Southgate, J. N. Thompson, and S. Brenner, *The structure of the nervous system of the nematode C. Elegans*, Phil. Trans. R. Soc. London 314, 1-340 (1986).

Jacomy M., et al. (2014). *Forceatlas2, a continuous graph layout algorithm for handy network visualization designed for the gephi software*. PLoS one, 9, e98679.

James Gorman and James R. Curran. 2006. *Scaling distributional similarity to large corpora*. In Proceedings of the 44th Annual Meeting of the Association for Computational Linguistics, Sydney, Australia, 17–21 July.

Jeong, H., Tombor, B. Albert, R. Oltvai, Z.N., Barabasi, A.L. 2000. *The large-scale organization of metabolic networks*. Nature 407: 651-654.

John Henry Holland. Emergence: *From Chaos to Order*, Redwood City, California, USA: Addison-Wesley, 1998.

KIRKLAND, S., 2009, "Algebraic connectivity for vertex-deleted subgraphs, and a notion of vertex centrality", Discrete Mathematics.

L. Hufnagel, D. Brockmann and T. Geisel Forecast and control of epidemics in a globalized world Proc Natl Acad Sci USA 101, 15124 (2004).

Laubichler, M. D. & Maienschein, J. (Ed.). From embryology to evo-devo: a history of developmental evolution. Cambridge: MIT Press, 2007.

Lehmann, Fritz (ed.) (1992), *Semantic Networks in Artificial Intelligence* (Oxford: Pergamon Press).

Lewinsohn, T., Prado, P.I., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J. (2006) *Structure in plant–animal interaction assemblages*. *Oikos*, 113, 174–184.

LILJEROS, F.; EDLING, C. R.; AMARAL, L. A. N.; STANLEY, H. E. e ÅBERG, Y. (2001). *The web of human sexual contacts*. *Nature*, v. 411, pp. 907-908.

M. Girvan and M. E. J. Newman, *Community structure in social and biological networks*. *PNAS* 2002 99 (12) 7821-7826

Mackenzie. K. D. (1966). *Structural centrality in communications networks*. *Psychometrika* 31: 17-2.5.

MARTINS, Nilce Sant'anna. *Introdução à estilística: a expressividade na língua portuguesa*. 3. ed. rev. e aum. São Paulo: T. A. Queiroz, 2003. (Biblioteca universitária de língua e linguística; v.8).

Matthew O. Jackson (2008) *Social and Economic Networks*, Princeton University Press.

METZ, J., CALVO, R., SENO, E. R. M., ROMERO, R. A. F., LIANG, Z., *Redes Complexas: Conceitos e Aplicações*, ISSN - 0103-2569, Instituto de Matemática e Ciências da Computação, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2007.

MILGRAM, Stanley. *The Small-World Problem*. *Psychology Today*, v. 2, 1967, p. 60-67.

Minelli A. *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Minelli A, Fusco G, editor. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2008.

Minelli A. *The development of animal form*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003.

Minelli, A. *Forms of Becoming. The Evolutionary Biology of Development*. Princeton and Oxford: Princeton University Press. 2009.

Montoya JM, Sole´ RV (2002). *Small world patterns in food webs*. *J Theoret Biol* 214:405– 412.

Moreno, A. & Mossio, M. (2015). *Biological Autonomy: A Philosophical and Theoretical Inquiry*. Dordrecht: Springer.

Naug D, Camazine S, 2002. *The role of colony organization on pathogen transmission in social insects*. *Journal of Theoretical Biology* 215:427–439.

Newman, M. E. J. . *The structure and function of complex networks*. SIAM Review 45, 167-256 (2003).

Newman, M. E. J. Finding community structure in networks using the eigenvectors of matrices. Physical Review E, 74(3):19, 2006.

Newman, M., *Scientific collaboration networks. I. Network constructions and fundamental results*, Physical Review, vol. 64, 2001a.

Newman, M., *Scientific collaboration networks. II. Shortest paths, weighted networks, and centrality*, Physical Review, vol. 64, 2001b.

P. Erdos and A. Renyi. *On the evolution of random graphs*, Publication of the Mathematical Institute of the Hungarian Academy of Sciences, 17-61 (1960).

P. Pons and M. Latapy, "Computing communities in large networks using random walk," Journal of Graph Algorithms and Applications, vol. 10, no. 2, pp. 191–218, 2006.

PEREIRA, H. B. B.; FREITAS, M. C. e SAMPAIO, R. R. (2007). Fluxos de informações e conhecimentos para inovações no arranjo produtivo local de confecções em Salvador/BA. DataGramaZero, v. 8, n. 4.

Pitts, F. R. (1965). *A graph theoretic approach to historical geography*, The Professional Geographer 17: 15-20.

Proceedings of the Royal Society of London. *Series B, Biological Sciences*, v. 268, n.1485, p. 2603-2606, 2001.

Proulx S.R, Promislow D.E.L, and Phillips P.C (2005) *Network thinking in ecology and evolution*. *Trends Ecol. Evol.* **20**,345–353. doi:10.1016/j.tree.2005.04.004.

Quillian, M. R. *Semantic memory*. Unpublished doctoral dissertation, Carnegie Institute of Technology, 1966. (Reprinted in part in M. Minsky [Ed.], *Semantic information processing*. Cambridge, Mass.: M.I.T. Press, 1968.)

Ravasz, E., Somera, A. L., Mongru, D. A., Oltvai, Z. N. and Barabasi, A. L. (2002). Hierarchical organization of modularity in metabolic networks. *Science* 297, 1551-5.

Recuero, Raquel da C. *Weblogs, Webrings e Comunidades Virtuais*. Revista Eletrônica do Grupo Ciberpesquisa. Edição 31, agosto de 2003.

REDE RELEX BRASIL. *Manual Unitex 0-1-2-3-4*. Tradução de Aléxis Neme. Bahia: Rede Relex Brasil, 2002.

Schaeffer, S. E. (2007). *Graph clustering*. Computer Science Review, 1(1), 27-64.

Scott Robert, J. (2004), *Embryology, Epigenesis, and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Selz, O. (1913) *Über die Gesetze des geordneten Denkverlaufs. Eine experimentelle Untersuchung*. Stuttgart: W. Spemann.

Shapiro, S., and G. Woodmansee, (1971), *A Net Structure Based Relational Question Answerer*, Proceedings of the International Joint Conference on AI, Washington DC, pp 325-346.

Shaw, M. E. (1954). *Group structure and the behavior of individuals in small groups*. Journal of Psychology 38: 139-149.

Shen-Orr SS, Milo R, Mangan S and Alon U (2002). *Network motifs in the transcriptional regulation network of Escherichia coli*. Nat Genet 31:64-68.

Shimbel, A. (1953). *Structural parameters of communication networks*. Bulletin of Mathematical Biophysics 15:501-507.

Solé RV, Miramontes O, Goodwin BC. 1993. *Oscillations and chaos in ant societies*. Journal of Theoretical Biology 161:343-357.

SOLÉ, R. V. et al. *Language Networks: their structure, functions and evolution*. Trends in Cognitive Sciences, [s. n.], 2005.

SOUSA, F. B. ; ZHAO, LIANG . *Metodologia baseada em redes complexas para análise das votações de deputados brasileiros*. In: Encontro Nacional de Inteligência Artificial e Computacional (ENIAC 2014), 2014, São Carlos. Anais de Encontro Nacional de Inteligência Artificial e Computacional (ENIAC 2014), 2014. v. 1. p. 347-352.

Sowa, John F. (2002), "Semantic Networks" [<http://www.jfsowa.com/pubs/semnet.htm>].

Sowa, John F. *Semantic networks*, *Encyclopedia of Artificial Intelligence*, edited by S. C. Shapiro, Wiley, New York, 1987; revised and extended for the second edition, 1992.

Sowa, John F. (ed.) (1991), *Principles of Semantic Networks: Explorations in the Representation of Knowledge* (San Mateo, CA: Morgan Kaufmann).

Sporns, O., 2002. *Graph theory methods for the analysis of neural connectivity patterns*. In: Kotter, R. (Ed.), *Neuroscience Databases. A Practical Guide*. Kluwer, Boston, MA, pp. 171–186.

- Strogatz, S. H. (2001). Exploring complex networks. *Nature*, 410:268–276.
- T. G. Lewis, *Network Science: Theory and Applications*, Wiley, 2009.
- TEIXEIRA, G. et al. Complex semantics networks. *International Journal of Modern Physics C*, v. 21, n. 3, p. 333-347, 2010.
- TEIXEIRA, G. M. (2007). *Redes Semânticas em Discurso Oral: uma Proposta Metodológica baseada na Psicologia Cognitiva utilizando Redes Complexas*. Dissertação de mestrado em Modelagem Computacional, Centro de Pós-graduação e Pesquisa da Fundação Visconde de Cairu. Salvador, Fundação Visconde de Cairu.
- Toscano, Y. F. (2014). *A diversidade de compreensões sobre o comportamento animal: Uma análise textual com redes conceituais*. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento) - Universidade Federal da Bahia.
- Tulving, E. (1972). *Episodic and semantic memory*. In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Ufimtsev, V. e Bhowmick, A. (2013). *Identifying high betweenness centrality vertices in large noisy networks*. IEEE 27th International Symposium on Parallel & Distributed Processing Workshops and PhD Forum, 27:2234–2237.
- VIEIRA, I. T. (2005). *Small World Networks Models of the Dynamics os HIV Infection*. Doctoral Thesis, Faculty of Engineering, Science & Mathematics, University of Southampton.
- VYGOTSKY, L.S. *Pensamento e Linguagem*. São Paulo: Martins Fontes, 1989.
- WASSERMAN, Stanley; FAUST, Katherine. *Social network analysis: methods and applications*. (Structural analysis in the social sciences, v.8). Cambridge: Cambridge University Press, 1994. p. 825.
- Watts, D. J. (1999). *Networks, Dynamics, and the Small-World Phenomenon*. *American Journal of Sociology* **105**(2): 493–527. doi:10.1086/210318.
- Watts, D. J. and Strogatz S. H., "Collective dynamics of small-world networks", *Nature*, 393, 1998, pp. 440.
- Watts, D. J. *Small Worlds* (Princeton Univ. Press, Princeton 1999a).
- WATTS, Duncan J. *Small Worlds: The Dynamics of Networks between Order and Randomness*. USA : Princenton University Press, 1999b.

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

WILF, H. S., (2001). *Searching the web with eigenvectors*, Disponível em <http://www.math.upenn.edu/~wilf/>.

Wilkins, A.S. (2002). The Evolution of Developmental Pathways. BioScience.

WODAK, Shoshana J.; CASTURA, Jeffrey and ORSI, Chris. *Integrative bioinformatics: making sense of the networks*. Drug Discovery Today: Technologies, October 2004, vol. 1, no. 2, p. 179-187.

Yook S H, Jeong H, Barabási A L, 2001, *Modeling the Internet's large-scale topology*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **99** 13382-13386.

Yook, S., Jeong, H., Barabasi, A. L.: *Modeling the Internet's large-scale topology*. PNAS 99 (2002) 13382–13386.

Yule G. U. *A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J. C. Willis*, F.R.S. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, 213:21–87, 1925.